



# **COLEGIO DE POSTGRADUADOS**

---

**INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS**

**CAMPUS CAMPECHE**

**PROGRAMA DE POSTGRADO EN BIOPROSPECCIÓN Y  
SUSTENTABILIDAD AGRÍCOLA EN EL TRÓPICO**

**BIOPROSPECCIÓN DE RECURSOS GENÉTICOS EN EL TRÓPICO**

## **Abejas corbiculadas nativas (Hymenoptera: Apoidea) presentes en la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche, México**

**PABLO AMÍLCAR GODÍNEZ ESPINOSA**

TESIS

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL  
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRÍA EN CIENCIAS

**CAMPECHE**

2019

La presente tesis titulada: **Abejas corbiculadas nativas (Hymenoptera: Apoidea) presentes en la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche, México** realizada por el alumno: **Pablo Amílcar Godínez Espinosa** bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS EN  
BIOPROSPECCION Y SUSTENTABILIDAD AGRÍCOLA EN EL TRÓPICO  
BIOPROSPECCIÓN DE RECURSOS GENÉTICOS EN EL TRÓPICO

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO

\_\_\_\_\_  
DR. JOEL LARA REYNA

DIRECTOR DE TESIS

\_\_\_\_\_  
DR. ISMAEL HINOJOSA DÍAZ

ASESORA

\_\_\_\_\_  
DRA. AIDA MARTÍNEZ HERNÁNDEZ

ASESOR

\_\_\_\_\_  
DR. JESUS ROMERO NAPOLES

Sihochac, Champotón, Campeche, abril de 2019

# **Abejas corbiculadas nativas (Hymenoptera: Apoidea) presentes en la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche, México**

Pablo Amílcar Godínez Espinosa, M. C.

Colegio de Postgraduados, 2019

## **RESUMEN**

Se establecieron un total de 60 sitios de muestreo y estaciones distribuidas en un área ubicada dentro de la zona de amortiguamiento de la Reserva de la Biosfera de Calakmul. La colecta de especímenes correspondió a dos momentos del año que incluyeron escases y abundancia de especies vegetales en floración, e incluyó tanto especímenes crepusculares como diurnos. La captura de especímenes se realizó mediante trampas con esencias (eucaliptol, eugenol, salicilato de metilo, vainillina,  $\beta$ -ionona y 1,3-dimetoxibenceno) y mediante redeo libre.

Un total de 1741 ejemplares fueron identificadas durante las dos temporadas en las que se realizaron las capturas. Los cuales pertenecen a un total de 13 géneros y 22 especies de abejas corbiculadas, una especie de la tribu Apini, 10 especies de Meliponini y 11 especies de Euglossini. Nueve especies son registros nuevos para el estado de Campeche, y tres son registros nuevos para la península de Yucatán; se capturaron dos especies crípticas de Euglossa. El mayor número de especies capturadas fue para *Euglossa dilemma* con el 26.7%, *Eulaema polychroma* con 15.3%, *Trigona fulviventris* con 15.3% y *Trigona fusipennis* 11.4%

Se desarrolló una clave artificial para la identificación de las abejas corbiculadas presentes en la Reserva de la Biosfera de Calakmul.

Las especies crípticas *E. dilemma* y *E. viridissima* fueron caracterizadas molecularmente estableciendo un protocolo específico de obtención de ADN y amplificación por PCR de los genes nucleares, RNA Ribosomal 28S (RNAr28s) y Rodopsina de longitud de onda larga (LWRh), y el gen mitocondrial Citocromo Oxidasa I (COI)

**Palabras clave: abeja corbiculada, Calakmul, especie críptica, barcoding**

**Native corbiculated bees (Hymenoptera: Apoidea) present in the Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche, México**

Pablo Amílcar Godínez Espinosa, M. C.  
Colegio de Postgraduados, 2019

**ABSTRACT**

A total of 60 sampling sites y stations were established distributed in an area located within the buffer zone of the Calakmul Biosphere Reserve. The collection of specimens corresponded to two moments of the year that included scarcity y abundance of plant species in flowering, y included both twilight y day specimens. The capture of specimens was done by means of traps with essences (eucalyptol, eugenol, methyl salicylate, vanillin,  $\beta$ -ionone y 1,3-dimethoxybenzene) y by free redeo.

A total of 1741 specimens were identified during the two seasons in which the catches were made. Which belong to a total of 13 genera y 22 species of corbiculated bees, one species of the Apini tribe, 10 species of Meliponini y 11 species of Euglossini. Nine species are new records for the state of Campeche, y three are new records for the Península de Yucatan; Two cryptic Euglossa species were captured. The greatest number of species captured was for *Euglossa dilemma* with 26.7%, *Eulaema polychroma* with 15.3%, *Trigona fulviventris* with 15.3% y *Trigona fusipennis* with 11.4%

An artificial key was developed for the identification of corbiculated bees present in the Reserva de la Biosfera de Calakmul.

The cryptic species *E. dilemma* y *E. viridissima* were molecularly characterized by establishing a specific protocol for obtaining ADN y PCR amplification of the nuclear genes, ribosomal RNA 28S (RNAr28s) y long wavelength Rhodopsin (LWRh), y the gene mitochondrial Cytochrome Oxidase I (COI).

**Key words: corbiculate bee, Calakmul, cryptic species, barcoding**

**Para mis padres**

**Para Aderak**

**Para Mariana**

**A ti . . . . .**

**porque tu ejemplo me alienta a ser mejor**

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco...

A los millones de mexicanos que con el pago de impuestos, el CONACYT pudo asignarme una beca, con la que pude realizar mis estudios.

Al Doctor Joel Lara Reyna por haber confiado en mi y darme esta maravillosa oportunidad. Por todos sus consejos, regaños y siempre brindarme una mano en los problemas.

A la Doctora Aída Martínez Hernández por su incansable y riguroso ojo crítico, sus enseñanzas que van mas allá del aula, dándome aliento y tenacidad para esforzarme en siempre ser mejor.

Al Doctor Ismael Hinojosa Díaz y al Doctor Jesús Romero Nápoles por su guía durante el trabajo, por brindar su voto de confianza y siempre tener el tiempo para compartir su conocimiento.

A la Doctora Karina Verdel Aranda, por siempre tener tiempo de escuchar y aportar en el trabajo que realice.

Al Dr. Victor Quej Chi, a la M. en C. Elmy Cen Cen y al M. en C. Christian Pech por toda la ayuda brindada.

A Don Fernando, Doña Lety, Don Emilio, Doña Nena, Beto, Toño y Joaquín por toda su ayuda y conocimiento.

A Juan, Paty, Luis, Lupita, Kari, Zuri, Eli, Joaquín, Jorge y familia Reyna por el apoyo, amistad y ahora ser personas importantes de mi vida.

A Gibrán e Iván por ser mis amigos y estar en los momentos mas difíciles y determinantes en mi vida.

A mi familia, a Ilixa y Ángel por habernos adoptado y cuidado.

A mi mama Gisela y mi hermano Aderak, que siempre están conmigo, y darme los empujones necesarios para seguir adelante. ¡Los quiero muchísimo!

A mi micelio, Mariana, gracias por prestarme habilidades colectora, gracias por ser parte de mi vida y de esta aventura, por tenerme paciencia, escucharme y siempre un punto de vista acertado, ¡te amo!. Ustedes 3 son mi motor.

Gracias a todos porque sin ustedes y sus buenas voluntades esto no hubiera sido posible.

## ÍNDICE DE CONTENIDO

<b>RESUMEN</b>	<b>iii</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>iv</b>
<b>DEDICATORIA</b>	<b>v</b>
<b>AGRADECIMIENTOS</b>	<b>vi</b>
<b>ÍNDICE DE CUADROS</b>	<b>ix</b>
<b>ÍNDICE DE FIGURAS</b>	<b>x</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>1</b>
<b>2. REVISIÓN DE LITERATURA</b>	<b>3</b>
2.1. Biodiversidad en México y la entomofauna polinizadora	3
2.2. Importancia de los polinizadores	5
2.3. Diversidad de especies de abejas (Hymenoptera: Apoidea) en México	8
2.4. Abejas corbiculadas en la Península de Yucatán	12
2.5. Reserva de la Biosfera de Calakmul, características: clima y vegetación	20
2.6. Especies crípticas	22
<b>3. OBJETIVOS</b>	<b>25</b>
3.1. Objetivo general	25
3.2. Objetivos específicos	25
<b>4. MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>26</b>
4.1. Área de estudio	26
4.2. Colecta de especímenes mediante atrayentes y captura por red	28
4.3. Identificación de especies	30
4.3.1. Diferenciación de especies crípticas mediante identificación molecular	31
4.3.2. Extracción de ADN	33
4.3.2.1. Material biológico. Colecta y almacenamiento	33
4.3.2.2. Protocolo de extracción de ADN	34
4.3.3. Amplificación de fragmentos de genes filogenéticamente informativos	35
4.3.4. Purificación de los productos de PCR	36

<b>5.</b>	<b>RESULTADOS</b>	<b>37</b>
5.1.	Captura de ejemplares e identificación de especies	37
5.2.	Captura pasiva	39
5.3.	Captura activa	40
5.4.	Análisis de captura por temporada	42
5.5.	Claves para identificar abejas corbiculadas en la RBC	44
5.6.	Diagnóstico de las abejas corbiculadas en la RBC	50
5.7.	Diferenciación molecular de especies crípticas	72
5.7.1.	Extracción de ADN	72
5.7.2.	Amplificación de fragmentos de genes filogenéticamente informativos	74
5.7.3.	Purificación de los productos de PCR	74
<b>6.</b>	<b>DISCUSIÓN</b>	<b>76</b>
6.1.	Abejas corbiculadas de la Reserva de la Biosfera de Calakmul	76
6.2.	<i>Euglossa viridissima</i> y <i>Euglossa dilemma</i> especies crípticas y taxonomía molecular	80
<b>7.</b>	<b>CONCLUSIONES</b>	<b>82</b>
<b>8.</b>	<b>LITERATURA CITADA</b>	<b>83</b>

## ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1.	Países megadiversos y número de especies en algunos grupos biológicos. Fuente: Llorente-Bousquets y Ocegueda, (2008)	4
Cuadro 2.	Riqueza de insectos holometábolos para México. Fuente: Llorente-Bousquets y Ocegueda (2008)	9
Cuadro 3.	Taxones identificados de himenópteros por estado. Fuente: Llorente-Bousquets y Ocegueda (2008)	11
Cuadro 4.	Se muestran los realizados por estado, con las especies de interés para el trabajo y la referencia	17
Cuadro 5.	Riqueza de abejas corbiculadas para la Península de Yucatán	18
Cuadro 6.	Iniciadores para amplificación de los genes mencionados en éste trabajo	32
Cuadro 7.	Genes amplificados, Iniciadores y temperaturas de amplificación utilizadas	35
Cuadro 8.	Programas de amplificación para los pares de oligos	35
Cuadro 9.	Captura total de ejemplares de abejas corbiculadas en la Reserva de la Biosfera de Calakmul.	38
Cuadro 10.	Distribución en porcentaje de las especies capturadas en cada mes y totales.	39
Cuadro 11.	Capturas totales en trampas con las esencias indicadas en cada columna	40
Cuadro 12.	Especies vegetales donde fueron capturadas las especies, en todos los casos se colectaron sobre la flor, con excepción de donde se indica. *Hoja, **Fruto	41
Cuadro 13.	Captura total de individuos por especies. En negritas se resalta las especies que más se captura por cada método en cada temporada	43

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.	Regiones y zonas de transición de América Latina y el Caribe: 1, región Neártica; 2, zona de transición mexicana; 3, región Neotropical; 4, zona de transición Sudamericana; 5, región Andina. Fuente: Morrone, (2004).	3
Figura 2.	Ejemplos de tipos de polinización: autogamia (autopolinización); polinización cruzada, por el viento (anemogamia) y por un insecto (zoogamia). Fuente: Rosado y Ornos (2013). Ilustración por Juan Hernaz	7
Figura 3.	Cara externa de la metatibia y basitarso de dos abejas corbiculadas de casta trabajadora. a) <i>Bombus pennsylvanicus</i> , b) <i>Plebeia frontalis</i> . Fuente: Michener, (2007)	19
Figura 4.	A) Ubicación geográfica correspondiente a las estaciones y áreas de colecta de especímenes. B) y C), acercamiento de las áreas de captura de especímenes	27
Figura 5.	Ubicación geográfica donde establecieron varias estaciones de captura con atrayentes dirigidas hacia euglosinos, esto debido a que en la vegetación arbórea abundaba la presencia de orquídeas	28
Figura 6.	Trampas utilizadas para la captura de euglosinos.	29
Figura 7.	Alineamiento de secuencias reportadas en el Genbank para factor de elongación EF-1 $\alpha$ para las especies mencionadas, ubicando las regiones en las regiones correspondientes a los oligos reportados F2-ForH y F2-RevH2 (Hines <i>et al.</i> , 2006). En rojo se muestran las modificaciones realizadas a uno de los iniciadores que se enviaron a sintetizar en este trabajo	33
Figura 8.	a) corbícula ( <i>Plebeia frontalis</i> ), b) metatibia con ranura ( <i>Euglossa variabilis</i> ), c) scopoa ( <i>Centris</i> sp.).	49
Figura 9.	<i>Apis mellifera</i> : a) vista dorsal, b) rostrum, c) ojos compuestos pilosos, d) probosis.	50
Figura 10.	<i>Eufriesea cóncava</i> : a) vista lateral, b) rostrum, c) vista dorsal.	51

Figura 11.	<i>Euglossa dilemma</i> : a) vista lateral, b) rostrum, c) mandíbula, d) zona afelpada de mesotibia, d´) mechon apical, d´´) mechón basal, e) mechones de cedas largas en esterno II f) metatibia con ranura, g) labro.	52
Figura 12.	<i>Euglossa tridentata</i> : a) vista lateral, b) rostrum, c) mandíbula, d) zona afelpada de mesotibia, d´) mechon apical, d´´) mechón basal, e) mechones de cedas largas en esterno II f) alas venación fuertes, g) proboscis.	53
Figura 13.	<i>Euglossa variabilis</i> : a) vista lateral, b) rostrum, c) mandíbula, d) zona afelpada de mesotibia, d´) mechon apical, d´´) mechón basal, e) mechones de cedas largas en esterno II f) proboscis.	54
Figura 14.	<i>Euglossa viridissima</i> : a) vista lateral, b) rostrum, c) mandíbula 2 dientes, c´) mandíbula 3 dientes (Fuente: Eltz <i>et al.</i> , 2011), d) zona afelpada de mesotibia, d´) mechon apical, d´´) mechón basal, e) mechones de cedas largas en esterno II.	55
Figura 15.	<i>Euglossa imperialis</i> : a) vista lateral, b) rostrum, c) mandíbula, d) zona afelpada de mesotibia, d´) mechón fusionado, e) mechones de cedas largas en esterno II f) proboscis, g) scutum, con dos protuberancias leves.	56
Figura 16.	<i>Eulaema cingulata</i> : a) vista lateral, b) rostrum con marcas claras, c) patrón de color en metasoma.	57
Figura 17.	<i>Eulaema polychroma</i> : a) vista lateral, b) rostrum con marcas claras, c) patrón de color en metasoma.	58
Figura 18.	<i>Eulaema meriana</i> : a) vista lateral, b) rostrum, c) patrón de color en metasoma, d) alas con zona apical hialina.	59
Figura 19.	<i>Exaerete frontalis</i> : a) vista lateral, b) rostrum, c) protuberancia en la frente, d) scutelum, e) diente interno en metafemur.	60
Figura 20.	<i>Exaerete smaragdina</i> : a) vista lateral, b) rostrum, c) metatibia con ranura, d) labro, e) línea longitudinal en scutelo, f) dientes internos en fémur.	61

Figura 21.	<i>Cephalotrigona zexmeniae</i> : a) vista lateral, b) rostrum, c) alas anteriores, d) mesosoma, e) metasoma.	62
Figura 22.	<i>Frieseomellita nigra</i> : a) vista lateral, b) rostrum, c) alas con zona apical blanca.	63
Figura 23.	<i>Lestrimelitta niitkib</i> : a) vista lateral, b) rostrum, c) metatibia sin corbícula, d) alas con venación reducida.	64
Figura 24.	<i>Melipona beecheii</i> : a) vista lateral, b) rostrum, c) ojos compuestos glabros, d) alas más cortas que el cuerpo.	65
Figura 25.	<i>Nannotrigona perilampoides</i> : a) vista lateral, b) rostrum, c) mesosoma con punteaduras fuertes.	66
Figura 26.	<i>Plebeia frontalis</i> : a) vista lateral, b) rostrum, c) marca clara en clípeo, d) líneas claras en mesosoma.	67
Figura 27.	<i>Scaptotrigona pectoralis</i> : a) vista lateral, b) rostrum, c) vertex, d) scuto, e) scutelum, f) tégula.	68
Figura 28.	<i>Trigona fulviventris</i> : a) vista lateral, b) rostrum, c) mandíbula, d) metasoma digitiforme.	69
Figura 29.	<i>Trigona fuscipennis</i> : a) vista lateral, b) rostrum, c) alas uniformemente obscurecidas.	70
Figura 30.	<i>Trigonisca pipioli</i> : rostrum.	71
Figura 31.	ADN extraído a partir de las especies <i>Apis mellífera</i> , <i>Euglossa viridissima</i> y <i>E. dilemma</i> . Orden del gel: M, Marcador de peso molecular 1 kb; carriles del 1 al 5 ADN de <i>E. viridissima</i> ; carriles del 6 al 11 <i>E. dilemma</i> ; carril 12, ADN de <i>A. mellífera</i>	73
Figura 32.	Producto obtenidos de la amplificación en tiempo real para los pares de iniciadores utilizados en la confirmación de especies crípticas. A, amplificación con los iniciadores para 28SRNA <sub>r</sub> ; B, amplificación con los iniciadores para LWRh; C, amplificación con los iniciadores para COI. En todos los casos el orden en los carriles es el mismo: M, Marcador de peso molecular; carriles 1 a 5, <i>Eg. viridissima</i> ; carriles 6 a 10, <i>Eg. dilemma</i>	76

Figura 33. El producto de dos ADN's de *E. viridissima* con oligos de los genes 28SRNAr (5 viri) y LWRh (8 viri), después de la purificación y la limpieza

75

## 1. INTRODUCCIÓN

El grupo de las denominadas abejas corbiculadas comprende a cuatro tribus integrantes de la familia Apidae: Apini, Bombini, Euglossini y Meliponini dentro las cuales destaca, por su interés comercial, la especie *Apis mellifera*, especie introducida y única representante de la Tribu Apini en el continente americano. No obstante, la importancia económica de *A. mellifera* es indiscutible. La importancia de las otras tribus para la polinización mundial supera el servicio que provee por si sola esta especie. Los registros de abejas cobiculadas hacen referencia a una diversidad de alrededor de 1000 especies. El grupo presenta distribución mundial. (Roubik y Hanson, 2004). El término “corbiculada” está referido a la estructura presente en la tibia posterior (corbícula) que presentan todas las hembras de este grupo y que se utiliza para el acarreo del polen, estructura que se ha perdido en las abejas cleptoparásitas, como en los géneros *Exaerete* y *Lestrimelitta* (Michener, 2007).

Los meliponinos se encuentran en todas las zonas tropicales del mundo, estimándose alrededor de 500 especies, de las cuales aproximadamente el 80% están presentes en la región Neotropical, desde Argentina hasta México (Michener, 2007).

Los euglossinos son organismos extremadamente llamativos debido a su biología, su coloración atractiva y su relación con la polinización de algunos grupos taxonómicos de orquídeas; asimismo, han sido motivo de observaciones y antiguos estudios desde la época de los grandes naturalistas como Darwin y Crüger, y únicamente se encuentran distribuidos en la región Neotropical (Roubik y Hanson, 2004).

Con respecto a la tribu Bombini, ésta es monotípica y el género representativo es *Bombus*, que contiene alrededor de 250 especies de en el mundo, su origen es Holártico, por lo que la mayor riqueza se encuentra en Eurasia y Norteamérica (Michener, 2007). A pesar de que son abejas con cierto grado de socialización éstas no se consideran como eusociales, ya que la reina pasa parte de su vida sola (Goulson, 2010). Los integrantes de esta tribu se consideran excelentes polinizadores, en

especial de las plantas con anteras de dehiscencia poricida, ya que realizan “polinización por zumbido” (Pinilla-Gallego *et al.*, 2016).

A la península de Yucatán se le considera una zona biogeográfica única y bien diferenciada de México, distinta a la zona de la Costa del Golfo de México y la zona de Chiapas y Oaxaca (Yañez Ordoñez, *et al.*, 2008). Ubicada justo en el centro de la Península de Yucatán, la Reserva de la Biosfera de Calakmul (RBC) es la mayor reserva de bosque tropical en el país con más de 720,000 hectáreas (Carabias-Lillo *et al.*, 1999). Tiene una ubicación estratégica dentro del Corredor Biológico Mesoamericano, con lo que es una zona de gran importancia ecológica, por el movimiento de especies que existe entre las regiones Neártica y la zona Neotropical. La RBC posee una importante riqueza florística que incluye unas 1,500 especies de plantas, entre ellas más de 70 especies de orquídeas, y una alta diversidad de leguminosas, representada por 42 géneros y más de 220 especies (Carabias-Lillo *et al.*, 1999). De los 12 tipos de vegetación descritos para la península de Yucatán, en la región de Calakmul se encuentran seis: selva alta perennifolia, selva mediana subperennifolia, selva baja subperennifolia y caducifolia, sabana e hidrófitos (tular, carrizal, popal) (Flores y Espejel, 1994). En esta área se han realizado múltiples trabajos de abonando al conocimiento de biodiversidad vegetal y animales vertebrados; sin embargo, no se ha realizado un solo estudio sobre abejas silvestres presentes en la Reserva de la Biosfera de Calakmul.

En el presente trabajo se dan a conocer los resultados de muestreos enfocados a incrementar el conocimiento de la diversidad prevaleciente de abejas corbiculadas en la Reserva de la Biosfera de Calakmul. Centrando la investigación en las abejas corbiculadas en una sección de la zona de amortiguamiento de la Reserva de la Biosfera de Calakmul.

## 2. REVISIÓN DE LITERATURA

### 2.1. Biodiversidad en México y la entomofauna polinizadora

México es uno de los países llamados megadiversos, pues alberga aproximadamente el 10% del total de todas las especies a nivel mundial.

La localización geográfica de la República Mexicana en el planeta es el factor que determina la riqueza biológica del país, pues es aquí donde confluyen, y se solapan tres grandes horofaunas o zonas de transición (Figura 1), una de evolución boreal, la segunda austral y la tercera Neotropical formando una complicada red (Halffter, 1978, 1976, 1964). La orografía del país da como consecuencia la formación de estas regiones (Halffter, 2006).



Figura 1. Regiones y zonas de transición de América Latina y el Caribe: 1, región Neártica; 2, zona de transición mexicana; 3, región Neotropical; 4, zona de transición Sudamericana; 5, región Andina. Fuente: Morrone, (2004).

México ocupa uno de los cinco primeros lugares en cuanto a riqueza de plantas (Rzedowski, 1991), lo cual es de suma relevancia para investigaciones relacionadas con estos organismos y de otros grupos biológicos dependientes de estas, en especial la insecto-planta. El país alberga aproximadamente 23,424 plantas vasculares, lo que representa el 10% de las especies del mundo, teniendo la misma proporción para Magnoleophitas a nivel mundial (Rzedowski, 1991). Las cantidades identificadas de especies de plantas vasculares, mamíferos, aves, reptiles y anfibios que posee el país se pueden observar en el Cuadro 1, estos grupos son los que mejor se han catalogado a lo largo de la historia. Se aprecia la posición de México en el mundo en cuanto a su riqueza biótica, comparada contra otros países megadiversos.

Cuadro 1. Países megadiversos y número de especies en algunos grupos biológicos. Fuente: Llorente-Bousquets y Ocegueda, (2008).

Continente	País	Superficie <sup>a</sup> (km <sup>2</sup> )	Plantas vasculares	Mamíferos	Aves	Reptiles	Anfibios
América	México	1 972 544	23 424 <sup>b</sup>	535 <sup>c,d</sup>	1 107 <sup>f</sup>	804 <sup>e</sup>	361 <sup>e</sup>
	Perú	1 285 210	17 144 <sup>b</sup>	441 <sup>b</sup>	1 781 <sup>b</sup>	298 <sup>a</sup>	420 <sup>h</sup>
	Brasil	8 511 965	56 215 <sup>b</sup>	578 <sup>b</sup>	1 712 <sup>b</sup>	630 <sup>l</sup>	779 <sup>h</sup>
	Colombia	1 141 748	48 000	456 <sup>a</sup>	1 815 <sup>a</sup>	520 <sup>l</sup>	634 <sup>h</sup>
	Ecuador	283 561	21 000	271 <sup>a</sup>	1 559 <sup>a</sup>	374 <sup>a</sup>	462 <sup>h</sup>
	Venezuela	912 050	21 073 <sup>b</sup>	353 <sup>b</sup>	1 392 <sup>b</sup>	293 <sup>a</sup>	315 <sup>h</sup>
África	Congo	2 344 000	6 000 <sup>b</sup>	166 <sup>b</sup>	597 <sup>b</sup>	268 <sup>a</sup>	216 <sup>h</sup>
	Madagascar	587 045	9 505 <sup>b</sup>	165 <sup>b</sup>	262 <sup>b</sup>	300 <sup>a</sup>	234 <sup>h</sup>
Asia	Indonesia	1 916 600	29 375 <sup>b</sup>	667 <sup>b</sup>	1 604 <sup>b</sup>	511 <sup>l</sup>	300 <sup>h</sup>
	China	9 561 000	32 200 <sup>b</sup>	502 <sup>b</sup>	1 221 <sup>b</sup>	387 <sup>a</sup>	334 <sup>h</sup>
Oceanía	Australia	7 686 810	15 638 <sup>b</sup>	376 <sup>b</sup>	851 <sup>b</sup>	880 <sup>l</sup>	224 <sup>h</sup>

Por su megadiversidad, velocidad de especiación y nichos específicos aun no caracterizados, no hay ningún dato que llegue a precisar las especies de insectos en el mundo, y solo se estima el posible número de especies, variando de acuerdo al autor consultado. El rango de especies reportadas varía entre 750,000 y un 1,250,000 especies, estimándose que faltan por describir de dos a cinco millones (Erwin, 1982; Grimaldi y Engel, 2005; Hammond, 1992). En México se tienen identificadas 47,853 especies de insectos lo que corresponde al 5.23% de la diversidad mundial (Llorente-Bousquets y Ocegueda, 2008).

La Royal Entomological Society de Londres, Reino Unido (fundada en 1833), organismo dedicado al estudio de los insectos y a la difusión de información sobre los mismos, llevó a cabo un estudio por el que calculó que en la superficie terrestre existen unos 10.000 millones de insectos por kilómetro cuadrado.

Considerando que el 90% de las plantas pertenecen al grupo de las angiospermas, y la relación planta insecto es bien conocida, el papel que juega este grupo es fundamental en el servicio ecológico de la polinización.

## **2.2. Importancia de los polinizadores**

La reproducción de infinidad de plantas, su diversificación, los intercambios genéticos, la producción de frutas y semillas, entre otros muchos eventos, depende de la polinización (Mcgregor, 1976).

La polinización es un fenómeno biológico que permite el transporte del polen desde los órganos masculinos de una flor, donde se forma, hasta los órganos femeninos, ya sea de la misma flor (autogamia), a otra flor de la misma planta (geitonogamia), o bien a una flor de una planta distinta (polinización cruzada). Aunque muchas plantas son autógamas o geitonógamas, la evolución ha favorecido la polinización cruzada, de modo que son habituales los mecanismos que impiden o dificultan la autopolinización (Viejo-Montesinos y Ornos-Gallego, 1997).

Según el vector, la polinización cruzada se puede dividir en 3 tipos: anemogamia, hidrogamia, y zoogamia (Figura 2). Esta última, es con mucho el mecanismo más frecuente y ventajoso, que materializa un verdadero mutualismo y numerosos ejemplos de coevolución (Proctor *et al.*, 1996).

Algunos estudios demuestran que, en climas tropicales el 94% de las Magnoleophitas utilizan la zoogamia como mecanismo de polinización (Bonilla, 2012; Mayer *et al.*, 2011), y el 87% de los cultivos agrícolas, dependen de polinizadores (Klatt *et al.*, 2013).

De acuerdo con la Organización de la Naciones Unidas, y el Fondo para la Alimentación y la Agricultura, aproximadamente dos terceras partes de las especies de plantas empleadas para la alimentación dependen de la zoogamia. En esta última se considera aves, murciélagos y al grupo más importante, los insectos.

Los insectos son organismos especialmente apropiados para polinizar, ya que tienen un tamaño relativamente semejante al de las flores, son muy numerosos y probablemente su mayor ventaja, son voladores y, por lo tanto, muy móviles. Para una planta, el uso de vectores de polen selectivos tiene la ventaja de evitar la producción de grandes cantidades de polen, con el consiguiente ahorro energético y de nutrientes (Mattson Jr., 1980)

Como un ejemplo de coevolución entre las plantas y sus polinizadores se puede mencionar la distinta longitud de las piezas bucales de los grupos polinizadores determina qué especies polinizarán a unas u otras flores. Esto, tan aparentemente sencillo y elemental ha determinado modificaciones en la organización y la forma de la flor a lo largo de la historia de las angiospermas (Viejo Montesinos y Ornos Gallego, 1997) dando como resultado los “síndromes florales”, que son un conjunto de caracteres morfológicos y químicos con la finalidad de atraer a un tipo de polinizador en específico (Proctor *et al.*, 1996).

Existen especies de plantas que pueden ser polinizadas por distintas especies de insectos, mientras que otras dependen de unas pocas, o incluso solo una, lo que da lugar a relaciones insecto-planta muy especializadas (Viejo Montesinos y Ornos Gallego, 1997). Los organismos que presentan tan estrecha relación de coevolución se les denomina balas mágicas haciendo una analogía a un proyectil que va de una planta a otra sin desviar en su recorrido (Dawkins, 2010).

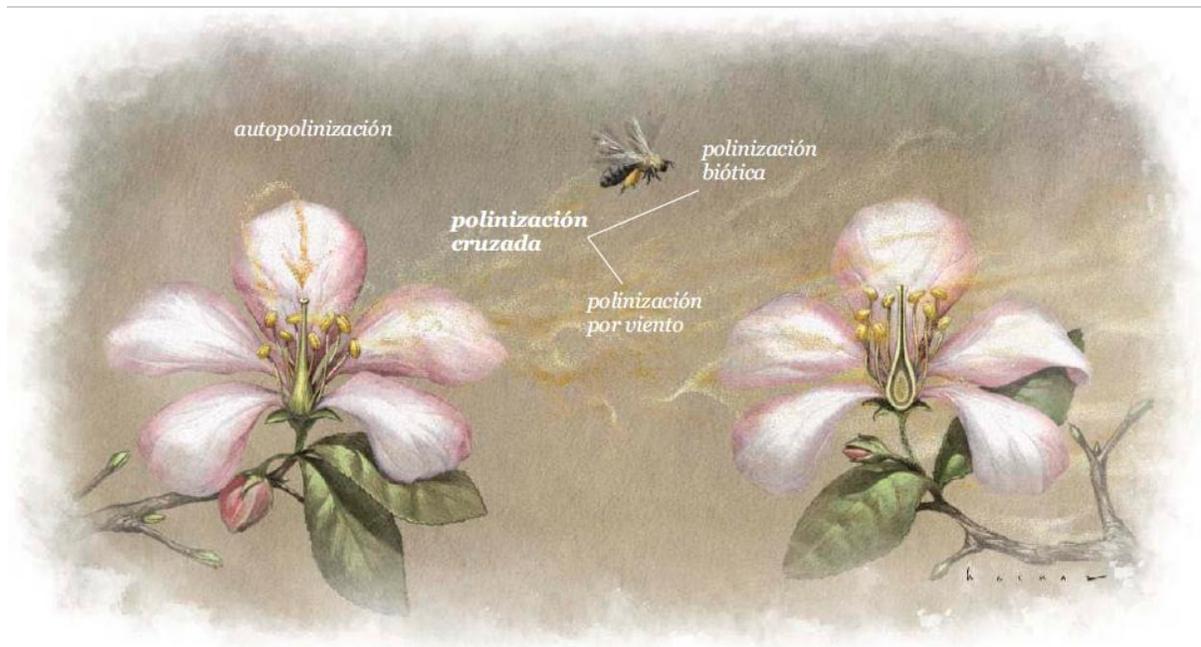


Figura 2. Ejemplos de tipos de polinización: autogamia (autopolinización); polinización cruzada, por el viento (anemogamia) y por un insecto (zoogamia). Fuente: Rosado y Ornos (2013). Ilustración por Juan Hernaz

Una de las maneras que el ser humano ha aprovechado esta estrecha relación insecto planta ha sido en la selección adecuada del polinizador para utilizarse en un cultivo. Cuando el polinizador es el adecuado, no solo es más eficaz y productivo, sino que, maximiza la fortaleza y resistencia de las plantas y esto se puede traducir en la reducción del uso de agroquímicos (Pitts-Singer y Cane, 2011).

Los himenópteros constituyen el principal grupo de insectos antófilos. De entre todos los himenópteros (e incluso de los insectos en general), las abejas forman el grupo polinizador por antonomasia (Viejo Montesinos y Ornos Gallego, 1997).

Las abejas son los polinizadores más eficaces, entre otras razones por su abundancia, su vuelo rápido, su tendencia a visitar varias flores de la misma especie, su necesidad de grandes cantidades de néctar y polen y sus cerdas especializados, que pueden atrapar y mantener hasta 15000 granos de polen por abeja (Batra, 1984), además de contar con estructuras especializadas para la colecta de otros recursos que las plantas ofrecen, como aceites o esencias.

La valoración de la polinización apícola en la producción agraria mundial en el año 2008 fue de 153000 millones de euros (Ricou *et al.*, 2014; Vilhena *et al.*, 2012). Según datos de la FAO (2014), el valor de la polinización apícola es de 20-30 veces superior al de los productos apícolas.

En relación con el valor económico y de los servicios ecológicos (Losey y Vaughan, 2006), estimaron que, en el caso de la polinización por abejas nativas de frutales, hortalizas y cultivos extensivos en Estados Unidos, el valor es de más de 3,000 millones de dólares anuales. Para nuestro país aún no se ha estimado el valor de dichos servicios ecológicos.

Además de su relevancia para la producción agrícola, hay que considerar la relevancia de la polinización en el medio natural, tomando en cuenta que el porcentaje de polinización realizada por ápidos en las selvas tropicales es de más del 80% (Nates-Parra, 2005), pero a su vez es difícil valorar la diversidad biológica generada por estos polinizadores, por lo que es esencial que se conozca que individuos de este grupo conforma la población en estas zonas tan importantes.

### **2.3. Diversidad de especies de abejas (Hymenoptera: Apoidea) en México**

El orden Hymenoptera es uno de los 4 “grandes órdenes” de insectos, donde se encuentra también los coleopteros, lepidópteros y dípteros, esta denominación se atribuye a lo diversos que son, en número de especies y en nichos ecológicos que ocupan. Su nombre hace referencia a sus 2 pares de alas membranosas. Como principal característica morfológica del grupo es la presencia de hamulis, estructura semejante a ganchos presentes en el borde anterior de las alas posteriores. La función de los hamulis es el acoplamiento de las alas anteriores y posteriores durante el vuelo (Goulet y Huber, 1993).

De acuerdo con lo reportado por LaSalle y Gauld (1993), a nivel mundial existen alrededor de 115,000 especies descritas para el grupo de los himenópteros, mientras que Gauld y Bolton (1998) consideran la existencia de al menos 250,000 especies.

Del total de especies conocidas de himenópteros, en México se tiene presencia del 3.2% de las especies conocidas para el mundo. Este es un porcentaje bajo considerando la estrecha relación de este grupo y las plantas con flores ya que se cuenta con aproximadamente el 10% de las magnoleofitas a nivel mundial. Reflejo de esto es que el número de especies conocidas de coleópteros y lepidópteros para el país, que superan en más del doble de las especies conocidas de himenópteros (Llorente-Bousquets y Ocegueda, 2008). Esto se debe a que coleópteros y lepidópteros han sido más estudiados en México (Cuadro 2).

Cuadro 2. Riqueza de insectos holometábolos para México. Fuente: Llorente-Bousquets y Ocegueda (2008)

	Especies en el mundo <sup>a</sup>	Especies estimadas en el mundo	Especies descritas de México	Especies estimadas de México	Especies endémicas para México	Especies incluidas en esta obra*	Subespecies, variedades o formas incluidas en esta obra*
COLEÓPTEROS	351 785	397 802	13 195	20 030	2 564	12 535	362
DÍPTEROS	72 052	151 000 <sup>a</sup>	2 091	3 290-30 000 <sup>z</sup>	277	1 645	36
LEPIDÓPTEROS	155 701-156 522	205 336	14 277-14 362	22 330		2 863	938
HIMENÓPTEROS	197 720-197 750	223 950	6 313	6 313	323	6 350	427
<b>Total</b>	<b>910 288-915 350</b>	<b>1 139 699</b>	<b>47 768-47 853</b>	<b>70 712-97 462</b>	<b>4 385</b>	<b>27 184</b>	<b>1 907</b>

Llorente-Bousquets y Ocegueda (2008) reportan 6313 especies, aunque se estima que aún existen muchas especies nuevas aun sin describir. Los datos de la riqueza de hymenoteros para los estados se presentan en el Cuadro 3, resalta la baja diversidad reportada para Campeche, lo cual se debe a los pocos trabajos realizados en estos estados para catalogar y registrar la riqueza de especies presentes.

Antes de la conquista, las abejas nativas y sus productos tuvieron una gran importancia, sobre todo entre los mayas, que nombraron y cultivaron a no menos de

10 especies de la tribu Meliponini (Gonzalez, 1984). De esta manera obtenían miel y cera, las cuales utilizaron como alimento y con fines ceremoniales (Barrera, 1955).

Posterior a la conquista de América el interés por conocer la fauna de abejas de México continuó. En un periodo mayor a 230 años se han realizado diversos trabajos. Cockerell, Timberlake, Cresson, Smith, LaBerge y Michener contribuyeron con el 69.2% de las especies conocidas (Ayala *et al.*, 1998, 1996).

Según Ayala *et al.* (1998), históricamente se puede dividir el estudio de la melitofauna mexicana en cuatro periodos, el primero comprende de 1758 a 1819, en el que se describieron 26 taxones mexicanos por Linneo, Oliver, Fabricius y Spínola, a partir de colecciones pequeñas. El segundo período (1820-1889) marca la transición entre naturalistas y los primeros especialistas en Hymenoptera entre los que sobresalen los entomólogos Cresson, Smith, Dours, Guérin Lapeletier y Say. De 1890 a 1929, que corresponde al tercer periodo, se da un considerable aumento en el número de especies publicadas y especialistas que las describen, destacando Cockerell con 386 especies descritas y Friese con 42. El último periodo inició en 1930 y se describió el 45% de las especies conocidas en México, de este periodo destacan Hurd, LaBerge, Michener, Snelling y Timberlake. Podríamos mencionar un quinto periodo hacia finales de los 80's y principios de los 90's en el cual existen especialistas nacionales en melitofauna, como: Olivia Yañes, Juan Labougle, Ismael Hinojosa, Luis Godínez y Ricardo Ayala.

A la fecha, el único trabajo faunístico publicado que considera las abejas de todo el país es el de Cockerell (1899) el cual reporta 311 especies. Respecto a melitofaunas locales, podríamos mencionar los estudios de Ayala (1988) para el bosque tropical caducifolio de la región de Chamela, Jalisco, donde catalogó 228 especies; Roubik *et al.*, (1991) citaron 90 especies en la vegetación tropical de la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo; Godínez (1991) en un bosque espinoso abierto colectó 177 especies para San Gregorio, Guanajuato; Estrada de León (1992) colectó 171 especies para los bosques de pino encino y su ecotono en la Sierra del Tigre, Jalisco;

Godínez (1997) en dos comunidades del estado de Hidalgo colectó 178 especies, finalmente, Balboa Aguilar (2010) en la Reserva de la Biosfera “La Sepultura” Chiapas, colectó 181 especies.

Cuadro 3. Taxones identificados de himenópteros por estado. Fuente: Llorente-Bousquets y Ocegueda. 2008

Estado/ Taxón	Arácnidos		Hexápodos		Grupos						Total
	Crustáceos	y quelicerados	Miriápodos	no insectos	de insectos	Coleópteros	Dípteros	Hemípteros	Himenópteros	Lepidópteros	
AGS	71	27	0	1	17	59	15	17	59	134	400
BC	30	523	13	6	224	327	72	65	574	191	2 025
BCS	20	494	20	59	277	89	44	83	290	176	1 552
CAM	14	127	9	5	136	164	26	28	55	382	946
CHIS	9	698	59	37	633	1 035	191	219	505	1 196	4 582
CHIH	12	290	6	44	205	336	35	60	618	198	1 804
COAH	29	160	5	3	93	141	18	40	361	125	975
COL	7	157	2	30	134	233	40	60	119	359	1 141
DF	33	359	34	86	239	205	73	31	145	254	1 459
DUR	15	223	4	26	204	617	53	81	532	220	1 975
GTO	7	89	7	6	40	160	16	26	137	143	6 31
GRO	21	671	49	98	369	761	106	171	481	655	3 382

En la actualidad la investigación se ha extendido hacia temas tales como: el comportamiento, la biología de anidación, polinización, fisiología; sin dejar de lado la investigación taxonómica y filogenética, pero ahora siendo integrales con la ayuda de herramientas modernas, como la biología molecular. Sin embargo, aún existen deficiencias en el conocimiento de este grupo en México, los trabajos de investigación no son sistemáticos y muchas veces no tienen seguimiento. La mayor parte de los registros de colecta en México indican que se han hecho a orilla de carretera y en lugares cercanos a centros de investigación (Llorente-Bousquets y Ocegueda, 2008) esto deja amplias zonas del país sin ser colectadas, y por lo tanto con deficiencias en el conocimiento de las especies de abejas mexicanas (Ayala *et al.*, 1998).

Las abejas de México se incluyen en seis de las siete familias de Apoidea existentes en el mundo, incluyendo 144 géneros con un total de 1,884 especies (Ayala *et al.*, 1996). Se cree que este número puede ser mayor a 2,000 especies (Roig-Alsina y

Michener, 1993; Roubik, 1989). Considerando que se calcula que hay alrededor de 20,000 especies de abejas en el mundo, entonces la fauna mexicana comprende un 10% de la riqueza mundial (Hinojosa-Díaz, 1996). De acuerdo a la clasificación propuestas por Roig-Alsina y Michener (1993) y Alexander y Michener (1995), las familias más representativas por su abundancia son: Andrenidae y Apidae (64%), Colletidae (5%), Halictidae (12%) Megachilidae (18%) y la menos abundante, Melittidae (1%) (Ayala, 2017; Ayala *et al.*, 1996).

Ayala *et al.* (1996, 1998) mencionan que las regiones áridas de México, adyacentes a California y Arizona, EUA, parecen ser las regiones de mayor diversidad de abejas en el país, seguidas por el altiplano templado y las selvas bajas. A partir de los pocos muestreos existentes de la Península de Yucatán, está aparece como el área más pobre, posiblemente como el resultado del suelo superficial que impone restricciones para que muchas especies puedan anidar, además de la edad geológica reciente del área (Roubik *et al.*, 1991).

Sin embargo, se tienen opiniones encontradas a la anterior como lo es la siguiente: La Península de Yucatán ha sido una de las áreas menos conocidas desde el punto de vista faunístico (Ayala, 1992). Roubik (1989) sugiere que la fauna de abejas es particularmente rica en climas calientes, estacionalmente secos y cerca del límite de los subtrópicos, lo que supondría un número importante de especies de abejas de la península de Yucatán las cuáles podrían no estar reportadas a la fecha por los escasos trabajos realizados para ampliar el conocimiento de las especies de abejas en la Península de Yucatán.

#### **2.4. Abejas corbiculadas en la Península de Yucatán**

Ayala *et al.*, (1998), dividieron a las abejas nacionales según su distribución en cinco regiones: xérica, métrica y montaña, subtropical, tropical y Baja California. La Península de Yucatán corresponde a la región tropical, ya que el tipo de vegetación presente es bosque tropical perennifolio y subperennifolio.

El conocimiento de la melitofauna presente la Península de Yucatán es deficiente. Es posible que en México sea la menos estudiada (Roubik *et al.*, 2011). La riqueza de melitofauna presente en las zonas subtropicales (Ayala, 1988) de México y Centroamérica (Roubik *et al.*, 2011) son mayores que la de la Península de Yucatán. Los grupos de abejas más conocidos en la Península de Yucatán son: Augochlorini, Euglossini, Meliponini, y los géneros como *Tetrapedia*, *Paratetrapedia*, *Monoeca* y *Epicharis* (Roubik *et al.*, 2011). Los taxones dominantes de otras regiones, como los Euglossini, presentan poca diversidad en Yucatán (Roubik y Hanson, 2004).

Los trabajos en la Península de Yucatán se han enfocado en el área norte de la península (estado de Yucatán) y al este de esta (estado de Quintana Roo), teniendo solo el reporte de un trabajo en el estado de Campeche (Yañez-Ordóñez, 2001).

En el trabajo de Ayala (2017) se condensa lo que se sabe de las abejas de Mesoamerica y enlista las especies descritas en el país por estado. En dicho trabajo se presenta que para el estado de Campeche hay sólo 18 especies registradas, Quintana Roo acumula 85 especies y Yucatán con 140 especies. Lo cual sugiere que en el estado de Campeche hay más especies aún no registradas. Los estados con más diversidad de especies son Chihuahua con 396 especies y Sonora con 359 especies. Sin embargo, hay que considera que son pocos los trabajos que se han enfocado a describir toda la melitofauna de la Península de Yucatán. El enfoque principal de los trabajos realizados es la meliponicultura o semejantes. En el Cuadro 4, se presenta las temáticas y el número de trabajos realizados por estado.

Condensando la información de los trabajos recopilados se generó el Cuadro 5, donde se muestra la riqueza de especies de abejas corbiculadas, grupo de interés en esta investigación, para antes del presente trabajo la Península de Yucatán contaba con 33 especies, de las cuales Campeche tenía 18 especies, Yucatán 20 especies y Quintana Roo era el más diverso con 29 especies.

Las abejas corbiculadas son un grupo holofilético (Michener, 2007) sin valor taxonómico que incluye 4 tribus de la familia Apidae: Apini, Bombini Eulossini y Meliponini. Estas tribus comparten una serie de estructuras internas, externas en sus estadios inmaduros y de imago, además de comportamiento e información genética que los agrupa y que incluso en algún momento los clasificó como una familia más dentro de la superfamilia Apoidea (Michener, 1990), pero esto quedó en desuso al probar su cercanía con el linaje de los Anthophoridae, abejas con escopa en las tibias posteriores (Michener, 1944; Roig-Alsina y Michener, 1993). Por lo que si se les diera el rango de Familia a las abejas corbiculadas los demás grupos de abejas pertenecientes a la familia también tendrían que ser divididos en numerosas familias (Michener, 2007).

Las estructuras de recolección y manejo del polen presentes en las hembras de abejas corbiculadas son sinapomórficas a las estructuras que presentan las hembras de los demás grupos pertenecientes a la familia Apidae (Michener, 2007). Estas estructuras no están presentes en las especies cleptoparasitas y en las reinas de los taxones eusociales.

Las principales estructuras por las cuales este grupo merece la denominación de abejas corbiculadas están presentes en la tibia y basitarso posterior. La corbícula presente en la tibia posterior en un área lisa, cóncava y algunas veces plana, la cual está rodeada por cerdas largas (Figura 3). El basitarso no presenta cerdas escopales y está articulado cerca del margen apical anterior de la tibia, lo cual permite espacio suficiente para la presencia de otras estructuras exclusivas del grupo, como lo son el rastellum y la aurícula para Apini, Bombini y Euglossini y el penicillum en Meliponini. Además de la ausencia de las placas basitibiales y pigidial y la reducción a uno o dos segmentos los palpos maxilares (Michener, 2007). Además de estructuras internas como: Las glándulas salivales cefálicas y torácicas, las glándulas hipofaríngeas y las glándulas de cera (Cruz-Landim, 1967).

Las relaciones filogenéticas del grupo han sido altamente estudiadas, desde varios enfoques como: morfológicos como los hechos por Michener, de comportamiento por Noll, análisis moleculares realizados por Cameron y Mardulyn, incluso analizando fósiles en ámbar y sus relaciones paleontológicas por Engel, sin llegar a un acuerdo común y a una hipótesis satisfactoria.

Dentro del grupo, Meliponini presenta la distribución más amplia, ya que es cosmopolita, restringido a la región Pantropical (Ayala, 1999). Le sigue la Tribu Apini con una distribución natural en los continentes de Eurasia y África (Michener, 2007), con la colonización del continente americano la especie *Apis mellifera*, fue introducida y es la única representante de la tribu Apini en el continente americano. Los Bombini están presentes en regiones holárticas y montañas Neotropicales (Michener, 2007). Por último, los Euglossini tiene una distribución restringida a la región Neotropical (Roubik y Hanson, 2004; Michener 2007).

Las tribus Apini y Meliponini son abejas eusociales, los Bombini son sociales y las Euglossini son comunitarias o solitarias. Así, dado que en las corbiculadas se encuentran todos los tipos de organización social presentes en los insectos, este grupo presenta un modelo adecuado para estudiar la evolución del comportamiento social (Kawakita *et al.*, 2008).

Los avances tecnológicos y técnicos en el manejo de *Apis mellifera*, el rescate de la meliponicultura y ahora el creciente uso de especies de Bombini, hacen de este el grupo de animales más importante de nuestra sociedad moderna.

A pesar de los avances de descripción de especies presentes en la Península de Yucatán, existen zonas de gran importancia biológica y ecológica como las diversas reservas y zonas conservadas, en las cuáles aún no se ha descrito la diversidad de especies, por ejemplo, la zona de Calakmul.

La zona de Calakmul cuenta con el conjunto más grande de áreas protegidas en el estado, donde se incluyen las Reservas Estatales Balam-kin y Balam-ku y la Reserva de la Biosfera de Calakmul. La zona de Calakmul, pertenece además al corredor biológico mesoamericano (Carabias-Lillo *et al.*, 1999).

A pesar de la importancia para la conservación que tiene la región de Calakmul, de los esfuerzos para la conservación de la zona, y de que se cuenta con un programa de conservación y manejo; no se conoce la situación en el que se encuentra la entomofauna en estas Áreas Naturales Protegidas (ANPs).

Por lo dicho anteriormente, es importante recopilar datos biológicos que proporcionen información acerca de la biodiversidad en la zona.

Considerando la falta de datos respecto a la entomofauna del Estado de Campeche y considerando la importancia de los insectos polinizadores en particular, consideramos relevante realizar un listado exhaustivo para continuar describiendo la melitofauna en el estado.

Cuadro 4. Se muestran los trabajos realizados por estado, con las especies de interés para el trabajo y la referencia.

ESTADO	NOMBRE DEL TRABAJO	ESPECIES DE INTERES	CITA
Yucatán	Diversity of native bee visitors of cucurbit crops (Cucurbitaceae) in Yucatán, México	Apoidea	Meléndez-Ramírez et al., 2002
	Behavior and Pollination Efficiency of <i>Nannotrigona perliamponides</i> (Hymenoptera: Meliponini) on Greenhouse Tomatoes ( <i>Lycopersicon esculentum</i> ) in Subtropical México	<i>Nannotrigona perliamponides</i>	Cauch et al., 2004
	Floral resource use and interactions between <i>Apis mellifera</i> and native bees in cucurbit crops in Yucatán, México	Apoidea	Pinkus-Rendon et al. 2005
	Morphological and molecular characters reveal differentiation in a Neotropical social bee, <i>Melipona beechei</i> (Apidae: Meliponini)	<i>Melipona beechei</i>	Quezada-Euán et al., 2007
	Sociality in <i>Euglossa viridissima</i> Friese (Hymenoptera, Apoidea, Euglossini)	<i>Euglossa viridissima</i>	Cocom et al., 2008
	Bee Faunas (Hymenoptera: Apoidea) of Six Natural Protected Areas in Yucatán, México	Apoidea	Reyes-Novelo et al. 2008
	Contribution of native bees and Africanized honey bees (Hymenoptera:Apoidea) to Solanaceae crop pollination in tropical México	Apidae	Macías-Macias et al. 2009
	Temporal variation in native bee diversity in the tropical sub-deciduous forest of the Yucatan Peninsula, México	Apoidea	Reyes-Novelo et al. 2009
	Especies de abejas sin aguijón en áreas urbanas de Yucatán	Meliponini	Meléndez-Ramírez et al., 2016
Quintana Roo	Abejas nativas de la Reserva de la Biosfera de San Ká'an, Quintana Roo, México	Apoidea	Araujo-Feltes, 2017
	Why are African honey bees and not European bees invasive? Pollen diet diversity in community experiments	<i>Apis mellifera</i>	Roubik et al., 1991
	Bee Populations, Forest Disturbance, and Africanization in Mexico	<i>Meliponini</i> y <i>Apis mellifera</i>	Villanueva-G y Roubik, 2004
	Invasive Africanized honey bee impact on native solitary bees: a pollen resource and trap nest analysis	<i>Apis mellifera</i> , <i>Centris</i> , <i>Megachilidae</i>	Roubik y Villanueva-G, 2009
	Abejas sociales, solitarias y parásitas	Apoidea	Roubik et al., 2011
Campeche	Avispas y abejas sociales (Hymenoptera: Vespoidea, Apoidea) de cinco zonas de Campeche, México	Apini, Bombini y Meliponini	Yañez-Ordóñez, 2001

Cuadro 5. Riqueza de abejas corbiculadas para la Península de Yucatán

ESPECIES	CAMPECHE	YUCATÁN	QUINTANA ROO
<i>Apis mellifera</i>	1	1	1
<i>Bombus medius</i>	1		1
<i>Cephalotrigona zexmeniae</i>	1	1	1
<i>Eufriesea concava</i>			1
<i>Eufriesea mexicana</i>		1	1
<i>Euglossa dilemma</i>		1	1
<i>Euglossa imperialis</i>			1
<i>Euglossa townsendi</i>			1
<i>Euglossa variabilis</i>			1
<i>Euglossa viridissima</i>		1	1
<i>Eulaema cingulata</i>			1
<i>Eulaema polychroma</i>		1	1
<i>Exaerete smaragdina</i>		1	1
<i>Frieseomelitta nigra</i>	1	1	1
<i>Lestrimelitta niitkib</i>	1	1	1
<i>Melipona beecheii</i>	1	1	1
<i>Melipona yucatanica</i>	1	1	1
<i>Nannotrigona perilampoides</i>	1	1	1
<i>Partamona bilineata</i>	1	1	
<i>Partamona orizabaensis</i>			1
<i>Plebeia moureana</i>		1	
<i>Plebeia pulchra</i>		1	1
<i>Plebeia frontalis</i>	1	1	1
<i>Plebeia parkeri</i>			1
<i>Scaptotrigona pectoralis</i>	1	1	1
<i>Scaura latitarsis</i>	1		
<i>Tetragonisca angustula</i>	1		
<i>Trigona corvina</i>	1		1
<i>Trigona fulviventris</i>	1	1	1
<i>Trigona fuscipennis</i>	1	1	1
<i>Trigona nigerrima</i>	1		1
<i>Trigonisca maya</i>			1
<i>Trigonisca pipioli</i>	1	1	1

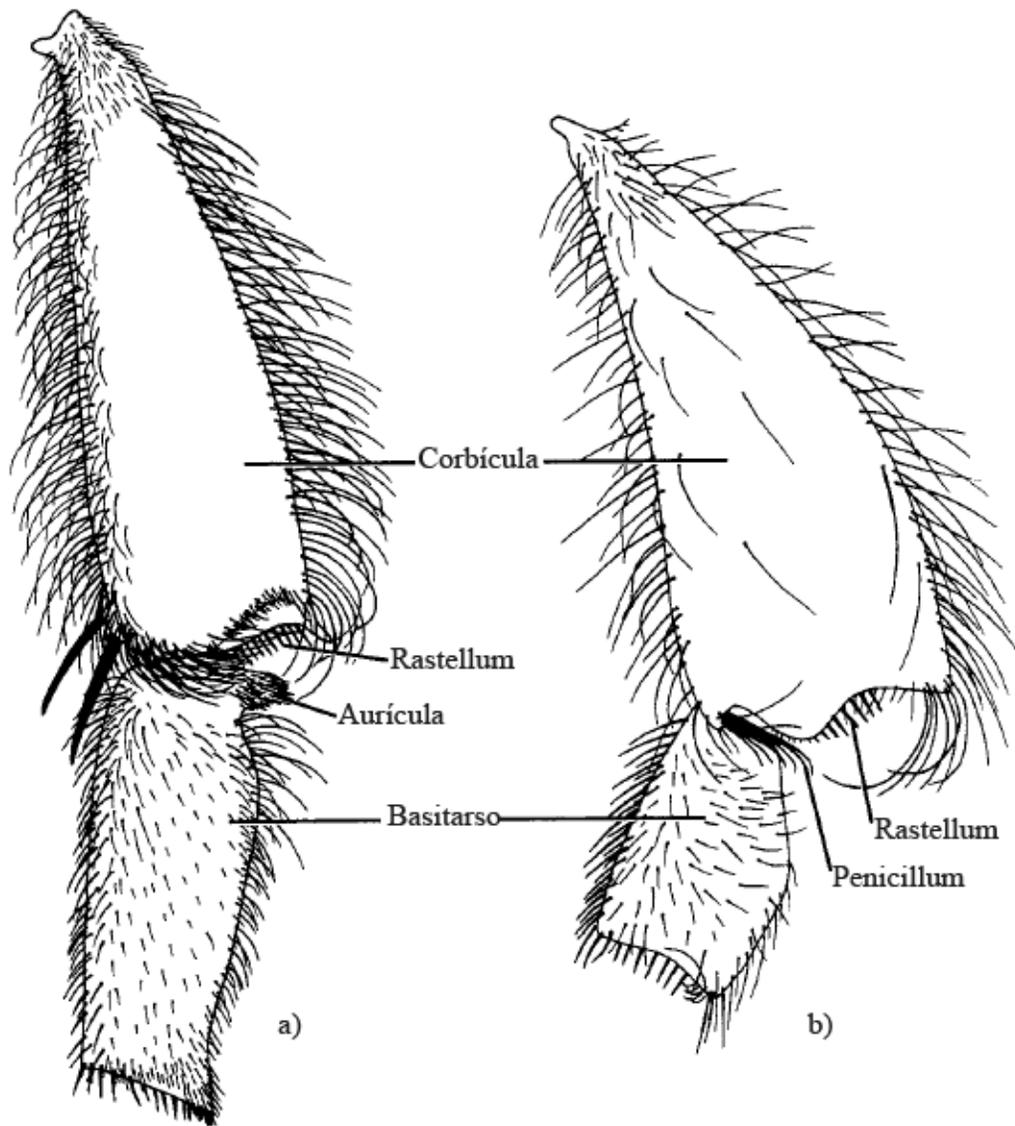


Figura 3. Cara externa de la metatibia y basitarso de dos abejas corbiculadas de casta trabajadora. a) *Bombus pennsylvanicus*, b) *Plebeia frontalis*. Fuente: Michener, (2007).

## **2.5. Reserva de la Biosfera de Calakmul, características: clima y vegetación**

La península de Yucatán es considerada una zona biogeográfica única y bien diferenciada de México, distinta a la zona de la Costa del Golfo de México y la zona de Chiapas y Oaxaca. La Reserva de la Biosfera de Calakmul (RBC) es la mayor reserva de bosque tropical en el país con más de 720,000 hectáreas (Carabias-Lillo *et al.*, 1999). Tiene una ubicación estratégica dentro del Corredor Biológico Mesoamericano, con lo que es una zona de gran importancia ecológica, por el movimiento de especies que existe entre la región Neártica del continente y la región Neotropical. La zona sujeta a conservación ecológica Calakmul, se ubica en la porción sur del estado de Campeche, dentro de los límites del municipio de Calakmul, comprendido entre los 17°49'-18°55' de latitud norte y 89°41'-90°26' de longitud oeste. Colinda al norte con el municipio de Hopelchen, al este con el estado de Quintana Roo, al oeste con las Reservas Estatales de Balam-kin y Balam-ku, y al sur con la Reserva de la Biosfera Maya en Guatemala (Carabias-Lillo *et al.*, 1999).

Las afinidades geográficas generales de la flora de Calakmul en función de su ubicación con respecto al resto de la Península, el sureste de México y Centroamérica y las relaciones geográficas de la flora de Calakmul se manifiestan fundamentalmente en dirección sur, al no existir una barrera geográfica, la vegetación representada en Calakmul se ha podido extender libremente hasta Centro y Sudamérica y viceversa, además de un importante elemento de la flora Antillana y también un muy importante elemento endémico (Carabias-Lillo *et al.*, 1999).

A pesar de que en toda la península de Yucatán se tienen un escaso relieve geográfico, la vegetación en la zona de la RBC presenta una alta heterogeneidad (Martínez y Galindo Leal, 2002).

La región de Calakmul es un caso particular a nivel de toda la Provincia Biótica Yucateca y todas las áreas tropicales aledañas de México y Centroamérica, pues el único lugar donde se encuentran importantes afloramientos de yeso, lo que crean

nichos extremadamente selectivos, dando lugar al surgimiento de endemismos de manera notable (Carabias-Lillo *et al.*, 1999).

De los 12 tipos de vegetación descritos para la Península de Yucatán, en la región de Calakmul se encuentran seis: selva alta perennifolia, selva mediana subperennifolia, selva baja subperennifolia y caducifolia, sabana e hidrófitos: tular, carrizal, popal (Flores y Espejel, 1994). Están ausentes los tipos asociados a las regiones costeras (seibadal, vegetación de dunas costeras, manglar, petén), y la franja de selvas del noroeste de la península (selva baja espinosa caducifolia y selva mediana subcaducifolia) (Carabias-Lillo *et al.*, 1999).

La RBC posee una importante riqueza florística que incluye unas 1,500 diferentes especies de plantas, más de 70 diferentes especies de orquídeas, y una alta diversidad de leguminosas, representada por 42 géneros y más de 220 especies (Carabias-Lillo *et al.*, 1999).

La influencia de los elementos antillanos se advierte en la flora de la Península de Yucatán más que en cualquier otro sitio de México, actualmente se han registrado más de 60 especies de la flora antillana que sólo está presente en esta área (Carabias-Lillo *et al.*, 1999).

A nivel nacional, la parte sur de la porción mexicana de la península de Yucatán es considerada como bosque tropical perennifolio (Rzedowski, 1978), equivalente a la selva alta perennifolia y la selva alta o mediana subperennifolia (Miranda y Hernández-X., 1963). Sin embargo, la península de Yucatán en México presenta las condiciones más secas (Aw) del clima húmedo. A nivel regional, la mayoría de las descripciones detalladas de la composición y la estructura de la vegetación de la península de Yucatán se han llevado a cabo en el norte y centro de la región de Calakmul (Rico-Gray *et al.*, 1988; Thien *et al.*, 1982; Whigham *et al.*, 1990; White y Darwin, 1995).

El clima de la región es tropical subhúmedo con lluvias de verano (entre junio y noviembre). La temperatura promedio anual es de 24.6°C, y el promedio de precipitación total anual es de 1076.2 mm (Aw1 y Aw2) (Comisión Nacional del Agua, 1997; INEGI, 1996). El promedio anual de precipitación es altamente variable y va de 552 a 1634 mm (INEGI, 1996). Debido a la influencia de los vientos del sureste provenientes del Caribe, se presenta un gradiente de precipitación que va del sureste, donde se presenta la máxima precipitación (aproximadamente 2000 mm), al noroeste, con una precipitación de aproximadamente 500 mm. Gran parte del terreno de la región es de tipo cársico producido por disolución de la roca caliza. Las selvas de regiones tropicales en terrenos cársicos son diferentes de otras selvas por su suelo somero, menos ácido, con abundantes afloramientos de calcio (Wendt, 1993), características que reducen la disponibilidad de agua en el suelo y acentúan las sequías estacionales.

## **2.6. Especies crípticas**

Los conceptos biológicos son subjetivos en gran medida, el mismo concepto de especie está basado en otros conceptos como: el reproductivo, filogenético, ecológico entre otros (Crisci, 1994; Morrone, 2000; Sáez, 2009). En donde el taxónomo que está realizando el estudio, elige, interpreta, y da peso a cada uno de los aspectos biológicos que considere pertinentes para definir una especie. Esto no quiere decir que las especies no existan, sino que no existen bajo una sola definición, y que son una realidad multifacética y continua, y no unidimensional y discreta (Crisci, 1994; Hey, 2001; Morrone, 2000).

Sin embargo, la determinación taxonómica enfrenta una serie de obstáculos entre los que se encuentran una mala preservación de los insectos, pérdida de caracteres, tamaño pequeño (Dowell *et al.*, 1999; Fernández, 2003; Lan-Yu, 2010). Por lo cual las herramientas moleculares son de suma importancia. En la actualidad se tratan de establecer protocolos moleculares para su rápida identificación, donde se utiliza la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) para amplificar tramos cortos de ADN, los

cuales posteriormente se caracterizan mediante la secuenciación de nucleótidos (Armstrong y Ball, 2005; Rugman-Jones *et al.*, 2009).

Científicos de la University of Guelph, Canadá, propuso usar una sección de aproximadamente 500 nucleótidos del gen mitocondrial citocromo oxidasa 1 (COI), como “identificador universal” para especies animales (Hebert *et al.*, 2003a, 2003b) en analogía con los “códigos de barras” de uso comercial.

La intención del uso del código de barras del ADN es que resulte útil para la identificación de especies de difícil diagnosis morfológicamente (Kerr *et al.*, 2017). En casos de varias especies afines o de especies ampliamente distribuidas y con gran variación intra e interpoblacional, es conveniente emplear marcadores nucleares además del COI, que permitan investigar eventos de introgresión, hibridación y especiación incompleta. Los marcadores mitocondriales son insuficientes para este tipo de estudios, pues evidencian sólo la mitad de la historia evolutiva de la especie ya que se heredan uniparentalmente por vía materna (Lanteri y Confalonieri, 2003).

Las especies crípticas, también llamadas especies hermanas son aquellas que morfológicamente son iguales o muy semejantes, pero biológicamente y genéticamente son diferentes (Pfenninger y Schwenk, 2007). La biología molecular ha sido una herramienta fundamental para poder discernir entre estos complejos de especie. Pfenninger y Schwenk (2007) revisaron 771,931 estudios de los cuales 2,207 tenían registros de especies crípticas, de las cuales 996 fueron especies nuevas de insectos, 267 de mamíferos, 151 de peces y 94 aves.

Los marcadores moleculares son técnicas de biología molecular que han permitido un aumento exponencial de la identificación de las especies crípticas (Bickford *et al.*, 2007). Pero una aproximación relativamente reciente, el código de barras, que podríamos denominar también como “códigos de ADN”, está acelerando todavía más ese reconocimiento. Esta aproximación consiste en la secuenciación de genes que no sean muy variables en su secuencia, pero que se logre percibir una diferencia entre

los grupos taxonómicos. Dependiendo del gen que se utilice, nos permitirá apreciar diferencias a diferentes niveles taxonómicos, esto es porque existen genes más conservados que otros (Lin y Danforth, 2004).

El uso de un solo gen como “marcador molecular” no basta en la asignación de especies crípticas (Sáez *et al.*, 2003). De forma ideal, lo que nos hace decidir que dos linajes son independientes es que diferentes marcadores moleculares nos den el mismo patrón de semejanzas y diferencias en la secuencia de los nucleótidos, con dos o más grupos monofiléticos recíprocos. Si, además, los diferentes linajes conviven en el espacio y en el tiempo, es decir, son simpátricos, teniendo por lo tanto la posibilidad de reproducirse entre sí, y no lo hacen, entonces estamos hablando de aislamiento reproductivo, que es el criterio más generalizado para distinguir especies (Sáez, 2009).

Con las herramientas moleculares lo que podemos observar son los cambios en la secuencia de ADN. Esto se traduce como distancias genéticas lo cual refiere a cuanta divergencia hay entre especies, basado en la acumulación de mutaciones (cambios) en los nucleótidos. Una distancia pequeña entre dos especies significa que evolutivamente son más cercanas, a diferencia de dos especies que han acumulado más cambios entre sus nucleótidos, lo cual significa que la distancia genética es mayor (Guevara-Chumacero y Sainoz-Aguirre, 2014). Esta comparación nos ayuda a ver similitud entre dos especies, lo que se interpreta como: que tan cerca están estas especies de su ancestro común.

Como ejemplo del enfoque multidimensional para esclarecer entre especies crípticas, Hebert *et al.*, (2004) realizaron un estudio sobre poblaciones de la mariposa *Astrartes fulgerator*, que tiene distribución Neotropical. En el trabajo se utilizó la secuenciación de una porción del gen mitocondrial COI. Basados en distancias genéticas, las poblaciones variaban más del 3% en sus secuencias, con esto concluyeron en el trabajo que esas mariposas debían clasificarse dentro de 10 diferentes especies. Dentro de las larvas capturadas para este trabajo se observaron también variaciones de color y cambios en las plantas de las cuales se alimentan.

### 3. OBJETIVOS

#### 3.1. Objetivo general

Contribuir al conocimiento de la biodiversidad de Apoidea presente en la Reserva de la Biosfera de Calakmul a través de la identificación taxonómica de las abejas corbiculadas silvestres.

#### 3.2. Objetivos específicos

- Generar el primer catálogo de abejas corbiculadas silvestres presentes en la zona de amortiguamiento de la Reserva de la Biosfera de Calakmul.
- Diferenciar molecularmente dos especies crípticas (*Euglossa dilemma* y *Euglossa viridissima*).

## 4. MATERIALES Y MÉTODOS

### 4.1. Área de estudio

No obstante, de haber tramitado un permiso ante la SEMARNAT, para realizar el presente trabajo dentro de la zona núcleo de la Reserva de la Biosfera de Calakmul (RBC). El tardado trámite para que se otorgara el permiso para este trabajo desplazó las fechas originalmente planteadas y el sitio propuesto originalmente para esta investigación.

La zona de estudio y sitios de colecta se ubicaron de manera cercana y sobre la carretera de acceso a la Reserva de la Biosfera de Calakmul, entre las coordenadas latitud 18°33'16.29"N y 18°24'24.00"N y longitud 89°56'35.76"O y 89°53'19.20"O, correspondiente a lo que se denomina zona de amortiguamiento. Esta parte de la reserva está compuesta por selva baja y media subcaducifolia (Martínez y Galindo Leal, 2002), con una temperatura media anual de 24.6°C y una precipitación de 1076.2 mm anuales (INEGI, 1996).

Se establecieron un total de 60 sitios de muestreo y estaciones distribuidas en el área comprendida entre la zona de amortiguamiento. Las zonas de colecta y estaciones donde fueron colocadas trampas se muestran en la Figura 4 y 5.

La colecta de especímenes se realizó en dos momentos del año que se consideraron trascendentes: el momento con menos especies de plantas y con más especies de plantas de importancia apícola en floración (Porter Bolland, 2003). Por lo que se calendarizaron en los meses de noviembre de 2017 y junio de 2018, realizando estancias de captura de 14 días cada una de ellas.

Los sitios de colecta fueron seleccionados procurando el uso libre de la red, dirigido a toda abeja encontrada, y la captura con atrayentes dirigida exclusivamente a la tribu Euglossini. Se establecieron varias estaciones en una zona donde abundaban la

presencia de orquídeas, haciendo un recorrido en círculo por la mañana y antes del crepúsculo (Figura 5).

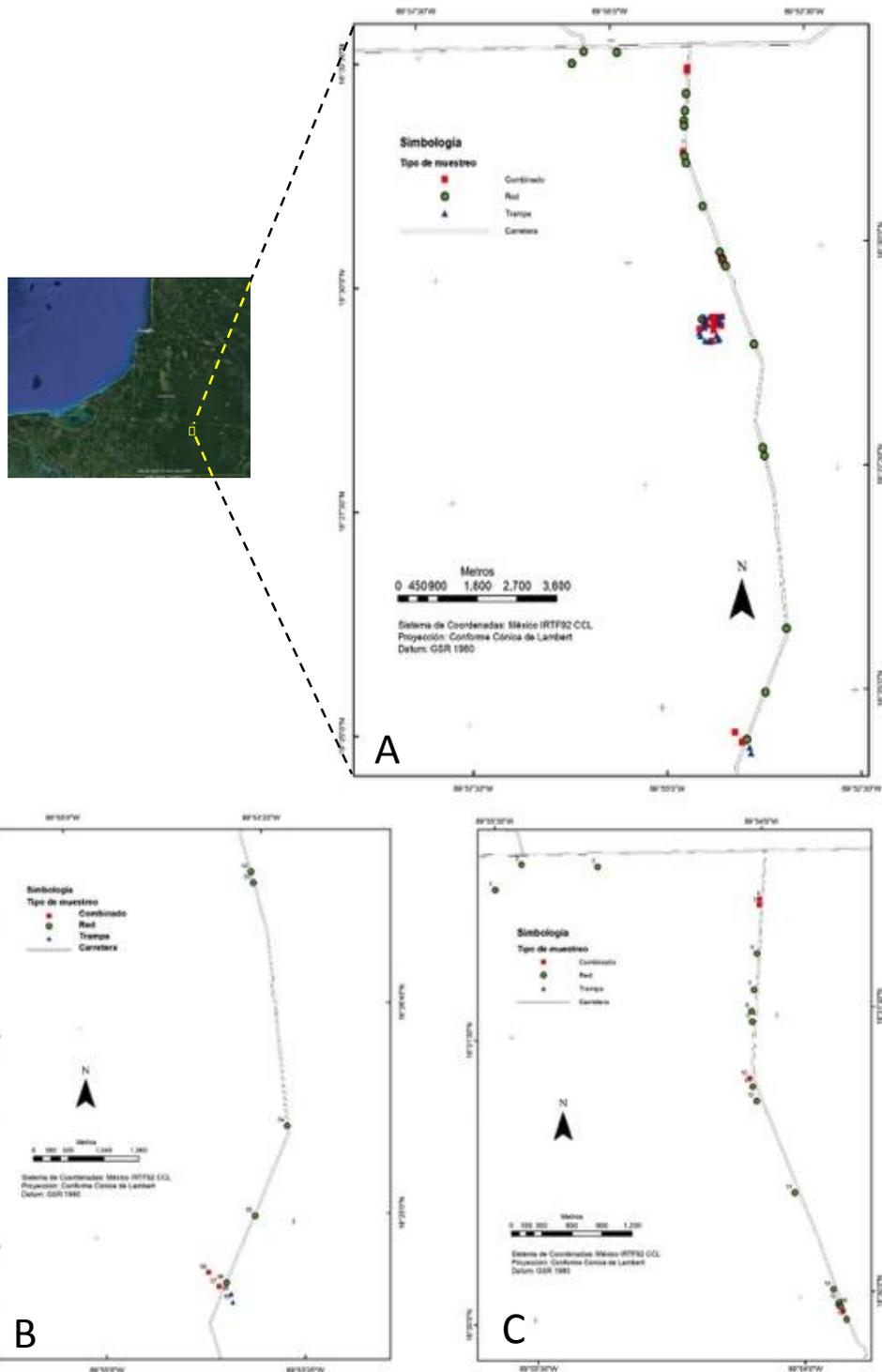


Figura 4. A) Ubicación geográfica correspondiente a las estaciones y áreas de colecta de especímenes. B) y C), acercamiento de las áreas de captura de especímenes.

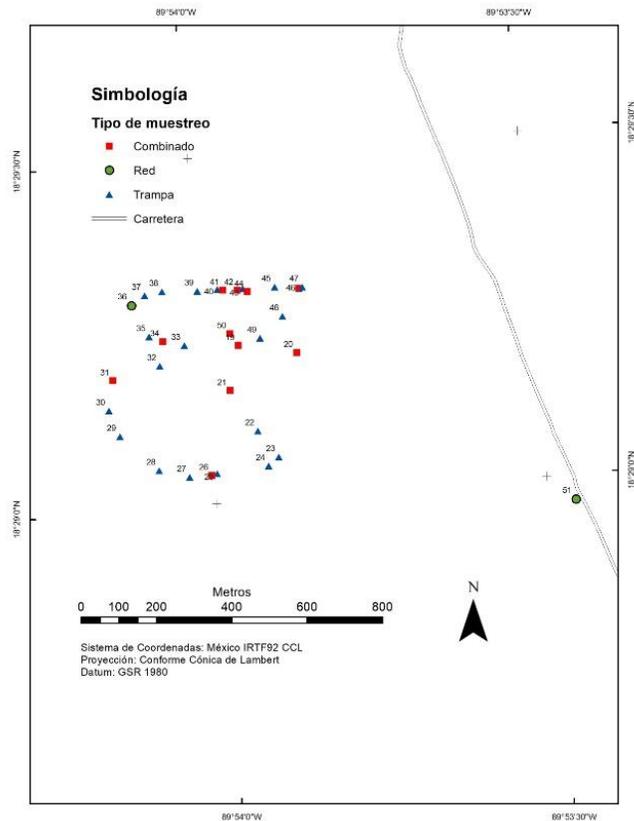


Figura 5. Ubicación geográfica donde establecieron varias estaciones de captura con atrayentes dirigidas hacia euglosinos, esto debido a que en la vegetación arbórea abundaba la presencia de orquídeas.

#### 4.2. Colecta de especímenes mediante atrayentes y captura por red

La captura de especímenes se realizó de dos maneras: considerando el grupo entomológico utilizando atrayentes y trampas con esencias para la captura de machos de la tribu Euglossini (colecta pasiva), y utilizando redes entomológicas (captura activa) para el resto de los grupos (Apini, Meliponini y Bombini).

La colecta activa se realizó en 39 sitios donde se tuvo presencia y acceso a plantas en floración a lo largo de la ruta trazada. La colecta se realizó considerando capturar tanto especímenes crepusculares como diurnos, iniciando la captura desde antes de la salida del sol hasta poco después de la puesta de éste. Los especímenes colectados se colocaron en tubos Falcón de 15 y 50 ml, o microtubos de 1.5 ml, dependiendo del

tamaño y/o del número de los especímenes. Las colectas activas se realizaron con una red entomológica (de 35 cm de diámetro), dirigiendo la captura hacia la vegetación con flores. Las colectas se realizaron recorriendo a pie los sitios seleccionados.

Para la captura de euglosinos, se utilizaron trampas (Veiga y Barbosa, 2015) con botellas de tereftalato de polietileno (por sus siglas en inglés PET), hisopos y una armella de fierro como es mostrado en la Figura 6. La trampa consistió de una botella desechable de PET, donde se realizaron dos perforaciones laterales (1) de aproximadamente 3 cm de diámetro. El cotonete (2) con la esencia se colocó a la altura de las perforaciones de tal modo que permitiera que el viento al pasar dispersara la esencia. El alcohol etílico (3) se colocaba en cantidad suficiente para que no se evaporara a lo largo del día. Una vez que el insecto penetraba (derecha), este caía al alcohol. La trampa contenía en su base alcohol técnico 96% para que los insectos que penetraran en la trampa murieran y se conservaran. En los hisopos colocados en la parte superior de la trampa, se colocaron las esencias, seleccionadas con base a trabajos previos reportados para la captura de euglosinos machos (Dodson *et al.*, 1969; Zimmermann *et al.*, 2006).



Figura 6. Trampas utilizadas para la captura de euglosinos.

Las esencias utilizadas fueron: eugenol (Sigma-Aldrich®), eucaliptol (MEYER®), salicilato de metilo (Farmacia Paris®), vainillina (MEYER®),  $\beta$ -ionona (Sigma-Aldrich®) y 1,3-dimetoxibenceno (Sigma-Aldrich®). Se montaron 39 sitios con trampas (Figura 4 y 5), en cada sitio se colocaron 6 trampas, cada una con una esencia diferentes y colocadas a una distancia de 2 a 4 metros entre ellas, y a una altura entre 1.5 a 2 metros de la del suelo. Las trampas se colectaron dos veces al día, recargando las esencias en cada visita. Los insectos capturados al fondo con alcohol se recuperaron en recipientes de acuerdo al número y tamaño de especímenes capturados.

Todas las muestras fueron rotuladas con los siguientes datos: fecha, hora, colector, georreferencia, así como “sustrato” de colecta y conservadas en frío a 4°C en hieleras hasta su almacenamiento definitivo a -20°C en el laboratorio. En este trabajo se consideró como sustrato, todo aquel material donde se posó y se capturó el individuo (p.e. flor, fruto, hoja, miel, etc.).

#### **4.3. Identificación de especies**

Para la identificación taxonómica los ejemplares se prepararon para su preservación en seco, se montaron en alfileres entomológicos, y resguardaron en cajas de madera tipo Cornell.

El montaje se realizó con alfileres entomológicas, los ejemplares se montaron perforando el tórax en el cuadrante superior derecho o pegando el alfiler al costado derecho del ejemplar usando Resistol® blanco. Se montaron los ejemplares en la postura tradicional para la identificación con la ayuda de alfileres y pinzas entomológicas, separando las patas, alas y antenas del cuerpo, exponiendo los órganos reproductores (machos), abriendo las mandíbulas y exponiendo la probóscide de los especímenes (a excepción de los ejemplares de la tribu Euglossini). Posteriormente, se colocaron etiquetas para los ejemplares montados con la información de colecta y taxonómica correspondiente.

Los ejemplares se identificaron a nivel de tribu y género con ayuda de las claves taxonómicas publicadas por Michener *et al.*, (1994) y Michener (2007), para la determinación de especies se usaron las claves de Ayala (1999), Roubik y Handson (2004) y Eltz *et al.*, (2011). Las estructuras diacríticas se documentaron digitalmente con una cámara Leica® DFC290 y un estereoscopio Leica® modelo M165C. La identificación se corroboró con un especialista en el grupo. Los especímenes actualmente se encuentran depositados para su resguardo en el laboratorio de Microbiología y Control Microbiano de Plagas del Colegio de Postgraduados campus Campeche, en espera de su depósito permanente en la colección entomológica del Colegio de Postgraduados (CEAM) y/o en la Colección Nacional a cargo del Instituto de Biología de la UNAM (CNIN).

#### **4.3.1. Diferenciación de especies crípticas mediante identificación molecular**

Dos especies de *Euglossa*: *Euglossa dilemma* y *Euglossa viridissima* son especies crípticas que fueron recientemente separadas con base en características morfológicas (Eltz *et al.*, 2011). Considerando que en dicho estudio se utilizaron solamente datos moleculares provenientes de la secuenciación del gen mitocondrial Citocromo Oxidasa I (COI), en este trabajo, de manera complementaria a su identificación taxonómica, se decidió realizar una caracterización molecular de ambas especies utilizando barcoding, secuenciando genes tanto nucleares como: factor de elongación 1 alfa (EF 1 $\alpha$ ), rodopsina de longitud de onda larga (LWRh), RNA ribosomal 28S (28S) y el más utilizado para barcoding, el gen mitocondrial citocromo oxidasa I (COI)

Estos genes fueron seleccionados ya que son utilizados frecuentemente para confirmar la identidad de especies en insectos y establecer relaciones filogenéticas (Hines *et al.*, 2006; Lin y Danforth, 2004; Ramírez *et al.*, 2010).

Las secuencias de los oligos seleccionados para amplificar fueron tomadas de reportes existentes como se indica en el Cuadro 6. Previo a la selección, se realizó una

búsqueda en el GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) y se descargaron secuencias previamente reportadas con los genes mencionados. Con las secuencias se realizó un alineamiento múltiple con la aplicación Clustal Omega (<https://www.ebi.ac.uk/Tools/msa/clustalo/>), y se ubicaron las secuencias de los iniciadores para verificar las coincidencias y discrepancias. Solo en el caso del factor de elongación EF-1 $\alpha$  se hicieron modificaciones al iniciador reportado (Figura 7).

Cuadro 6. Iniciadores para amplificación de los genes mencionados en este trabajo.

GEN	INICIADOR	SECUENCIA	TAMAÑO <sup>1</sup> (BASES)	TM <sup>2</sup> (°C)	PRODUCTO <sup>3</sup> (PB)	FUENTE
EF1 $\alpha$	F2-ForH	GGRCAYAGAGATTTTCATCAAGAAC	24	63.5	720	Hines <i>et al.</i> , 2006
	F2-RevH2	TTGCAAAGCTTCRKGATGCATTT	23	69.5		
RNAr28S	D2-3665F	AGAGAGAGTTCAAGAGTACGTG	22	57.4	690	Danforth <i>et al.</i> , 2006
	D3-4283R	TAGTTCACCATCTTTCGGGTCCC	23	69.2		
	D5-4749R	GTTACACACTCCTTAGCGGA	20	59.9		
LWRh	LWRhFor	AATTGCTATTAYGAGACGTGGGT	23	63.7	700	Danforth <i>et al.</i> , 2006
	LWRhRev	ATATGGAGTCCANGCCATRAACCA	24	69.2		
COI	BarbeeF	CAACAAATCATAAAATATTGG	22	55.9	723	Francoso <i>et al.</i> , 2013
	MtD9	CCCGTAAAATTTAAAATATAAACTTC	26	60.2		

Modificado	GGRCAYAGAGATTT <b>C</b> ATCAAGAAC
<b>F2-ForH*</b>	<b>GGRCAYAGAGATTT<b>Y</b>ATCA<b>RA</b>AAC</b>
<i>Euglossa tridentata</i>	GGGCATAGAGATTT <b>C</b> ATCA <b>AA</b> AAC
<i>E. variabilis</i>	GGGCATAGAGATTT <b>C</b> ATCA <b>AA</b> AAC
<i>E. tridentata</i>	GGGCATAGAGATTT <b>C</b> ATCA <b>AA</b> AAC
<i>E. viridisima</i>	GGGCATAGAGATTT <b>C</b> ATCA <b>AA</b> AAC
<i>Apis mellifera</i>	GGACACAGAGATTT <b>C</b> ATCA <b>AA</b> AAC
<i>Cephalotrigona</i> sp	GGACACAGAGATTT <b>T</b> ATCAAGAAC
<i>Cephalotrigona</i> sp	GGACACAGAGATTT <b>T</b> ATCAAGAAC
<i>Cephalotrigona capitata</i>	GGACACAGAGATTT <b>T</b> ATCAAGAAC
<i>Frieseomellita silvestrii</i>	GGACACAGAGATTT <b>T</b> ATCAAGAAC
<i>Lestrimellita limao</i>	GGACACAGAGATTT <b>T</b> ATCA <b>AA</b> AAC
<i>Lestrimellita</i> sp.	GGACACAGAGATTT <b>T</b> ATCA <b>AA</b> AAC
<b>F2-RevH2*</b>	<b>TTGCAAAGCTT<b>C</b>RK<b>G</b>ATGCATTT</b>
F2-RevH2 (Reversa complementaria)	AAATGCATCACGAAGCTTTGCAA
<i>Euglossa variabilis</i>	AAATGCATCACGAAGCTTTG <b>CTG</b>
<i>E. tridentata</i>	AAATGCATCACGAAGCTTTG <b>CTA</b>
<i>E. viridisima</i>	AAATGCATCACGAAGCTTTG <b>CTA</b>
<i>Apis mellifera</i>	AAATGCATCACGAAGCTTTGCAA
<i>Cephalotrigona</i> sp	AAATGCATCACGAAGCTTTGCAA
<i>Cephalotrigona</i> sp	AAATGCATCACGAAGCTTTGCAA
<i>Cephalotrigona capitata</i>	AAATGCATCACGAAGCTTTGCAA
<i>Frieseomellita silvestrii</i>	AAATGCATCACGAAGCTTTGCAA
<i>Lestrimellita limao</i>	AAATGCATCACGAAGCTTTGCAA
<i>Lestrimellita</i> sp.	AAATGCATCACGAAGCTTTGCAA

Figura 7. Alineamiento de secuencias reportadas en el Genbank para factor de elongación EF-1 $\alpha$  para las especies mencionadas, ubicando las regiones en las regiones correspondientes a los oligos reportados F2-ForH y F2-RevH2 (Hines *et al.*, 2006). En rojo se muestran las modificaciones realizadas a uno de los iniciadores que se enviaron a sintetizar en este trabajo.

#### 4.3.2. Extracción de ADN

##### 4.3.2.1. Material biológico. Colecta y almacenamiento

Las dos especies de abejas *Euglossa dilemma* y *Euglossa viridissima* se capturaron mediante trapeo con atrayentes como se menciona en la sección 4.2. Las abejas capturadas durante el día se identificaron por la noche en el campamento, se utilizó un microscopio estereoscópico en el campamento. Una vez confirmada la identidad se almacenaron en nitrógeno líquido llevado al campo exclusivamente para esa actividad. Una vez en el laboratorio las muestras fueron sacadas del nitrógeno líquido y almacenadas a -80°C en un ultracongelador.

En el caso de *Apis mellifera* utilizada como control, se colectaron ejemplares dentro de las instalaciones del campus Campeche e inmediatamente fueron sacrificadas congelándolas en el refrigerador a -20°C. Sin dejar que se descongelaran se separó el tórax de la cabeza y el abdomen, colocando el tórax y extremidades en un tubo Eppendorf. La separación de la cabeza y abdomen del tórax obedece a que en los ojos se tienen pigmentos que pueden inhibir el PCR, y el abdomen se quitó para eliminar lo mayor cantidad de contaminantes de microorganismo presentes en el tracto digestivo.

#### **4.3.2.2. Protocolo de extracción de ADN**

Para la extracción de ADN se utilizó el protocolo de Raeder y Broda (1985), con algunas modificaciones: Las muestras ultracongeladas de tórax de *A. mellifera* y *E. dilemma* fueron pesadas previamente a su procesamiento. Los tórax fueron macerados con nitrógeno líquido hasta obtener un polvo fino dentro de los microtubos . Al pulverizado se le agregó el buffer de extracción (200mM de tris-HCl pH 8.5, 250mM de NaCl, 25mM de EDTA, 0.5 % de SDS) utilizando 500 µL para el caso de *Apis*, y 650 µL para *E. dilemma*, y 2 µL de RNAsa (20 mg/mL). Se mezclaron de manera homogénea durante 20 minutos con agitación con Vórtex. Posteriormente, a la suspensión formada con el buffer y los restos celulares extraídos, se le adicionó un volumen de fenol-cloroformo-Alcohol isoamílico (proporción 25:24:1). La suspensión contenida en el microtubo se mantuvo en agitación constante durante 10 min. Al término del tiempo, se centrifugó a 13000 rpm durante 15 minutos en una microcentrífuga a 4°C. Después de la centrifugación, la fase superior (acuosa) se transfirió en un tubo de 1.5 mL y se le agregó un volumen de cloroformo. Esta solución se mezcló de manera homogénea con Vortex durante un minuto y se centrifugó por cinco minutos. Posteriormente, se tomó la fase superior y se colocó en un nuevo tubo. Se le adicionó 500 µl de isopropanol frío para precipitar los ácidos nucleicos (ADN). Posteriormente la solución fue centrifugada por 15 minutos a 13000 rpm a 4°C. Se eliminó por decantación el sobrenadante y la pastilla fue lavada dos veces con etanol al 70% y secada en termoblock a 65 °C aproximadamente cinco minutos. Finalmente, se resuspendió la pastilla (precipitado concentrado) en 20 µl de H<sub>2</sub>O ultra pura estéril.

La integridad del ADN se verificó en un gel de agarosa al 0.8%. El gel se corrió en cámara de electroforesis durante 1h a 77 volts, tiñéndolo con Bromuro de Etidio y observando con luz ultravioleta. El ADN se cuantificó mediante el uso de un espectrofotómetro NanoDrop™ 1000 (Thermo Fisher Scientific).

### 4.3.3. Amplificación de fragmentos de genes filogenéticamente informativos

Los genes a secuenciar fueron amplificados a partir del ADN extraído mediante la Reacción en Cadena de la Polimerasa. En el Cuadro 7 se muestran las temperaturas utilizadas para la amplificación de cada fragmento. El ADN se utilizó a una concentración de 20 ng/μL. Concentración de oligos a 20 μmol/μL, amplificando con la enzima Platinum Super FI PCR Master Mix INVITROGEN catálogo (12358-010). La reacción se llevó a cabo en un termociclador BIORAD C1000 dual.

El programa utilizado para la amplificación de los tres juegos de oligos se muestra en el Cuadro 8.

Cuadro 7. Genes amplificados, Iniciadores y temperaturas de amplificación utilizadas.

GEN	OLIGOS	TM (°C)
EF1α	F2-ForH / F2RevH2	58
28S	D2 / D3	58
	D2 / D5	58
LWRh	LWRhFor / LWRhRev	58
COI	BarbeeF / MtD9	50

Cuadro 8. Programas de amplificación para los pares de oligos.

GEN/INICIADORES	DESNATURALIZACIÓN INICIAL	DESNATURALIZACIÓN	ALINEAMIENTO	EXTENSIÓN	CICLOS	EXTENSIÓN FINAL
28S D2/D5	98°C, 1MIN	98°C, 30Seg	58°C, 30Seg	72°C, 1MIN	35	72°C, 1MIN
LWRh				72°C, 30Seg		
LWRhFor-LWRhRev						
COI						
BarbeeF/MtD9			50°C, 30Seg	72°C, 1MIN		

#### **4.3.4. Purificación de los productos de PCR**

La purificación de los productos de PCR se realizó a partir de un gel de agarosa al 1%, en el cual se corrió todo el volumen obtenido de la reacción, posteriormente se cortaron las bandas visualizadas con un transiluminador. Cada banda se colocó en un microtubo de 1.5 ml y se purificó siguiendo las instrucciones del proveedor del kit QIAEX® II Gel Extraction Kit (150) (QIAGEN® lote: 154039156). Los volúmenes utilizados de cada reactivo se ajustaron respecto al peso de los fragmentos del gel recuperados. Se verificó la cantidad de producto recuperado cuantificando con el Nanodrop. Se evaluó la integridad y pureza de los mismos en un gel de agarosa al 1%.

## 5. RESULTADOS

### 5.1. Captura de ejemplares e identificación de especies

Un total de 1741 ejemplares fueron identificadas durante las dos temporadas en las que se realizaron las capturas. Los cuales pertenecen a un total de 13 géneros y 22 especies de abejas corbiculadas, una especie de la Tribu Apini (*Apis mellifera*), 10 especies de meliponinos y 11 especies de euglosinos. Asimismo, nueve especies son registros nuevos para el estado de Campeche, además tres son registros nuevos para la península de Yucatán (Cuadro 9). El 1.1% de los ejemplares correspondieron a *Apis mellifera*, 45.5% a meliponinos y 53.4% de los ejemplares a euglossinos. Los géneros con mayor número de especies fueron *Euglossa* con cinco especies, *Eulaema* con tres, *Exaerete* y *Trigona* con dos especies cada uno. Además de haber colectado lo que parece ser un macho diploide de *Euglossa dilemma* (Cuadro 9), faltando su confirmación. El 52.3% de los ejemplares que se colectaron en trampas representaron el 63.6% de las especies totales capturadas. Los porcentajes de captura por tribu en ambos periodos de tiempo se muestran en el Cuadro 10.

El mayor número de ejemplares capturados de una especie fue de *Euglossa dilemma* con 464 ejemplares, seguidos de *Eulaema polychroma* y *Trigona fulviventris* con el mismo número de captura (267), y *Trigona fusipennis* con 198 ejemplares, lo que representó el 26.7%, 15.3%, 15.3% y 11.4% del total de ejemplares capturados, respectivamente, estas cuatro especies representaron el 68.8% del total de ejemplares capturados (Cuadro 9).

Cuadro 9. Captura total de ejemplares de abejas corbiculadas en la Reserva de la Biosfera de Calakmul.

NUMERO	ESPECIE	COLECTA PASIVA	COLECTA ACTIVA	CAPTURADOS	PORCENTAJE
1	<i>Apis mellifera</i>		19	19	1.1
2	<i>Cephalotrigona zexmeniae</i>		3	3	0.2
3	<i>Eufriesea concava</i> *	12		12	0.7
4	<i>Euglossa dilemma</i>	446	18	464	26.7
	<i>Euglossa dilemma</i> diploide ♂	1		1	0.1
5	<i>Euglossa imperialis</i> *	1		1	0.1
6	<i>Euglossa tridentata</i> **	4		4	0.2
7	<i>Euglossa variabilis</i> **	27		27	1.6
8	<i>Euglossa viridissima</i>	34		34	2.0
	<i>Euglossa</i> sp. ♀		10	10	0.6
9	<i>Eulaema cingulata</i> *	12		12	0.7
10	<i>Eulaema meriana</i> **	1		1	0.1
11	<i>Eulaema polychroma</i> *	267		267	15.3
12	<i>Exaerete frontalis</i> **	1		1	0.1
13	<i>Exaerete smaragdina</i> *	91	4	95	5.5
14	<i>Frieseomelitta nigra</i>		49	49	2.8
15	<i>Lestrimelitta niitkib</i>	6		6	0.3
16	<i>Melipona beecheii</i>		6	6	0.3
17	<i>Nanotrigona perilampoides</i>		51	51	2.9
18	<i>Plebeia frontalis</i>	2	78	80	4.6
19	<i>Scaptotrigona pectoralis</i>		84	84	4.8
20	<i>Trigona fulviventris</i>	6	261	267	15.3
21	<i>Trigona fusipennis</i>		198	198	11.4
22	<i>Trigonisca pipioli</i>		49	49	2.8
	TOTALES	911	830	1741	

\*Nuevos registro para Campeche, \*\*Nuevo registro para la Península de Yucatán.

Cuadro 10. Distribución en porcentaje de las especies capturadas en cada mes y totales.

MES	TRIBU (%)		
	APINI	MELIPONINI	EUGLOSINI
nov-17	5.6	55.6	38.9
jun-18	5.9	35.3	58.8
% TOTAL	5.7	45.4	48.8

## 5.2. Captura pasiva

Con el método de trapeo se capturaron 911 ejemplares del total de 1741, esto representó el 53.5% de todos los individuos capturados, distribuidas en 14 especies, de las cuales 11 fueron euglossinos, y tres especies de meliponinos, en donde *Euglossa dilemma* y *Eulaema polychorma* fueron de las especies más numerosas capturadas 447 (49%) y 267 (26.7%) respectivamente. El atrayente al cual llegaron más especies fue eucaliptol, con 10 especies, de estas, tres especies que se capturaron con esta esencia no llegaron a ninguna otra. El eugenol atrajo 433 individuos que resulto la esencia que atrajo más. Las especies se pueden diferenciar en las que responden a varias esencias, como *Euglossa variabilis* que correspondio a cuatro esencias, *Eulaema cingulata* y *Exaerete smaragdina* correspondieron a tres diferentes esencias, y de las que fueron atraídas por una esencia (*Eufriesea cóncava* y *Lestrimellita niitkib*) se presentó más de una captura. Finalmente de las especies de *Euglossa imperialis*, *Eulaema meriana*, *Exaerete frontalis* sólo se capturo un ejemplar (Cuadro 11).

Los mayores números de especímenes fueron capturados en las trampas con eugenol con 433 individuos (47.5%), seguido por la  $\beta$ -ionona con 276 (30.2%) y el eucaliptol con 129 (14.1%). Asimismo, la esencia que más variedad de especies atrajo fue el eucaliptol con diez de las 14 especies, eugenol con siete especies y salicilato de metilo con cuatro. Se subraya el hecho de 266 (de 267 individuos), fueron atraídos exclusivamente por la  $\beta$ -ionona.

Cuadro 11. Capturas totales en trampas con las esencias indicadas en cada columna.

NUMERO	ESPECIE	CAPTURADOS	EUCALIPTOL	EUGENOL	SALICILATO DE METILO	1,3-DIMETOXI BENCENO	β-IONONA	VAINILLINA
1	<i>Eufriesea concava</i>	12	12					
2	<i>Euglossa dilemma</i>	446	53	393				
	<i>Euglossa dilemma</i> diploide ♂	1		1				
3	<i>Euglossa imperialis</i>	1	1					
4	<i>Euglossa tridentata</i>	4	3	1				
5	<i>Euglossa variabilis</i>	27	21	2		1		3
6	<i>Euglossa viridissima</i>	34	11	23				
7	<i>Eulaema cingulata</i>	12		1			9	2
8	<i>Eulaema meriana</i>	1			1			
9	<i>Eulaema polychroma</i>	267	1				266	
10	<i>Exaerete frontalis</i>	1	1					
11	<i>Exaerete smaragdina</i>	91	36	10	45			
12	<i>Lestrimelitta niitkib</i>	6			6			
13	<i>Plebeia frontalis</i>	2					1	1
14	<i>Trigona fulviventris</i>	6	2	2	1			1
	# ejemplares	911	129	433	53	1	276	7
	# especies	14	10	7	4	1	3	4

### 5.3. Captura activa

Se capturaron 12 especies utilizando la red aérea, nueve especies pertenecen a la tribu Meliponini, también se capturaron ejemplares de *Euglossa dilemma*, asimismo ejemplares hembra de *Euglossa* y *Exaerete smaragdina*, y la única especie de Apinni, *Apis mellifera*. La colecta se realizó en 18 especies vegetales conocidas, y sobre otras cuatro especies no identificadas (Cuadro 12). También se colectaron especímenes en miel, frutos maduros de chicozapote (*Manilkara zapota*), sudor, además de que algunos especímenes se colectaron volando.

Se capturaron 413 ejemplares asociados a *Caesalpinia vesicaria* (fierrillo) y resulto ser la planta con más ejemplares capturados asociados a una planta; en tanto que en *Prunus salicifolia* (laurel) y *Caesalpinia vesicaria* (fierrillo) se colectaron nueve especies en cada una. Las especies más abundante fue *Trigona fulviventris* la cual se capturó un total de 253 individuos, y se colecto en 16 sustratos, seguida por *Trigona fuscipennis* que se colectaron un total de 194 individuos sobre 10 especies vegetales. Ambas especies representaron el 55.3% del total de individuos capturados con esta técnica. La especie *Euglossa dilemma* solo fue capturada en *Ocimum basilicum* (albaca), en donde fue observado la colecta de esencias.

Cuadro 12. Especies vegetales donde fueron capturadas las especies, en todos los casos se colectaron sobre la flor, con excepción de donde se indica. \*Hoja, \*\*Fruto

NUMERO	ESPECIE	CAPTURADOS	Albaca (Ocimum basilicum)	Arnica (Arnica montana)	Bejuco (Gouania sp.)	Calabaza (Cucurbita pepo)	Catzin (Senegalia gaumeri)	Sida (hombifolia)	Fierrillo (Caesalpinia vesicaria)	Tithonia sp	Bidens sp	Stachytarpheta mutabilis	Tajonal (Viguiera dentata)*	Ipomea sp	Laure (Prunus salicifolia)	Lecherillo (Thevetia peruviana)	Lluvia de oro (Cassia fistula)	Chile (Capsicum annum)	Uaxin (Leucaena leucocephala)	Chicozapote (Manilkara zapota)**	Miel	Volando	Sudor
1	Apis mellifera	17		1	8				6						1							1	
2	Cephalotrigona eximiae	3							3														
3	Euglossa dilemma	17	14													3							
4	Euglossa sp.	10				1										2							
5	Exaeretmaragdina*	4																					
6	Frieseonefittia	46					1	1	36			2	2		2	1						4	
7	Melipona beecheii	6					1		1						3		1					2	
8	Nonotrigona eriampoides	48			5				23		2				17								1
9	Plebeigona	78						2	21						4		2				1		7
10	Scaptotrigona pectoralis	82			62										18								2
11	Trigona fulviventris	253		1	1	38	2	2	167	4		4	9	1	4		2	1			2		15
12	Trigona susipennis	194							151		8	1	3		1		7						5
13	Trigona scipioi	47		1	4	5			5						2				10		5	1	14
	Ejemplares	805	14	3	80	44	3	5	413	4	10	7	14	1	52	6	12	1	29	2	44	39	22
	Especies		1	3	5	3	2	3	9	1	2	3	3	1	9	3	4	1	3	1	2	9	3

#### 5.4. Análisis de captura por temporada

El resumen de las capturas realizadas, contrastando la época de menor cantidad de especies floreado (noviembre) contra la época de mayor cantidad de especies floreado (junio) nos dio los siguientes resultados: se capturaron durante las dos temporadas un total de 1741 individuos distribuidos en un total de 22 especies.

Durante el mes de noviembre de 2017 se capturaron 1197 ejemplares. Con la captura pasiva se colectaron un total de 454 individuos agrupados en 9 especies, representando el 79.5% una sola especie (*Euglossa dilemma*). La captura activa mediante redeo para esa misma temporada dio como resultado un total de 743 ejemplares distribuidos en 11 especies, donde dos especies fueron las más capturadas, *Trigona fulviventris* y *T. fusipennis*, ambas especies representaron el 59.9% del total de ejemplares capturados, siendo *Trigona fulviventris* la especie que más se capturo con el 34.2% del total de ejemplares capturados en el mes de noviembre y utilizando la red aérea.

En junio 2018, por la vía pasiva se capturaron un total de 457 especímenes siendo las especies más capturadas *Eulaema polychroma*, *E. dilemma* y *Exaerete smaragdina* con el 58.4%, 13.57% y 18.60%, respectivamente. Estas tres especies representaron el 90.6% de especies capturadas. La captura activa para este mes permitió capturar 87 especímenes, siendo *Plebeia frontalis* la especie más capturada con el 52.9% de los individuos capturados.

La especie más capturada durante el trabajo fue *E. dilemma* con 446 ejemplares, del total de 1741 ejemplares. Esta especie representa aproximadamente una cuarta parte (25.6%) del total de los ejemplares colectados. Siguiendo el orden en el número de ejemplares colectados fueron *E. polychroma* y *T. fulviventris* con el mismo número de ejemplares capturados 267 cada uno. Estas dos especies juntas representan el 30.7% del total de los ejemplares colectados. Cabe mencionar que ningún ejemplar de *E. polychroma* se capturo en noviembre de 2017, pero si se observaron ejemplares de

esta especie en esa salida de campo. Todos los resultados mencionados pueden observarse en el Cuadro 13.

Cuadro 13. Captura total de individuos por especies. En negritas se resalta las especies que más se captura por cada método en cada temporada.

MES/AÑO	CAPTURA PASIVA (ESENCIAS)			CAPTURA ACTIVA (REDEO)		
	ESPECIE	EJEMPLARES	PORCENTAJE	ESPECIE	EJEMPLARES	PORCENTAJE
NOVIEMBRE/2017				<i>Apis mellifera</i>	17	2.3
				<i>Cephalotrigona zexmeniae</i>	3	0.4
		12	2.6			
		<b>361</b>	<b>79.5</b>	<i>Euglossa dilemma</i>	15	2.0
				<i>Euglossa hembra</i>	4	0.5
		2	0.4			
		10	2.2			
		31	6.8			
		1	0.2			
		29	6.4			
				<i>Frieseomelitta nigra</i>	49	6.6
		6	1.3			
				<i>Melipona beecheii</i>	5	0.7
				<i>Nanotrigona perilampoides</i>	50	6.7
				<i>Plebeia frontalis</i>	32	4.3
				<i>Scaptotrigona pectoralis</i>	84	11.3
	2	0.4	<b><i>Trigona fulviventris</i></b>	<b>254</b>	<b>34.2</b>	
			<i>Trigona fusipennis</i>	191	25.7	
			<i>Trigonisca pipioli</i>	39	5.2	
	<b>TOTALES</b>	<b>454</b>		<b>743</b>		
JUNIO/2018						
				<i>Apis mellifera</i>	2	2.3
		85	18.6	<i>Euglossa dilemma</i>	3	3.4
		1	0.2			
				<i>Euglossa hembra</i>	6	6.9
		1	0.2			
		2	0.4			
		17	3.7			
		3	0.7			
		11	2.4			
		1	0.2			
		<b>267</b>	<b>58.4</b>			
		1	0.2			
		62	13.6	<i>Exaerete smaragdina</i>	4	4.6
				<i>Melipona beecheii</i>	1	1.1
				<i>Nanotrigona perilampoides</i>	1	1.1
	2	0.4	<b><i>Plebeia frontalis</i></b>	<b>46</b>	<b>52.9</b>	
	4	0.9	<i>Trigona fulviventris</i>	7	8.0	
			<i>Trigona fusipennis</i>	7	8.0	
			<i>Trigonisca pipioli</i>	10	11.5	
	<b>TOTALES</b>	<b>457</b>		<b>87</b>		

## 5.5. Claves para identificar abejas corbiculadas en la RBC

1. Presencia de corbícula en el metatarso (Figura 8, a); en caso de no existir corbícula en la abeja, ésta deberá ser pequeña de 6 a 8 mm, glabra, de un color marrón oscuro (casi negro); la venación de las alas anteriores es reducida (Figura 23); la abeja despide un olor a limón; también pueden ser abejas grandes y robustas de más de 10 mm, con proboscis larga, sobrepasando la mesocoxa, con la metatibias convexas y con ranura cercana al borde posterior (Figura 8, b).....2
- 1'. Sin corbícula, se nota escopa en las patas posteriores o en los esternos metasomales (Figura 8, c). De no tener escopa, esta no cumple con las descripciones anteriores.....otro grupo de abejas
- 2(1). Antenas con 12 segmentos; presencia de corbícula en la tibia posterior (Figura 8, a), excepción del género *Lestrimelitta* que son cleptoparásitos (Figura 23, c).....(hembras) 3
- 2'. Antenas con 13 segmentos. La corbícula no está presente en los machos de Euglossini presencia de una “ranura” en la tibia posterior (Figura 8, b).....(machos) 14
- 3(2). Alas anteriores con venación reducida y/o débiles (Figura 23, d); proboscis corta (Figura 9, d) en reposo no alcanza la mesocoxa (vista ventral).....(Tribus Apini y Meliponini) 4
- 3'. Alas anteriores con venación bien desarrollada; proboscis en reposo sobrepasa la mesocoxa (Figura 12, f y g).....(Tribu Euglossini) 14
- 4(3). Ojos compuestos glabros (Figura 24, c).....(Tribu Meliponini) 5
- 4'. Ojos compuestos pilosos (Figura 9, c).....(Tribu Apini) *Apis mellifera*
- 5(4). Corbícula presente en el metatibia.....6

5'. No hay presencia de corbícula, la abeja es pequeña (de 6 a 8 mm), glabra, de un color marrón oscuro (casi negro), despiden un olor a limón, la venación de las alas anteriores esta reducida (Figura 23).....	<i>Lestrimelitta niitkib</i>
6(5). Mesosoma con pubescencia larga y abundante, suficientemente larga para no dejar ver el integumento en el scuto (Figura 27, d); metasoma con pubescencia intercalada oscura en la zona basal del tergo y una línea clara amarilla apical; el largo de las alas no sobrepasa el largo del cuerpo cuando está en posición horizontal (Figura 24).....	<i>Melipona beecheii</i>
6'. Mesosoma y metasoma sin abundante pubescencia; metasoma sin coincidir con la descripción anterior; ala anterior más largas que el cuerpo (Figura 21, c).....	7
7(6). Integumento de la cabeza y mesosoma de color negro o en su mayor parte negro, algunas especies con líneas claras principalmente en el rostrum y/o mesosoma (Figura 21, d).....	8
7'. Integumento de la cabeza hacia el vertex y scutum de color café oscuro, con clípeo, labro, mandíbulas, scutelo y tégulas de color naranja; metasoma con los tergos oscurecidos basalmente y apicalmente de naranja más claro (Figura 27).....	<i>Scaptotrigona pectoralis</i>
8(7). Metasoma de color rojo, (pardo rojizo oscuro) (Figura 21, e).....	9
8'. Metasoma negro.....	10
9(8). Abejas delgadas (5.9 a 6.1 mm), cabeza igual de ancha que el mesosoma, mandíbulas con 4 dientes; metasoma digitiforme (Figura 28).....	<i>Trigona fulviventris</i>
9'. Abejas robustas (8.5 mm); cabeza evidentemente más ancha que el mesosoma; mandíbula con 2 dientes; metasoma robusto (Figura 21)....	<i>Cephalotrigona zexmeniae</i>
10(8). Cuerpo completamente negro .....	11
10'. Cuerpo negro, pero con algunas marcas amarillentas en cabeza, tórax y/o patas (Figura 26, c y d).....	13

11(10). Abejas de entre 5 y 5.7 mm de longitud.....	12
11'. Abejas pequeñas, de longitud corporal aproximadamente de 2.4 a 2.7 mm de longitud (Figura 30).....	<i>Trigonisca pipioli</i>
12(11). Metasoma digitiforme; parte apical de las alas hialinas; con líneas paraoculares tenues (Figura 22).....	<i>Frieseomelitta nigra</i>
12. Metasoma no digitiforme; alas uniformemente obscurecidas; sin líneas paraoculares (Figura 29).....	<i>Trigona fuscipennis</i>
13(10). Cuerpo esculpido con fuertes puntuaciones; con una muesca en el margen anterior y posterior del scutelo (Figura 25).....	<i>Nannotrigona perilampoides</i>
13'. Cuerpo no esculpido; sin una muesca en el scutelo (Figura 26)....	<i>Plebeia frontalis</i>
14(2'-13'). Abejas con el integumento de la cabeza y mesosoma no metálico (Figura 17).....	(Género <i>Eulaema</i> ) 15
14'. Abejas con el integumento de la cabeza y mesosoma metálico (Figura 11).....	18
15(14). Con marcas blancas en el rostrum (Figura 17, b)....	(Subgénero <i>Apeulaema</i> ) 16
- Sin marcas blancas en el rostrum (Figura 18, b).....	(Subgénero <i>Eulaema</i> ) 17
16(15). Metasoma con terguito I negro, terguitos II-VII de color naranja (Figura 17).....	<i>Eulaema polychroma</i>
16'. Metasoma con terguito I naranja, terguito II negro en la base y naranja en la zona apical, terguitos III-VII de color naranja (Figura 16).....	<i>Eulaema cingulata</i>
17(15). Mesosoma negro; metasoma alternando líneas negras y líneas de color amarillas (Figura 18).....	<i>Eulaema meriana</i>
17'. Integumento del cuerpo presenta destellos metálicos, pincipalmente en el rostrum y zona apical del mesosoma; metasoma con terguito I negro, terguitos II-VII de color naranja (Figura 10).....	(Género <i>Eufriesea</i> ) <i>Eufriesea concava</i>

18(14). Integumento verde metálico (Figura 11), abejas de diversos tamaños, pero mayores a 8 mm.....	19
18' . Integumento oscuro pero evidentemente metálico con destellos verdes y azules oscuros, abejas grandes (más de 15 mm) y robustas; metasoma con terguito I negro, terguitos II-VII de color naranja (Figura 10).....(Género <i>Eufriesea</i> ) <i>Eufriesea concava</i>	
19.(18). Tibia posterior 3 veces o más larga que ancha; labro de color similar al del resto de la cabeza (Figura 20, c y d ).....(Género <i>Exaerete</i> )	20
19'. Tibia posterior 2 veces o menos larga que ancha; labro de color claro (blanco, crema) con marcas circulares oscuras, contrastado con el color de la cabeza (Figura 11, f y g).....(Género <i>Euglossa</i> )	21
20(19). Frente con protuberancia al centro, debajo de los ocelos; scutelo sin una línea longitudinal en el centro; con un diente grande en la superficie interna del fémur posterior (Figura 19)..... <i>Exaerete frontalis</i>	
20'. Frente sin protuberancia; scutelo con línea longitudinal central; sin un diente grande en la superficie interna del fémur posterior (Figura 20)..... <i>Exaerete smaragdina</i>	
21(19'). Mandíbula con 3 dientes.....	22
21'. Mandíbula con 2 dientes.....	24
22(21). Diente medio de la mandíbula evidente, más pequeño que el basal y apical; tibia media con penacho distal casi sin muesca; esternito II sin almohadilla grande de setas largas (Figura 12)..... <i>Euglossa tridentata</i>	
22'. Dientes de la mandíbula de diferente forma; esternito II con almohadilla grande de setas largas .....	23
23(22). Mandíbula con los dientes distribuidos uniformemente (Figura 11)..... <i>Euglossa dilemma</i>	

- 23'. Mandíbula con el diente basal a una distancia mayor que la que existe entre el diente apical y el medio (Figura 14).....*Euglossa viridissima*
- 24 (21). La probocis es tanto o más larga que el cuerpo; cuerpo de tamaño grande, más de 12 mm; escutelo dos protuberancias; tibia media en la zona aterciopelada con los mechones apical y basal unidos (Figura 15).....*Euglossa imperialis*
- 24'. La probocis en estado de reposo no sobrepasa el IV esternito; abejas de menor tamaño; mechones en zona aterciopelada variables (Figura 13, f).....25
- 25(24'). Esternito II sin almohadilla grande de setas; con el penacho distal formando aproximadamente un ángulo de 90° (semeja una J) con el penacho basal, el cual es pequeño (Figura 13).....*Euglossa variabilis*
- 25'. Esternito II con almohadilla grande de setas; con el penacho basal grande, casi fusionado al penacho apical (Figura 14).....*Euglossa viridissima*

Consideraciones para el uso de la clave. 1) Para Apini y Meliponini se recomienda su uso en abejas obreras. no siempre funcionara para reinas y machos; 2) Para Euglossini está basada en las características morfológicas de los machos, ya que estos son los que tienen las características taxonómicas para distinguir entre especies, y son fáciles de coleccionar mediante el uso de esencias.

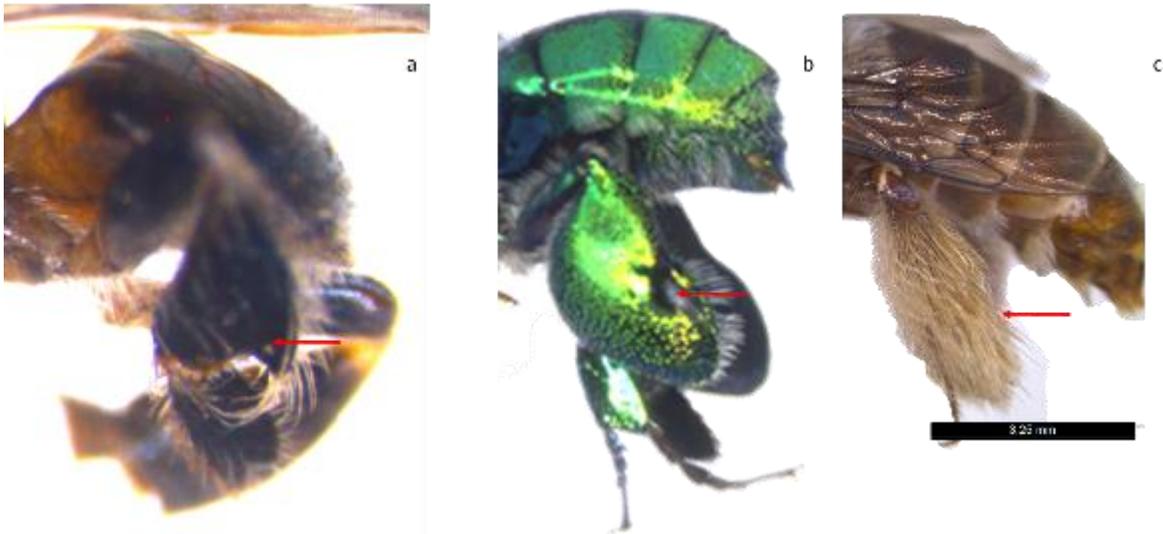


Figura 8. a) corbícula (*Plebeia frontalis*), b) metatibia con ranura (*Euglossa variabilis*), c) scopoa (*Centris* sp.).

## 5.6. Diagnósis de las abejas corbiculadas en la RBC

Familia Apidae Latreille, 1802

Tribu Apini Latreille, 1802

Género *Apis* Linnaeus, 1758

*Apis mellifera* (Linnaeus, 1758)

Diagnósis. Cuerpo de 12 mm de longitud; cabeza y mesosoma de color café oscuro, ojos compuestos pilosos, vértex con un mechón de setas plumosas, densas y largas; alas hialinas, las anteriores con venación reducida y el pterostigma reducido; tergos metasomales de color claro basalmente y oscuros apicalmente, el ancho del patrón puede variar dependiendo del ejemplar, por lo que se pueden coleccionar abejas prácticamente con todo el metasoma oscuro o claro; el basitarso posterior casi rectangular, con una espina en su borde posterior, de posición basal y del mismo ancho en su parte basal que el ancho de la tibia en su parte apical (Figura 9).

Datos de colecta. Fechas de captura, noviembre de 2017 y junio del 2018 en vegetación conservada y agroecosistemas; material coleccionado con red aérea; especímenes coleccionados 19.

Especies vegetales asociadas: *Arnica montana* (árnica), *Caesalpinia vesicaria* (fierrillo), *Gouania* sp. (bejuco) y *Prunus salicifolia* (laurel).



Figura 9. *Apis mellifera*: a) vista dorsal, b) rostrum, c) ojos compuestos pilosos, d) probosis.

Tribu Euglossini Latreille, 1802

Género *Eufriesea* Cockerell, 1908

*Eufriesea concava* (Friese, 1899)

Diagnosis. Cuerpo de entre 17 a 19 mm de longitud, rostrum oscuro con coloración verdes, dorados metálicos y destellos morado-rojizo y azules; mesosoma verde metálico con ligeros destellos azules, más claro que el color de la cabeza, muy notorios en las tegulas; clípeo con dos líneas elevadas fuertes, área entre líneas cóncava y pulido, formando un surco; la proboscide en estado de reposo apenas alcanza la mesocoxa; zona apical del mesosoma con setas plumosas hialinas mientras que desde la mitad del escuto hasta el primer segmento del metasoma con setas negras densas en forma de pubescencia; segmentos metasomales del II-VII dorados verdosos, con setas densas de color amarillo naranja (Figura 10).

Datos de colecta. Fechas de captura en noviembre de 2017 en vegetación conservada; material colectado con trampa y con atrayente eucaliptol; especímenes colectados 12.



Figura 10. *Eufriesea concava*: a) vista lateral, b) rostrum, c) vista dorsal.

Género *Euglossa* Latreille, 1802

Subgénero *Euglossa* Latreille, 1802

*Euglossa (Euglossa) dilemma* (Eltz et al., 2011)

Diagnosis. Cuerpo verde metalico, de unos 12 mm de longitud. La glosa en reposo llega al esterno II; mandíbula con 3 dientes distribuidos uniformemente; tibia media con el penacho basal mucho más grande que el penacho distal; esternito II con una almohadilla central con setas largas (Figura 11).

Datos de colecta. Fechas de captura en noviembre de 2017 y junio de 2018 en vegetación conservada y agroecosistemas; material colectado con red aérea y trampa con atrayente eucaliptol y eugenol; especímenes colectados 464.

Especies vegetales asociadas: *Ocimum basilicum* (albacá) y *Thevetia peruviana* (lecherillo).

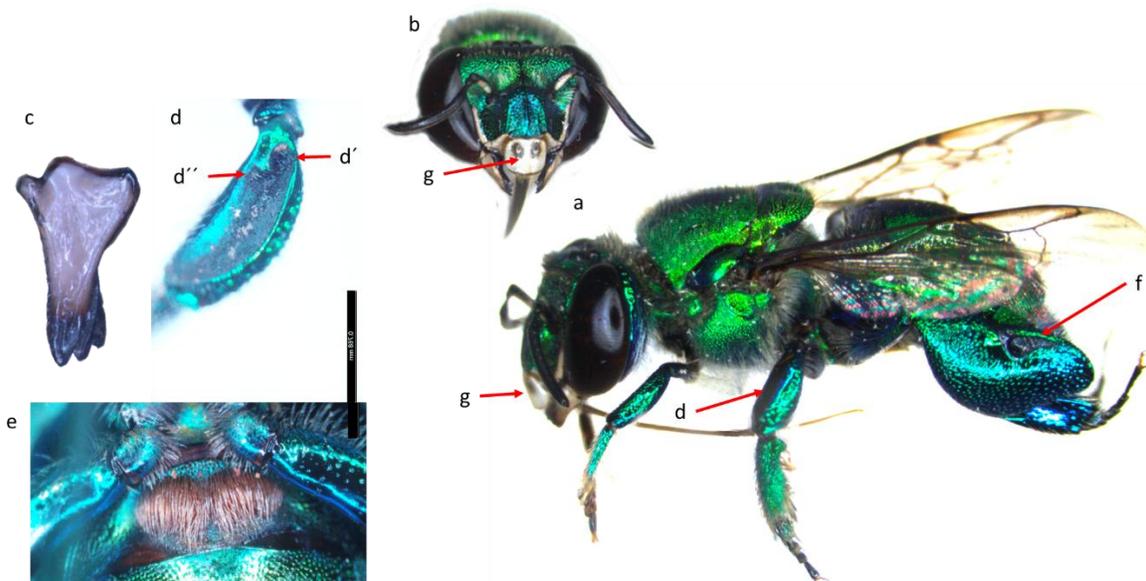


Figura 11. *Euglossa dilemma*: a) vista lateral, b) rostrum, c) mandíbula, d) zona afelpada de mesotibia, d') mechón apical, d'') mechón basal, e) mechones de cerdas largas en esterno II f) metatibia con ranura, g) labro.

*Euglossa (Euglossa) tridentata* (Moure, 1970)

Diagnosis. Cuerpo verde metalico, entre 11 y 12 mm de longitud. La glosa en reposo llega al esterno II; Mandíbula con 3 dientes, el diente medio más pequeño que el apical y el basal; tibia media con el penacho basal redondo, penacho apical con muesca poco profunda, alargado y cercano a la zona anterior; esternito II con dos mechones de setas separadas, éstas naciendo desde dos surcos (Figura 12).

Datos de colecta. Fechas de captura, noviembre de 2017 y junio de 2018 en vegetación conservada; material colectado con trampa con atrayente eucaliptol y eugenol; especímenes colectados 4.

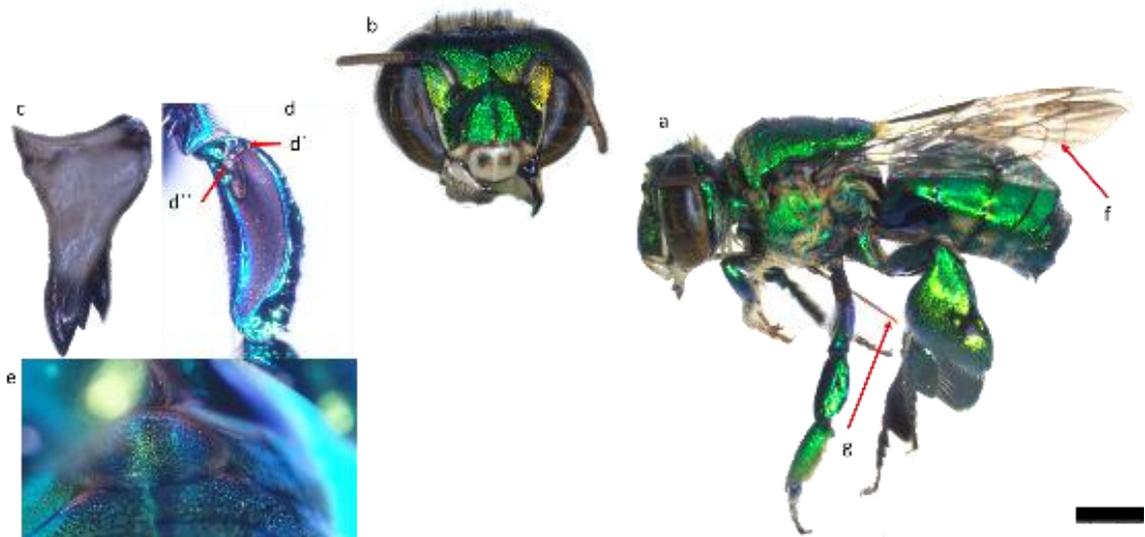


Figura 12. *Euglossa tridentata*: a) vista lateral, b) rostrum, c) mandíbula, d) zona afelpada de mesotibia, d') mechón apical, d'') mechón basal, e) mechones de cerdas largas en esterno II f) alas venación fuertes, g) proboscis.

*Euglossa (Euglossa) variabilis* (Friese, 1899)

Diagnosis. Cuerpo verde metalico, 10 mm de longitud; la glosa en reposo sobrepasa la metacoxa; mandíbula con 2 dientes; tibia media con el penacho basal redondo en contacto con el penacho apical que presenta una muesca, por lo que el penacho en la parte frontal tiene un ángulo de casi 90° en la zona de la muesca (el penacho tiene un diámetro uniforme a lo largo de éste, incluso en la zona de la muesca) y en la parte posterior es redondeada por lo que la apariencia del penacho se asemeja a una “J”; esternito II con dos mechones de setas, semejantes a *Euglossa tridentata* pero sin nacer de un surco evidente (Figura 13).

Datos de colecta. Fechas de captura, noviembre de 2017 y junio de 2018 en vegetación conservada y agroecosistemas; material colectado en trampa con atrayente 1, 3-dimetoxibenceno, eucaliptol, eugenol y vainillina; especímenes colectados 27.

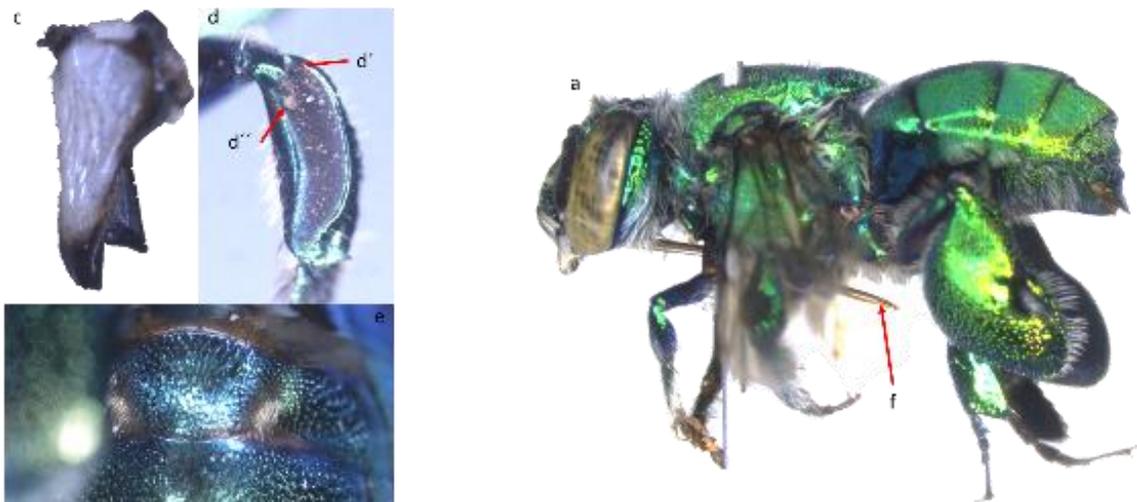


Figura 13. *Euglossa variabilis*: a) vista lateral, b) rostrum, c) mandíbula, d) zona afelpada de mesotibia, d') mechón apical, d'') mechón basal, e) mechones de cerdas largas en esternito II f) proboscis.

*Euglossa (Euglossa) viridissima* (Friese, 1899)

Diagnosis. Cuerpo verde, de unos 12 mm de longitud; la glosa en reposo llega al esterno II; mandíbula con 3 dientes distribuidos heterogéneamente, estando el diente basal a una mayor distancia del diente medio vs el diente medio y el apical; tibia media con el penacho basal mucho más grande que el penacho distal; esternito II con una almohadilla central con setas largas, similar al de *Euglossa dilema* (Figura 14).

Datos de colecta. Fechas de captura, noviembre de 2017 y junio de 2018; en vegetación conservada; colectado en trampa con atrayente eucaliptol y eugenol; especímenes colectados 34.

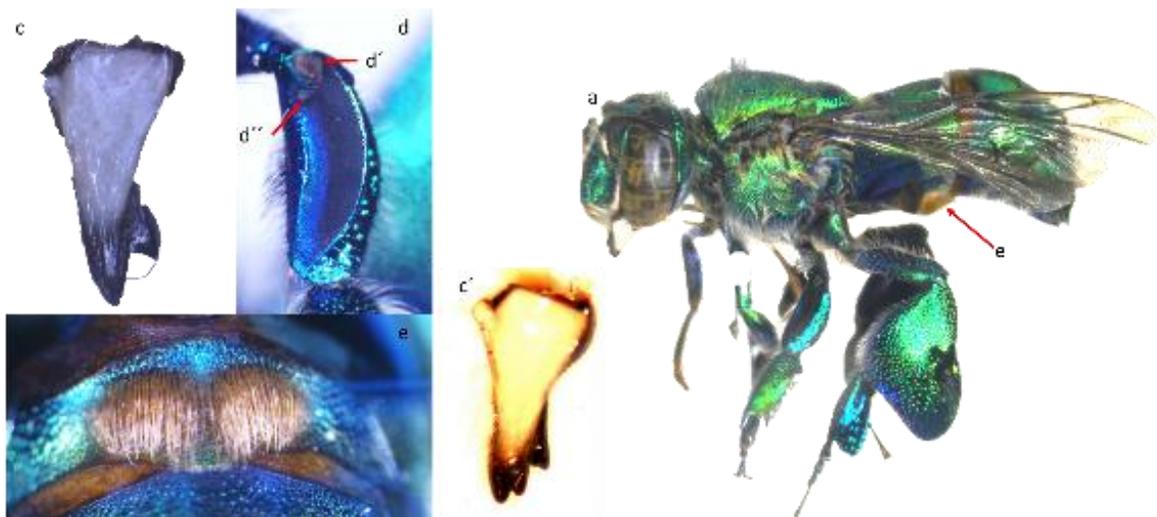


Figura 14. *Euglossa viridissima*: a) vista lateral, b) rostrum, c) mandíbula 2 dientes, c') mandíbula 3 dientes (Fuente: Eltz *et al.* 2011), d) zona afelpada de mesotibia, d') mechón apical, d'') mechón basal, e) mechones de cerdas largas en esterno II.

Subgénero *Glossura* Cockerell, 1917

*Euglossa (Glossura) imperialis* (Cockerell, 1922)

Diagnosis. Cuerpo verde, de unos 15 mm de longitud; la glosa en reposo es más larga que el cuerpo; mandíbula con 2 dientes; con clípeo protuberante; tibia media con el penacho basal y distal fusionado; esternito II con dos hendiduras casi horizontales, donde hay una densa fila de cerdas largas semejante a *Euglossa dilemma* y *E. viridissima*, pero en esta especie son más cortas (Figura 15).

Datos de colecta. Fechas de captura, en junio de 2018 en vegetación conservada; colectado en trampa con atrayente eucaliptol; especímenes colectados 1.

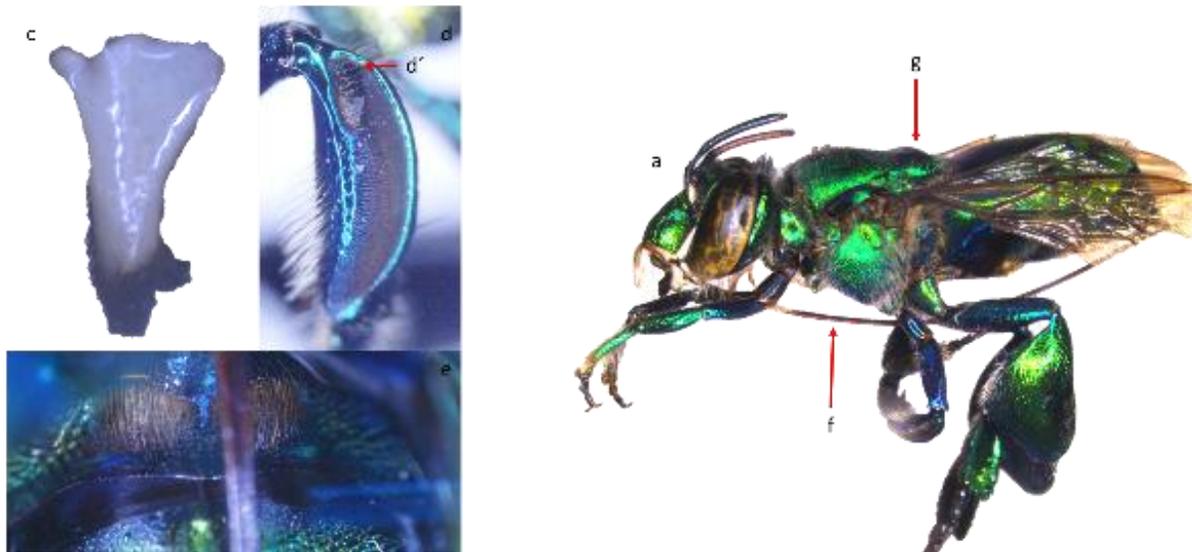


Figura 15. *Euglossa imperialis*: a) vista lateral, b) rostrum, c) mandíbula, d) zona afelpada de mesotibia, d') mechón fusionado, e) mechones de cerdas largas en esternito II f) proboscis, g) scutum, con dos protuberancias leves.

Género *Eulaema* Lepeletier, 1841

Subgénero *Apeulaema* Moure, 1950

*Eulaema (Apeulaema) cingulata* (Fabricius, 1804)

Diagnosis. Cuerpo de 20 mm de longitud; rostrum negro brillante, con marcas claras en el clípeo que asemejan una “T” invertida; glosa en estado de reposo sobrepasa la mesocoxa; mesosoma negro con setas de color negro en forma de pubescencia; integumento del metasoma negro, tergo I con pubescencia naranja; tergo II con pubescencia basal negra y una franja apical clara (naranja); tergos III – VII con pubescencia naranja, haciendo distintivo el metasoma de color naranja con una banda negra (Figura 16).

Datos de colecta. Fechas de captura, noviembre de 2017 y junio de 2018; en vegetación conservada; colectado en trampa con atrayente  $\beta$ -ionona, eugenol y vainillina; especímenes colectados 12.



Figura 16. *Eulaema cingulata*: a) vista lateral, b) rostrum con marcas claras, c) patrón de color en metasoma.

*Eulaema (Apeulaema) polychroma* (Mocsáry, 1899)

Diagnosis. Cuerpo de 18 a 20 mm de longitud; rostrum negro brillante, con marcas claras en el clípeo formando una “T” invertida, algunas veces incompleta; glosa en estado de reposo apenas alcanza el segundo esterno del metasoma; mesosoma negro con setas de color negro (pubescencia); integumento del metasoma negro; tergo I con pubescencia negra; tergo II – VII con pubescencia naranja (Figura 17).

Datos de colecta. Fechas de captura en junio de 2018 en vegetación conservada; colectado en trampa con atrayente  $\beta$ -ionona y eucaliptol; especímenes colectados 267.



Figura 17. *Eulaema polychroma*: a) vista lateral, b) rostrum con marcas claras, c) patrón de color en metasoma.

Subgénero *Eulaema* Lepeletier, 1841

*Eulaema (Eulaema) meriana* (Olivier, 1789)

Diagnosis. Cuerpo de 26 mm de longitud; rostrum negro brillante sin marcas claras; glosa en estado de reposo alcanza el segundo esterno del metasoma; mesosoma negro con setas de color negro (pubescencia), las alas están obscurecidas en la parte basal y hialinas en la zona apical; integumento del metasoma negro azulado con ligeros destellos metálicos azules en los tergos I-IV; el tegumento en los tergos V-VII de color marrón claro; tergos del I-IV con bandas alternas la parte basal de estos terguitos son de color negro, en la parte apical de color amarillo claro, últimos 3 tergos con filas de setas largas de color amarillo (Figura 18).

Datos de colecta. Fechas de captura en junio de 2018 en vegetación conservada; colectado en trampa con atrayente salicilato de metilo; especímenes colectados 1.



Figura 18. *Eulaema meriana*: a) vista lateral, b) rostrum, c) patrón de color en metasoma, d) alas con zona apical hialina.

Género *Exaerete* Hoffmannsegg, 1817

*Exaerete frontalis* (Guérin, 1844)

Diagnosis. Cuerpo verde de 25 mm de longitud; frente con una protuberancia debajo de los ocelos; glosa en estado de reposo llega al esterno II; escutelo con protuberancias laterales, en la zona media no presenta cresta; fémur posterior en la parte interna presenta un diente fuerte (Figura 19).

Datos de colecta. Fechas de captura en junio de 2018 en vegetación conservada; colectado en trampa con atrayente eucaliptol; especímenes colectados 1.

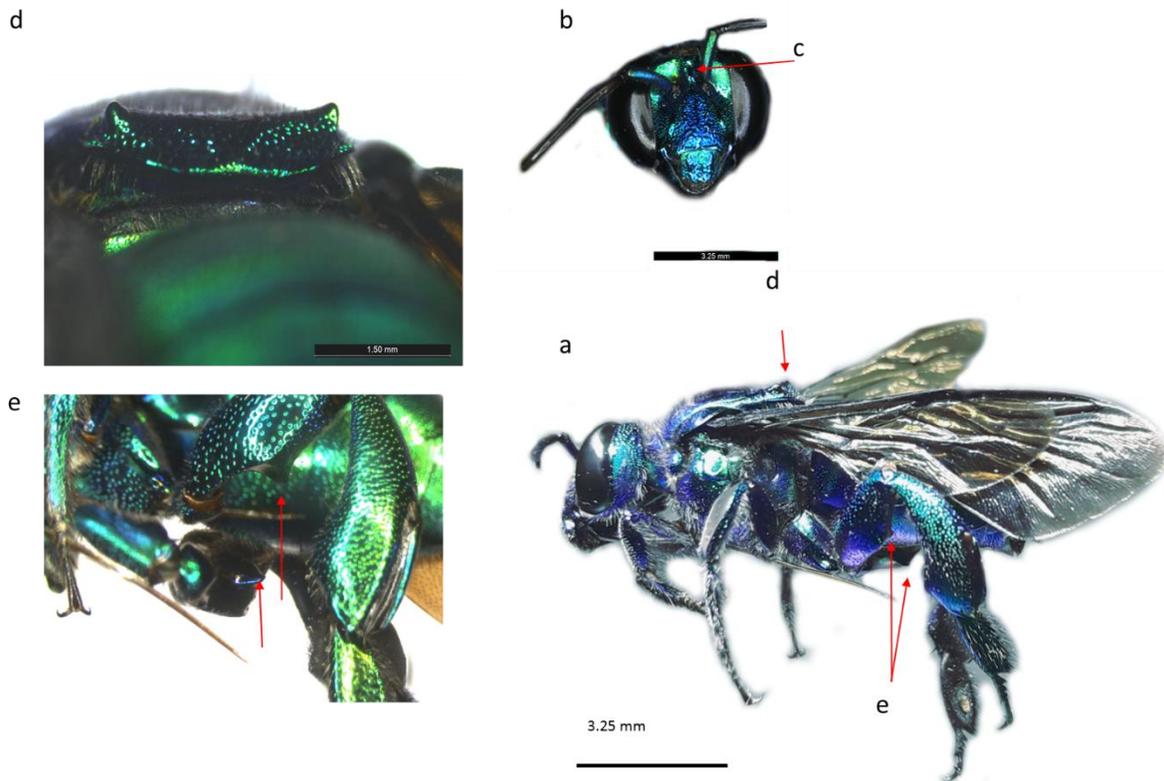


Figura 19. *Exaerete frontalis*: a) vista lateral, b) rostrum, c) protuberancia en la frente, d) scutelum, e) diente interno en metafemur.

*Exaerete smaragdina* (Guérin, 1844)

Diagnosis. Cuerpo verde de 20 mm de longitud; Frente lisa; glosa en estado de reposo llega al esterno II; escutelo con protuberancias laterales y en la zona media con una cresta longitudinal; fémur posterior con un par de dientes (interno y externo) ligeramente más grande que los demás (Figura 20).

Datos de colecta. Fechas de captura, noviembre de 2017 y junio de 2018 en vegetación conservada; colectado en trampa con atrayente eucaliptol, eugenol y salicilato de metilo; especímenes colectados 95.

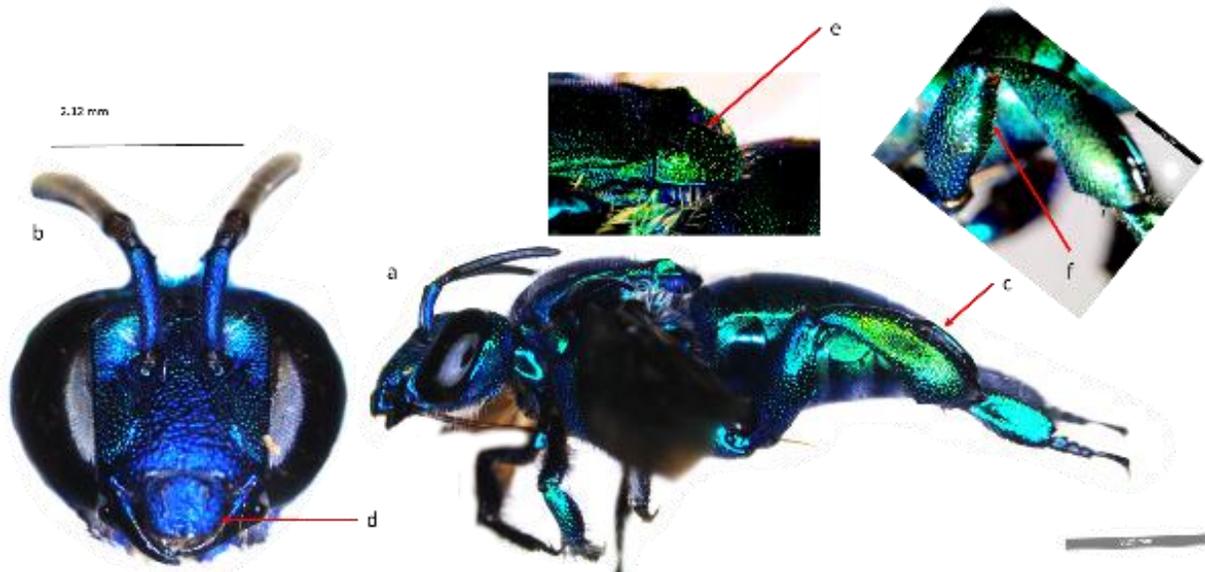


Figura 20. *Exaerete smaragdina*: a) vista lateral, b) rostrum, c) metatibia con ranura, d) labro, e) línea longitudinal en scutelo, f) dientes internos en fémur.

Tribu Meliponini

Género *Cephalotrigona* Schwarz, 1940

*Cephalotrigona zexmeniae* (Cockerell, 1912)

Diagnosis. Cuerpo de 8.5 mm de longitud; integumento del metasoma naranja oscuro, de apariencia no digitiforme; cabeza evidentemente más ancha que el mesosoma en vista dorsal; rostrum negro con puntuación fina y abundante, en el clípeo puntuación fuerte; mandíbula con un solo diente en posición basal; mesosoma negro; escutelo con líneas amarillas laterales, sin ranuras anteriores y posteriores (Figura 21).

Datos de colecta. Fechas de captura en noviembre de 2017 en vegetación conservada; colectado con red aérea; especímenes colectados 3.

Especies vegetales asociadas: *Caesalpinia vesicaria* (fierrillo).

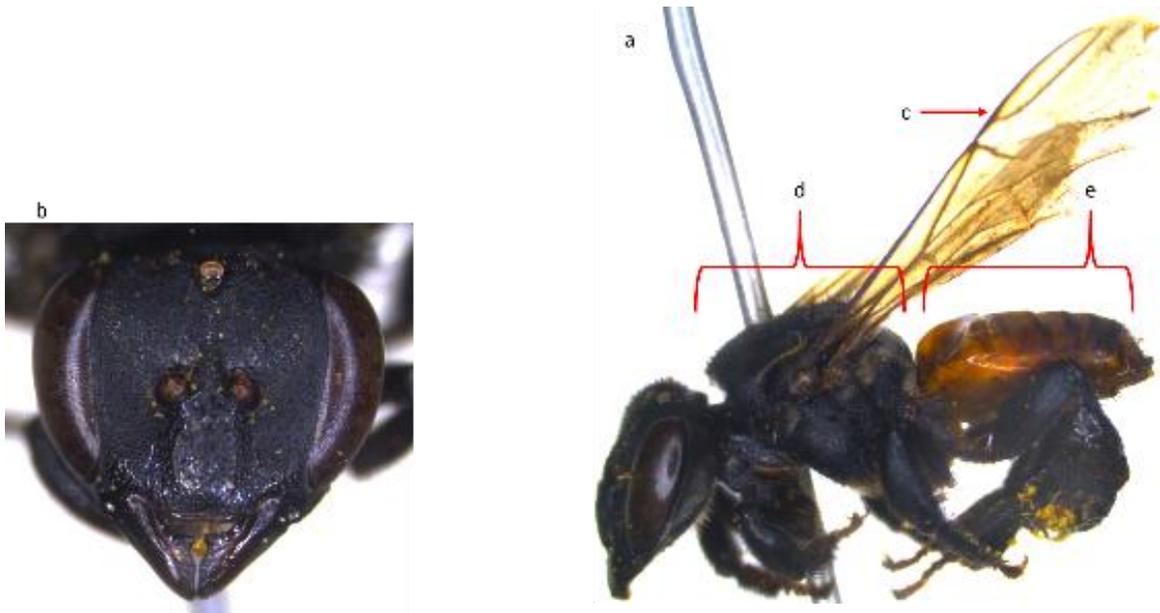


Figura 21. *Cephalotrigona zexmeniae*: a) vista lateral, b) rostrum, c) alas anteriores, d) mesosoma, e) metasoma.

Género *Frieseomelitta* Ihering, 1912

*Frieseomelitta nigra* (Cresson, 1878)

Diagnosis. Cuerpo de 5.7 mm de longitud; integumento de color negro; cabeza, mesosoma y patas con setas del mismo color; ojos convergentes en el extremo inferior, y algunas veces es visible líneas paraoculares tenues; alas son oscuras con la zona apical de color blanco, el metasoma es de color negro, glabro y digitiforme (Figura 22).

Datos de colecta. Fechas de captura en noviembre de 2017 en vegetación conservada; colectado con red aérea; especímenes colectados 49.

Especies vegetales asociadas: *Caesalpinia vesicaria* (fierrillo), *Stachytarpheta mutabilis*, *Thevetia peruviana* (lecherillo), *Sida rhombifolia*, *Viguiera dentata* (tajonal), *Prunus salicifolia* (laurel).



Figura 22. *Frieseomellita nigra*: a) vista lateral, b) rostrum, c) alas con zona apical blanca

Género *Lestrimellita* Friese, 1903

*Lestrimellita niitkib* (Ayala, 1999)

Diagnosis. Cuerpo de 5.5 mm de longitud; integumento del tórax color pardo muy oscuro (a simple vista podría verse de color negro); cuerpo prácticamente glabro; rostrum pardo oscuro brillante; mesosoma pardo oscuro con setas de color negro sobre el escuto y escutelo; alas obscurecidas con venación negra; integumento del metasoma pardo oscuro, prácticamente glabro y digitiforme; tibia posterior no presenta corbícula, por lo que la tibia es convexa. Cuando se capturan estas abejas vivas liberan un olor a limón o cítrico (Figura 23).

Datos de colecta. Fechas de captura en noviembre del 2017 en vegetación conservada y agroecosistemas; colectado con trampa con atrayente salicilato de metilo; especímenes colectados 6.



Figura 23. *Lestrimellita niitkib*: a) vista lateral, b) rostrum, c) metatibia sin corbícula, d) alas con venación reducida.

Género *Melipona* Illiger, 1806

Subgénero *Melikerria* Moure, 1992

*Melipona (Melikerria) beecheii* (Bennett, 1831)

Diagnosis. Cuerpo de 9.7 a 10.7 mm de longitud; integumento del tórax de color negro, cubierto por setas de diferentes colores; rostrum con manchas de color claro en las líneas para oculares y clípeo; mesosoma con una pubescencia abundante de color marrón oscuro, con un mechón de setas de color pardo claro en la parte anterior de las tégulas; alas evidentemente más cortas que el cuerpo; venación reducida y débilmente marcada, el pterostigma reducido; metasoma con integumento bicolor, oscura en la base de los tergos y amarilla en la línea apical (Figura 24).

Datos de colecta. Fechas de captura en noviembre de 2017 y junio de 2018 en vegetación conservada y agroecosistemas; colectado con red aérea; especímenes colectados 6.

Especies vegetales asociadas: *Prunus salicifolia* (laurel) y *Cassia fistula* (lluvia de oro), *Senegalia gaumeri* (catzín), *Caesalpinia vesicaria* (fierrillo).



Figura 24. *Melipona beecheii*: a) vista lateral, b) rostrum, c) ojos compuestos glabros, d) alas más cortas que el cuerpo.

Género *Nannotrigona* Cockerell, 1922

*Nannotrigona perilampoides* (Cresson, 1878)

Diagnosis. Cuerpo de 4.1 a 4.2 mm de longitud; color del integumento del tórax negro, con puntuaciones fuerte, especialmente en el mesosoma; rostrum con puntuación densa y fina, sin formar dibujos en él; scuto, scutelo y parte apical de los tres fémures con dibujos de color amarillo; scutelo con una muesca en el borde anterior y posterior; metasoma negro con puntuaciones en el ápice de los tergos, pero menos intensa que en el resto del cuerpo y con líneas de setas apicales en los terguito (Figura 25).

Datos de colecta. Fechas de captura en noviembre de 2017 y junio de 2018; en vegetación conservada y agroecosistemas; colectado con red aérea; especímenes colectados 51.

Especies vegetales asociadas: *Gouania* sp.. (bejuco), *Caesalpinia vesicaria* (fierrillo), *Bidens* sp., *Prunus salicifolia* (laurel); esta especie también fue atraída por el sudor.



Figura 25. *Nannotrigona perilampoides*: a) vista lateral, b) rostrum, c) mesosoma con punteaduras fuertes.

Género *Plebeia* Schwarz, 1938

*Plebeia frontalis* (Friese, 1911)

Diagnosis. Cuerpo de 3.5 a 4.4 mm de longitud; integumento del tórax de color negro, glabro y liso; rostrum con manchas amarillentas en el clípeo y la zona interantenal; scuto, scutelo con líneas y patas con manchas amarillas; metasoma negro glabro y liso (Figura 26).

Datos de colecta. Fechas de captura en noviembre de 2017 y junio de 2018 en vegetación conservada y agroecosistemas; colectado con trampa con atrayente  $\beta$ -ionona y vainillina; especímenes colectados 80.

Especies vegetales asociadas: *Caesalpinia vesicaria* (fierrillo), *Sida rhombifolia*, *Prunus salicifolia* (laurel), *Cassia fistula* (lluvia de oro), *Leucaena leucocephala* (uaxin); esta especie también fue atraída por la miel y el sudor.



Figura 26. *Plebeia frontalis*: a) vista lateral, b) rostrum, c) marca clara en clípeo, d) líneas claras en mesosoma.

Género *Scaptotrigona* Moure, 1942

*Scaptotrigona pectoralis* (Dalla Torre, 1896)

Diagnosis. Cuerpo de 4.9 a 5.4 mm de longitud; integumento de color naranja oscuro, excepto cabeza con una zona obscurecida desde la frente hasta el occipusio, escuto oscuro, metasoma con coloración intercalada entre naranja oscuro en la parte basal del tergo y naranja en la zona apical, donde presenta una línea delgada de setas; cabeza con la frente cubierta de setas cortas y abundantes (Figura 27).

Datos de colecta. Fechas de captura en noviembre de 2017 y junio de 2018 en vegetación conservada y agroecosistemas; colectado con red aérea; especímenes colectados 84.

Especies vegetales asociadas: *Gouania* sp.. (bejuco), *Prunus salicifolia* (laurel) y *Thevetia peruviana* (lecherillo).

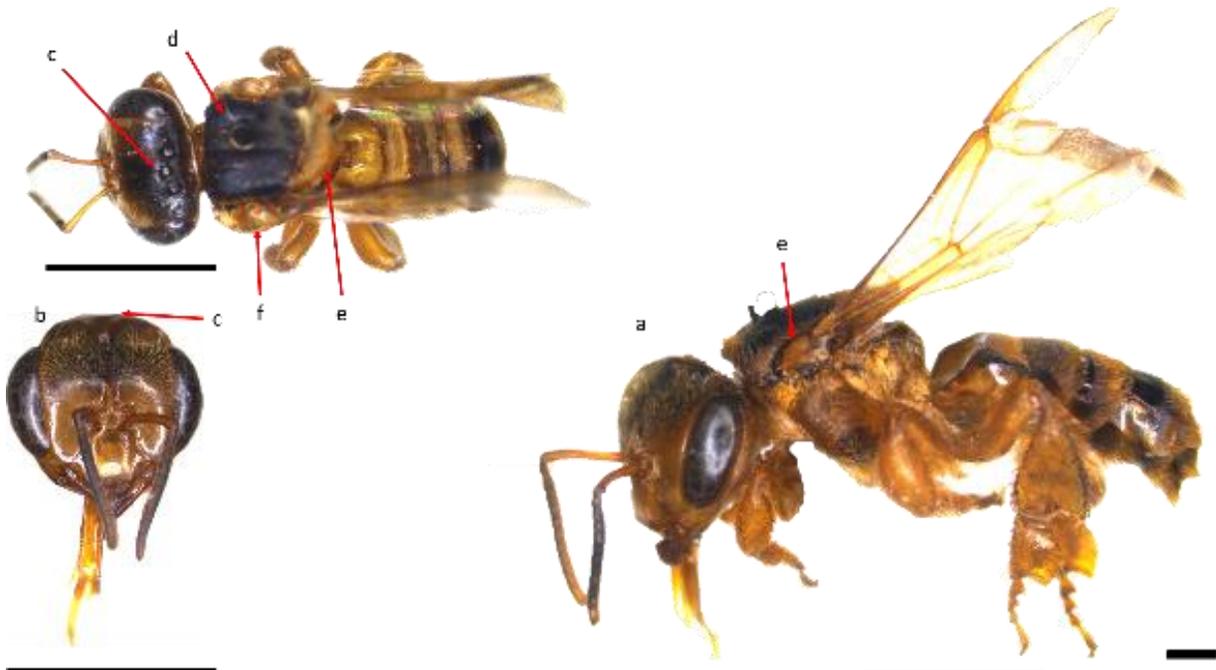


Figura 27. *Scaptotrigona pectoralis*: a) vista lateral, b) rostrum, c) vertex, d) scuto, e) scutelum, f) tegula

Género *Trigona* Jurine, 1807

*Trigona fulviventris* (Guérin, 1844)

Diagnosis. Cuerpo de 5.9 a 6.1 mm de longitud; integumento de color negro, excepto metasoma que es de color naranja y de apariencia digitiforme, liso y glabro; es la única especie conocida del género que presenta 4 dientes en la mandíbula; mesosoma con una corta pero densa pubescencia (Figura 28).

Datos de colecta. Fechas de captura en noviembre de 2017 y junio de 2018 en vegetación conservada y agroecosistemas; colectado con red aérea y con trampa con atrayente eucaliptol, eugenol, salicilato de metilo y vainillina; especímenes colectados 267.

Especies vegetales asociadas: *Arnica montana* (árnica), *Cucurbita pepo* (calabaza), *Caesalpinia vesicaria* (fierrillo), *Stachytarpheta mutabilis*, y *Cassia fistula* (lluvia de oro), *Gouania* sp. (bejuco), *Senegalia gaumeri* (catzín), *Sida rhombifolia*, *Tithonia* sp., *Stachytarpheta mutabilis*, *Viguiera dentata* (tajonal), *Ipomea* sp., *Prunus salicifolia* (laurel), *Capsicum annum* (chile max); esta especie también fue atraída por frutos maduros de *Manilkara zapota* (chicozapote).



Figura 28. *Trigona fulviventris*: a) vista lateral, b) rostrum, c) mandíbula, d) metasoma digitiforme

*Trigona fuscipennis* (Friese, 1900)

Diagnosis. Cuerpo de 5 a 5.3 mm de longitud; integumento de color negro, a excepción por una línea parda distal anterior a los dientes de la mandíbula; mesosoma con una corta pero densa pubescencia; alas con áreas obscurecidas y el resto hialino; metasoma además de ser negro de apariencia lisa y brillante (Figura 29).

Datos de colecta. Fechas de captura en noviembre de 2017 y junio de 2018 en vegetación conservada y agroecosistemas; colectado con red aérea; especímenes colectados 198.

Especies vegetales asociadas: *Caesalpinia vesicaria* (fierrillo), *Prunus salicifolia* (laurel), *Cassia fistula* (lluvia de oro) y *Leucaena leucocephala* (uaxin), *Bidens* sp., *Stachytarpheta mutabilis*, *Viguiera dentata* (tajonal).



Figura 29. *Trigona fuscipennis*: a) vista lateral, b) rostrum, c) alas uniformemente obscurecidas

Género *Trigonisca* Moure, 1950

*Trigonisca pipioli* (Ayala, 1999)

Diagnosis. Cuerpo de 2.4 a 2.7 mm de longitud; integumento del cuerpo negro, excepto las tégulas que son de color pardo claro; rostrum con un punteado muy fino y denso, lo que da la apariencia de ser opaco; alas hialinas; metasoma digitiforme, de apariencia lisa y brillante (Figura 30).

Datos de colecta. Fechas de captura en noviembre de 2017 y junio de 2018 en vegetación conservada y agroecosistemas; colectado con red aérea; especímenes colectados 49.

Especies vegetales asociadas: *Arnica* (*Arnica montana*), *Gouania* sp. (bejuco), *Caesalpinia vesicaria* (fierrillo), *Thevetia peruviana* (lecherillo) y *Leucaena leucocephala* (uaxin), *Cucurbita pepo* (calabaza), *Prunus salicifolia* (laurel); esta especie también fue atraída por la miel y el sudor.



Figura 30. *Trigonisca pipioli*: rostrum.

## 5.7. Diferenciación molecular de especies crípticas

### 5.7.1. Extracción de ADN

En el gel presentado en la Figura 31 se muestran los resultados de la extracción de ADN a partir de los especímenes señalados al pie de la Figura. En todos los casos se obtuvo ADN, pero claramente hay diferencias cualitativas en el ADN obtenido para cada muestra. Para *E. viridissima* se observó menos cantidad que para el caso de *E. dilemma*, no obstante que se usó aproximadamente la misma cantidad de muestra, entre 51 y 56 mg de tejido. También se observó que las muestras obtenidas a partir de *E. viridissima*, los carriles presentan un barrido que es indicativo de presencia de impurezas. El protocolo utilizado, con las modificaciones mencionadas en el apartado 4.3.2.2. nos permitieron obtener ADN en todas las muestras por lo que consideramos como validado para estas dos especies.

Cabe mencionar que en los carriles 1 - 5 donde se observa menor cantidad de ADN extraído, las muestras no tuvieron un manejo adecuado ya que fueron congeladas y descongeladas varias veces.

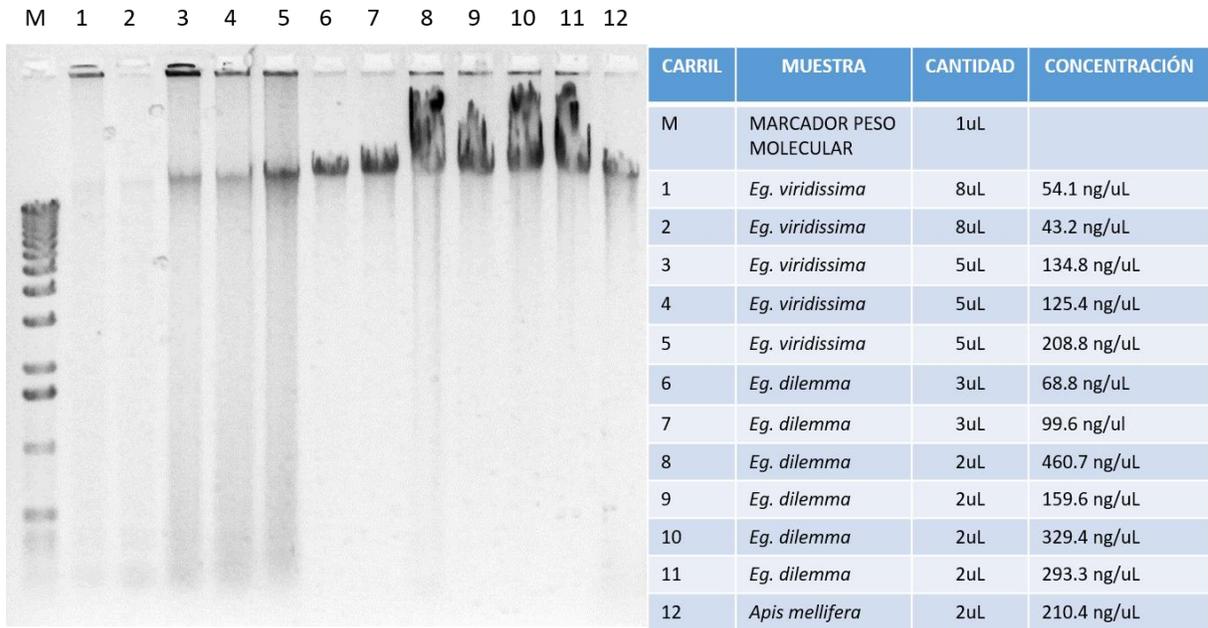


Figura 31. ADN extraído a partir de las especies *Apis mellifera*, *Euglossa viridissima* y *E. dilemma*. Orden del gel: M, Marcador de peso molecular 1 kb; carriles del 1 al 5 ADN de *E. viridissima*; carriles del 6 al 11 *E. dilemma*; carril 12, ADN de *A. mellifera*.

### 5.7.2. Amplificación de fragmentos de genes filogenéticamente informativos

Para establecer las condiciones de reacción y verificar la amplificación con los iniciadores de los cuatro genes seleccionados, se probaron dos diferentes temperaturas para cada par de iniciadores, utilizando como ADN templado el obtenido a partir de *A. mellifera*.

Como se puede observar en el gel de la Figura 32, todas las condiciones evaluadas permitieron la amplificación, con excepción del par del gen EF-1 $\alpha$  que no amplificó con ninguna de las 2 temperaturas probadas por lo que fue descartado.

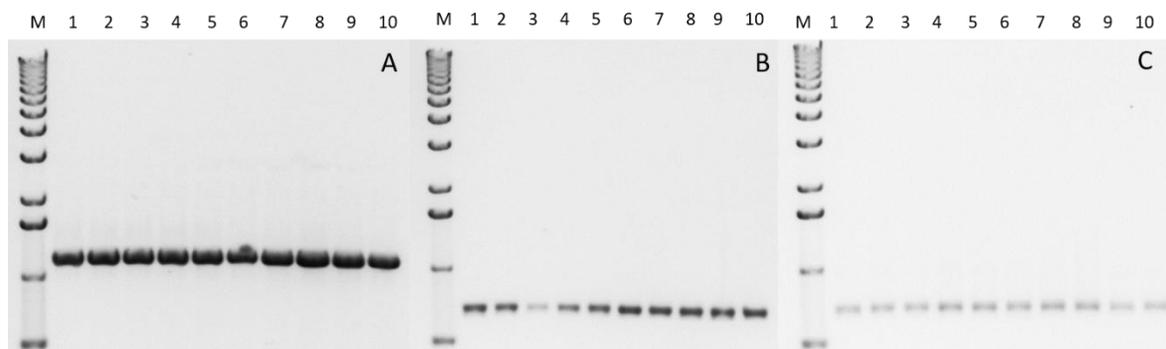
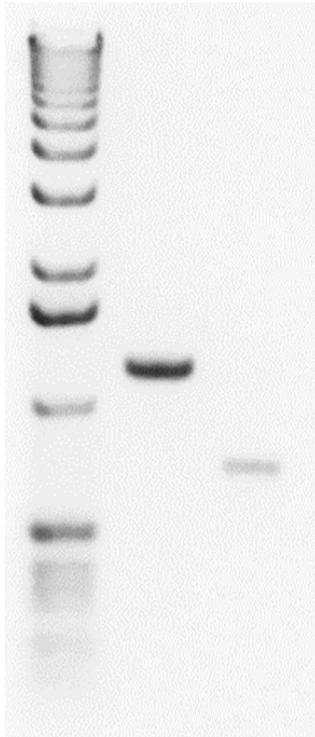


Figura 32. Producto obtenidos de la amplificación en tiempo real para los pares de iniciadores utilizados en la confirmación de especies crípticas. A, amplificación con los iniciadores para 28SRNAr; B, amplificación con los iniciadores para LWRh; C, amplificación con los iniciadores para COI. En todos los casos el orden en los carriles es el mismo: M, Marcador de peso molecular; carriles 1 a 5, *E. viridissima*; carriles 6 a 10, *E. dilemma*.

### 5.7.3. Purificación de los productos de PCR

En la Figura 33 se observa que la purificación realizada con los productos de PCR utilizando el kit de limpieza de Kit QIAGEN® de manera exitosa, siendo que ya no se observaron más productos inespecíficos. En la misma Figura se muestran los valores de la cuantificación posterior a la purificación y limpieza, la cantidad de ADN del producto obtenido fue suficiente para secuenciar (Figura 33).

La secuenciación de los fragmentos de los genes amplificados se encuentra en progreso.



Gen	muestra	ng/uL	volumen (uL)	ng totales
28S	5 viri	23.4	25	585
28S	6 viri	56.3	15	844.5
28S	8 viri	46	15	690
28S	9 viri	61.3	15	919.5
28S	10 viri	55.8	15	837
28S	1 DJ	67.1	15	1006.5
28S	5 DJ	48.5	15	727.5
28S	6 DJ	45.5	15	682.5
28S	10 DJ	51.5	15	772.5
28S	11 DJ	44.9	15	673.5
LWRh	5 viri	22.2	15	333
LWRh	6 viri	17.4	15	261
LWRh	8 viri	10.2	25	255
LWRh	9 viri	18.6	15	279
LWRh	10 viri	19.3	15	289.5

Figura 33. El producto de dos ADN's de *E. viridissima* con oligos de los genes 28SRNAr (5 viri) y LWRh (8 viri), después de la purificación y la limpieza.

## 6. DISCUSIÓN

### 6.1. Abejas corbiculadas de la Reserva de la Biosfera de Calakmul

En las dos épocas de muestreo realizadas en este trabajo se logró determinar un acercamiento importante en el conocimiento de la fauna de abejas corbiculadas en la RBC. Los especímenes colectados quedaron ubicados en 22 especies distribuidas en 13 géneros pertenecientes a tres de las cuatro tribus de abejas corbiculadas. Así mismo, estamos reportando 9 registros nuevos para el estado de Campeche y tres registros nuevos para la Península de Yucatán (Cuadro 9).

De lo anterior se deriva que, contrario al hecho de que el estado de Campeche este considerado como uno de los estados más pobres en número de especies, este trabajo abona a refutar esta aseveración, ya que demuestra que la falta de registros se debe a la escasez de trabajos dirigidos a esta región (Ayala, 1999; Yáñez-Ordóñez y Hinojosa-Díaz, 2004; Yáñez Ordoñez *et al.*, 2008). Ejemplo de esto es que en el grupo de interés se tiene registradas más especies de abejas corbiculadas que en los estados de Jalisco e Hidalgo (Ayala, 1988; Godínez-García *et al.*, 2004).

Respecto a las especies reportadas en México, podemos señalar que en la RBC se reporta la presencia de aproximadamente el 21.8% de las especies nacionales de Meliponini y el 29.7% de las especies de Euglossini según lo propuesto por Ayala (1999 y 2017). El incremento de la apifauna del estado es el 50% tomando en cuenta el trabajo realizado por Yáñez-Ordóñez en el 2001. Sumando los registros de este trabajo a los ya existentes el estado de Campeche alcanza 29 registros los mismos que presenta el estado de Quintana Roo, teniendo ambos estados más registros de abejas corbiculadas que el estado de Yucatán. Esto podría ser un indicio de que el número de registros para el estado de Campeche podría superar los 140 registros de especies que tiene el estado de Yucatán.

Aun cuando no se colectó espécimen alguno de la tribu Bombini en ninguna de las dos épocas, no se puede descartar la presencia de la tribu en la región. Hay que resaltar el hecho de que, por los hábitos tendientes de estas especies a visitar flores en las copas de los árboles, por lo que al no contar con el equipo o sistema para colectar en la copa de los árboles fueron factores determinantes para la colecta de éstas y otras especies con el mismo comportamiento de forrajeo, ya que se cuenta con el reporte de tres ejemplares colectados en los poblados de Miguel Colorado y Dzibalchén (Yáñes-Ordoñez, 2001)

Las colectas mostraron números que consideramos interesantes relacionados con la abundancia encontrada, sin embargo, al no haber sido parte de los objetivos de este trabajo establecer conclusiones de tipo ecológico, no se aplicó ningún modelo para este fin. De este modo, los ejemplares encontrados y la distribución en las tres tribus (Cuadro 10) es distinta a la que se observa en otros trabajos, ya que por lo general los individuos de la tribu Meliponini suelen representar la mayor parte de las especies y ejemplares (Cuadro 5). En el presente trabajo el número de ejemplares capturados con el método pasivo es mayor que con el método activo. Lo que podría deberse al uso y eficacia de las trampas, las cuales permanecen con atrayente las 24 horas, y al tener un depósito con alcohol todo espécimen que llegue es capturado y muerto de forma inmediata.

Las especies con mayor frecuencia de captura fueron *Euglossa dilemma* (27.2%), *Eulaema polychroma* (15.6%), *Trigona fulviventris* (14.2%) y *Trigona fuscipennis* (11.2%). Esto puede representar su importancia como polinizadores para las especies vegetales de la zona muestreada, estas especies representan el 68% de los individuos capturados. Los datos señalados en este trabajo no son comparables al no haber antecedentes de trabajos similares.

El número de ejemplares colectados para *Apis mellifera* es bajo, esto es un resultado sesgado ya que en toda la zona muestreada existen cajones trampa para capturar colonias de *A. mellifera*, en todo el muestreo se observaron cajones con colonias ya

establecidas. Durante la captura con red, todos los ejemplares se ignoraron de manera intencional. Los ejemplares colectados fueron atrapados en conjunto con otras especies.

Consideramos que la diferencia entre el número de especies y especímenes de capturados con red en noviembre del 2017 y junio del 2018, se debe a un problema de accesibilidad durante el muestreo. Las especies arbóreas que estaban en floración durante junio del 2018 en el lugar de estudio, tienen fustes de más de 10 m, inaccesibles para la longitud de las redes utilizadas, por lo que prácticamente no se pudo colectar en este tipo de vegetación, lo cual hace que el sesgo de la cantidad de ejemplares y especies de Meliponini sea notorio.

Los cuatro Géneros de la tribu Euglossini reportados para México y 11 de las 37 especies que reporta Ayala (2017), fueron colectadas en la zona de estudio. Esto equivale a que solo en esta zona y con dos visitas realizadas, se lograron capturar el 80% de las especies anteriormente reportadas para la región del sureste, además de sumar los anteriormente mencionados 3 registros nuevos a la Península de Yucatán. Lo que representa un incremento del 30% de especies de Euglossini. La riqueza de euglossinos presente en la zona de estudio puede deberse a la estructura arbórea, que presenta gran parte de macizo forestal conservado, el cual brinda lugares de anidación y la presencia de especies vegetales necesarias para su desarrollo como *Thevetia peruviana* (lecherillo), del cual las hembras de *Euglossa* obtienen polen y néctar, y la alta diversidad reportada de orquideas con las que los machos de euglossinos tienen una relación estrecha. Los euglossinos varían las esencias colectadas a lo largo de su vida (Roubik y Hanson 2004), este comportamiento podría explicar la variación de las proporciones de euglossinos entre las esencias utilizadas para la captura, siendo el número de ejemplares distinto entre una época y otra, lo que concuerda con la sucesión de las plantas de las cuales toman las esencias, ya que es diferente dependiendo del momento del año.

Relacionar las especies de abejas con las especies vegetales, no fue un objetivo planteado para este trabajo; sin embargo, gracias al conocimiento de las especies vegetales, por parte de las comunidades de la zona, la mayoría de las especies colectadas eran identificables por sus nombres comunes. Lo que permitió encontrar los nombres científicos, haciendo uso de los catálogos con los que cuenta la RBC.

La especie vegetal más visitada fue *Caesalpinia vesicaria* (fierrillo), en la cual se capturaron 413 ejemplares de nueve especies de abejas corbiculadas. En *Prunus salicifolia* (laurel) también se colectaron nueve especies, de las cuales solo ocho fueron compartidas y se colectaron solo 52 ejemplares. Esta diferencia es reflejo de la abundancia y de la frecuencia de visitas en cada especie vegetal.

De acuerdo con Roubik y Hanson (2004), *E. polychroma* está presente desde los 500 hasta los 1500 msnm, y es más común por encima de los 500 msnm; sin embargo, en la zona de estudio fue una de las especies más abundantes. La altura máxima promedio reportada para la región es de 120 msnm (Carabias-Lillo *et al.*, 1999).

Aunque las esencias son utilizadas para atraer a los machos de la tribu Euglossini, también colectaron ejemplares de la tribu Meliponini. No se encontró registro de este comportamiento, una posible explicación es porque los casos son inconsistentes como con *Trigona fulviventris* que se colectaron seis ejemplares en cuatro de las seis esencias, y *Plebeia frontalis*, que se capturaron dos ejemplares en dos diferentes esencias. Lo que hace pensar que la captura fue incidental. Caso contrario es el de los seis ejemplares de *Lestrimelitta niitkib*, los cuales fueron capturados solo en trampas con salicilato de metilo. Por lo que un comportamiento tan consistente no puede ser algo incidental, pero tampoco se encontró antecedente alguno.

Estos últimos dos casos demuestran nuevamente lo mucho que nos queda por aprender y documentar sobre las abejas.

## 6.2. *Euglossa viridissima* y *Euglossa dilemma* especies crípticas y taxonomía molecular

Con el desarrollo de nuevas disciplinas, herramientas y enfoques el descubrimiento de especies crípticas ha tenido un incremento importante (Guevara-Chumacero y Sainoz-Aguirre, 2014). Describir esta diversidad críptica es fundamental ya que por el corto tiempo de divergencia del ancestro común y los nichos ecológicos que ocupan pueden ser modelos útiles para el entendimiento del proceso evolutivo de las especies y las interacciones ecológicas entre especies (Eltz *et al*, 2011). En el presente trabajo nos encontramos con el caso de las especies crípticas *Euglossa viridissima* y *Euglossa dilemma*, las cuales se separaron en 2011 con los trabajos realizado por Eltz *et al.*, (2008 y 2011), con una serie de investigaciones y utilizando a diferentes disciplinas como la química, morfología y molecular, pudo caracterizar los dos linajes simpátricos y crípticos, antes catalogadas solo como *E. viridissima*. Dressler (1978: 189) declaró respecto a *E. viridissima*: "Esta especie parece ser polimórfica en el número de dientes. Es posible, por supuesto, que haya dos especies hermanas, y el número de dientes es la única distinción que hemos encontrado entre ellos" Resulta que ambas alternativas son ciertas. *E. viridissima* es de hecho polimórfica, en el número de dientes mandibulares de los machos, siendo raros los machos con el tercer diente (~ 10% de los individuos) y coexiste con la especie hermana que incluso es más extendida, *E. dilemma*, que el tercer diente mandibular es fijo (Eltz *et al.*, 2011). Este carácter morfológico fue consistente en los 245 individuos utilizados por Eltz *et al.*, (2011) y por los 499 ejemplares de este estudio, por lo que utilizando este carácter morfológico alguien con experiencia en el grupo puede diferenciar las dos especies sin mayor problema.

A pesar que para el trabajo hecho por Eltz *et al.*, (2011) se realizaron amplificaciones del gen COI, para ambas especies no existe registro alguno de estas secuencias en la base de datos NCBI. Cuando se realizó la búsqueda de secuencias para las especies colectadas se encontró que para *E. dilemma* existía un genoma y transcriptoma secuenciado, pero estos sin ninguna anotación y para el caso de *E. viridissima* solo se

cuenta con un juego de secuencias de los genes EF 1 $\alpha$ , Pol II, ArgK, y COI, los cuales se generaron antes de la separación de estas dos especies.

La taxonomía molecular se vale de la caracterización a través de las secuencias de los nucleótidos de fragmentos de genes que se han establecido como útiles, si bien las secuencias de COI por si solas no tuvieron la suficiente información para resolver de manera exitosa que los dos linajes fueran monofiléticos, esto es porque de 889 pb solo ocho nucleótidos fueron variables (Eltz *et al.*, 2011). La falta de resolución de este gen puede explicarse por la baja tasa de mutaciones en euglosinos (Ramírez *et al.*, 2010) esto dio como resultado mediante un análisis de reloj molecular que el ancestro común de las especies apenas este ubicado entre 110,000 y 150,000 años atrás. Además de existir la posibilidad de que la coalescencia de las especies sea fuerte (Dick *et al.*, 2004). Por lo que se decidió que este no fuera el único gen utilizado, sino también 2 genes nucleares, lo cual brinda más resolución en la información a la posición filogenética de las especies (Ramírez *et al.*, 2010). El hecho de tener las secuencias de los organismos que con taxonomía alfa se han identificado abona al conocimiento de la taxonomía molecular, asignando una identidad y dando la posibilidad de la identificación de organismos a personas que no tengan la experiencia taxonómica necesaria.

## 7. CONCLUSIONES

Se identificaron un total de 22 especies de abejas, 21 de ellas corbiculadas nativas en las dos temporadas muestreadas: once especies pertenecen al grupo de euglossinos, diez especies de meliponinos, y una de Apini.

De 911 individuos capturados mediante esencias el 49% y el 27% representó exclusivamente a *Euglossa dilemma* y *Eulaema polychroma*, siendo las especies más abundantes en las zonas muestreadas.

El grupo de los euglossinos es atraído de manera preferencial por las esencias eucalipto y eugenol.

Las especies *Trigona fulviventris*, *Trigona fuscipennis*, *Euglossa dilemma* y *Eulaema polychroma*, juegan un papel fundamental en la polinización de la región pues las cuatro especies representan el 68.5 % de la biodiversidad total de abejas nativas corbiculadas.

## 8. LITERATURA CITADA

- Alexander, B.A., Michener, C.D., 1995. Phylogenetic studies of the families of short-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). *Univ. Kansas Sci. Bull.* 55, 377–424.  
<https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2016.05.018>
- Armstrong, K.F., Ball, S.L., 2005. DNA barcodes for biosecurity: invasive species identification. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 360, 1813–1823.  
<https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1713>
- Ayala, R., 2017. La situación del conocimiento de las abejas de Mesoamérica ( Hymenoptera : Apoidea ), in: *Memorias X Congreso Mesoamericano Sobre Abejas Nativas*.
- Ayala, R., 1999. Revision de las abejas sin aguijon de México (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *Folia Entomol. Mex* 106, 1–123. <https://doi.org/10.1002/mds.25139>
- Ayala, R., 1992. Revisión de las abejas sin aguijón de México (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ayala, R., 1988. Abejas silvestres (hymenoptera: apoidea) de Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomol. Mex* 395–493.
- Ayala, R., Griswold, T.L., Bullock, S.H., 1998. Las abejas nativas de México, in: *Diversidad Biológica de México: Origenes y Distribución*. Universidad Nacional Autonoma de México, México, D. F.
- Ayala, R., Griswold, T.L., Yanega, D., 1996. Apoidea (Hymenoptera), in: Llorente-Bousquets, J., García-Aldrete, A.N., González Soriano, E. (Eds.), *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia Una Síntesis de Su Conocimiento*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, México D.F., pp. 423–464.
- Balboa Aguilar, C.C., 2010. Diversidad de abejas (Hymenoptera: Apoidea) de la Reserva de la Biosfera “La Sepultura” Chiapas, México. *El Col. la Front. Sur. El Colegio de la Frontera Sur*. <https://doi.org/10.1167/iov.09-5050>
- Barrera, A., 1955. Ensayo sobre el desarrollo histórico de la entomología en México. *Rev. Soc. Mex. Ent.* 1, 23–38.
- Batra, S.W.T., 1984. Abejas solitarias. *Investig. Cienc.* 91, 78–86.

- Bickford, D., Lohman, D.J., Sodhi, N.S., Ng, P.K.L., Meier, R., Winker, K., Ingram, K.K., Das, I., 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends Ecol. Evol.* 22, 148–155. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.11.004>
- Bonilla, M.A., 2012. La polinización como servicioecosistémico., in: Nates-Parra, G. (Ed.), *Iniciativa Colombiana de Polinizadores. Capítulo Abejas*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- Cairns, C.E., Villanueva-Gutiérrez, R., Koptur, S., Bray, D.B., 2005. Bee populations, forest disturbance, and Africanization in Mexico. *Biotropica* 37, 686–692. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00087.x>
- Carabias-Lillo, J., Provencio, E., De la Maza-Elvira, J., Rodríguez-de la Gala Méndez, J.B., 1999. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Calakmul, México. *Inst. Nac. Ecol.*
- Cauich, O., Quezada-euán, J.J.G., Macias-macias, J.O., Reyes-oregel, V., Medina-peralta, S., Parra-tabla, V., 2004. Behavior and Pollination Efficiency of *Nannotrigona perilampoides* (Hymenoptera: Meliponini) on Greenhouse Tomatoes (*Lycopersicon esculentum*) in Subtropical México. *J. Econ. Entomol.* 97, 475–481. <https://doi.org/10.1603/0022-0493-97.2.475>
- Cockerell, T.D.A., 1899. Catálogo de las abejas de México. Biblioteca Agrícola de la Secretaría de Fomento, México.
- Cocom Pech, M.E., May-Itzá, W.D.J., Medina Medina, L.A., Quezada-Euán, J.J.G., 2008. Sociality in *Euglossa (Euglossa) viridissima* Friese (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). *Insectes Soc.* 55, 428–433. <https://doi.org/10.1007/s00040-008-1023-4>
- Comisión Nacional del Agua, 1997. Resúmen Anual de Datos Climatológicos. Gerencia Estatal Campeche, Campeche.
- Crisci, J., 1994. La especie: realidad y conceptos. *Taxon. biológica* 53–64.
- Cruz Landim, C., 1967. Estudo comparativo de algumas glândulas das abelhas (Hymenoptera, Apoidea) e respectivas implicações evolutivas. *Arq. Zool.* 15, 177–290.
- Danforth, B.N., Fang, J., Sipes, S., 2006. Analysis of family-level relationships in bees (Hymenoptera: Apiformes) using 28S and two previously unexplored nuclear

- genes: CAD and RNA polymerase II. *Mol. Phylogenet. Evol.* 39, 358–372.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.09.022>
- Dawkins, R., 2010. *Evolución: El mayor espectáculo sobre la Tierra*. Espasa, Reino Unido.
- De Araujo Freitas, C., 2017. Especies de abejas sin aguijón en áreas urbanas de Yucatán . Parte I: nidos con entradas visibles. *Desde el Herb. CICY 9*, 164–169.
- Dick, C.W., Roubik, D.W., Gruber, K.F., Bermingham, E., 2004. Long-distance gene flow and cross-Andean dispersal of lowland rainforest bees (Apidae: Euglossini) revealed by comparative mitochondrial DNA phylogeography. *Mol. Ecol.* 13, 3775–3785. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02374.x>
- Dodson, C.H., Dressler, R.L., Hills, H.G., Adams, R.M., Williams, N.H., 1969. Biologically active compounds in orchid fragrances. *Science (80- )*. 164, 1243–1249. <https://doi.org/10.1126/science.164.3885.1243>
- Dowell, F.E., Throne, J.E., Wang, D., Baker, J.E., 1999. Identifying stored-grain insects using near-infrared spectroscopy. *J. Econ. Entomol.* 92, 165–169. <https://doi.org/10.1093/jee/92.1.165>
- Dressler, R.L., 1978. An infrageneric classification of Euglossa, with notes on some features of special taxonomic importance (Hymenoptera; Apidae). *Rev. Biol. Trop* 26, 187–198.
- Eltz, T., Fritsch, F., Pech, J.R., Zimmermann, Y., Ramírez, S.R., Quezada-Euan, J.J.G., Bembé, B., 2011. Characterization of the orchid bee *Euglossa viridissima* (Apidae: Euglossini) and a novel cryptic sibling species, by morphological, chemical, and genetic characters. *Zool. J. Linn. Soc.* 163, 1064–1076. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2011.00740.x>
- Erwin, T.L., 1982. Tropical forests: their richness in coleoptera and other arthropod species. *Coleopt. Bull.* 36, 74–75.
- Estrada de León, C.M., 1992. *Abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) de La sierra del Tigre, Jalisco*. Universidad de Guadalajara.
- FAO, 2014. *Principios y avances sobre polinización como servicio ambiental para la agricultura sostenible en países de Latinoamérica y el Caribe*. Santiago, Chile.
- Fernández, F., 2003. *Introducción a las hormigas de la región neotropical*, Instituto de

- investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt. Instituto de investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt, Bogotá, Colombia. <https://doi.org/958-8151-23-6>
- Flores, J.S., Espejel, L., 1994. Tipos de vegetación en la península de Yucatán. *Etnoflora yucatanense* 22–30.
- Françoso, E., Arias, M.C., 2013. Cytochrome c oxidase I primers for corbiculate bees: DNA barcode and mini-barcode. *Mol. Ecol. Resour.* 13, 844–850. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12135>
- Gauld, I., Bolton, B., 1998. *The Hymenoptera*. Oxford University Press, Great Britain.
- Godínez-García, L.M., Hinojosa-Díaz, I.A., Yañez-Ordoñez, O., 2004. Melitofauna (Insecta: Hymenoptera) de algunos bosques mesófilos de montaña, in: Morrone -J.J.; Luna, I.; Espinosa, D. (Ed.), *Biodiversidad de La Sierra Madre Oriental*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., pp. 321–337. <https://doi.org/10.1245/s10434-011-1656-9>
- Godínez, L.M., 1997. Melitofauna de algunos bosques mesófilos de montaña de la Sierra Madre Oriental. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Godínez, L.M., 1991. Algunos aspectos de la Fenología de las abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) de San Gregorio, Guanajuato. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gonzalez A., J., 1984. Acerca de la regionalización de la nomenclatura de las abejas sin aguijón en Yucatán. *Rev. Geogr. Agric.* 5, 190–193.
- Goulet, H., Huber, J.T., 1993. *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*, Agricultur. ed. 1993, Ottawa, Ontario.
- Goulson, D., 2010. *Bumblebees: behaviour, ecology, and conservation.*, Second edition. Oxford University Press, New York.
- Grimaldi, D., Engel, M.S., 2005. *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press, Cambridge. [https://doi.org/10.2980/1195-6860\(2006\)13\[290:EOTI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2980/1195-6860(2006)13[290:EOTI]2.0.CO;2)
- Guevara-Chumacero, L., Sainoz Aguirre, A., 2014. Especies crípticas: Diferentes especies con una misma forma. *Cienc. Desarro.* Marzo-Abri.
- Halffter, G., 2006. Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central, in: Morrone, J.J., Llorente-Bousquets, J. (Eds.), *Componentes Bióticos*

- Principales de La Entomofauna Mexicana. Vol. I y Vol. II. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Halffter, G., 1978. Un nuevo patrón de dispersión en la zona de transición mexicana: el Mesoamericano de Montaña. *Folia Entomol. Mex* 291–226.
- Halffter, G., 1976. Distribución de los insectos en la zona de transición mexicana. Relaciones con la fauna de Norte América. *Folia Entomol. Mex* 1–64.
- Halffter, G., 1964. La entomofauna americana, ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entomol. Mex* 1–108.
- Hammond, P.M., 1992. Species inventory, in: *Global Biodiversity: Status of the Earth's Living Resources*. World Conservation Monitor Centre, Chapman and Hall, Londres, pp. 17–39. <https://doi.org/10.1088/1751-8113/44/8/085201>
- Hebert, P.D.N., Cywinska, A., Ball, S.L., DeWaard, J.R., 2003a. Biological identification through DNA barcodes. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 270, 313–321. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2218>
- Hebert, P.D.N., Penton, E.H., Burns, J.M., Janzen, D.H., Hallwachs, W., 2004. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. *PNAS* 101, 14812–14817. <https://doi.org/10.1073/pnas.0406166101>
- Hebert, P.D.N., Ratnasingham, S., DeWaard, J.R., 2003b. Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 270. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0025>
- Hey, J., 2001. *Genes, categories, and species: the evolutionary and cognitive causes of the species problem*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Hines, H.M., Cameron, S.A., Williams, P.H., 2006. Molecular phylogeny of the bumble bee subgenus *Pyrobombus* (Hymenoptera : Apidae : *Bombus*) with insights into gene utility for lower-level analysis. *Invertebr. Syst.* 20, 289–303. <https://doi.org/10.1071/IS05028>
- Hinojosa-Díaz, I., 1996. Estudio Faunístico de las abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) del Pedregal de San Ángel, D. F. Universidad Nacional Autónoma de México.

- INEGI, 1996. Anuario Estadístico del Estado de Campeche. INEGI, Gobierno del estado de Campeche, Aguascalientes, Aguascalientes.
- Kawakita, A., Ascher, J.S., Sota, T., Kato, M., Roubik, D.W., 2008. Phylogenetic analysis of the corbiculate bee tribes based on 12 nuclear protein-coding genes (Hymenoptera: Apoidea: Apidae)\*. *Apidologie* 39, 163–175.  
<https://doi.org/10.1051/apido:2007046>
- Kerr, K.C.R., Stoeckle, M.Y., Dove, C.J., Weigt, L.A., Francis, C.M., Hebert, P.D.N., 2017. Comprehensive DNA barcode coverage of North American birds. *Mol. Ecol. Notes* 7, 535–543. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01670.x>
- Klatt, B.K., Holzschuh, A., Westphal, C., Clough, Y., Smit, I., Pawelzik, E., 2013. Pollination boosts crop quality, shelf life and overall commercial value. *Proc. R. Soc. B* 281, 20132440. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2440>
- Lan-Yu, L., 2010. Microstructural characters of Lyctinae and Dinoderinae (Coleoptera: Bostrichidae). *Psyche (Stuttg)*. 2010. <https://doi.org/10.1155/2010/607568>
- Lanteri, A.A., Confalonieri, V.A., 2003. Filogeografía: objetivos, métodos y ejemplos, in: Llorente Bousquets, J., J., M.J. (Eds.), *Una Perspectiva Latinoamericana de La Biogeografía*. Facultad de ciencias, UNAM, México, pp. 185–193.  
<https://doi.org/10.1007/s12640-015-9542-z>
- LaSalle, J., Gauld, I.D., 1993. Hymenoptera: their diversity and their impact on the diversity of other organisms, in: LaSalle, J., Gauld, I.D. (Eds.), *Hymenoptera and Biodiversity*. CABI, United Kingdom, pp. 1–26.
- Lin, C.P., Danforth, B.N., 2004. How do insect nuclear and mitochondrial gene substitution patterns differ? Insights from Bayesian analyses of combined datasets. *Mol. Phylogenet. Evol.* 30, 686–702. [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(03\)00241-0](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(03)00241-0)
- Llorente-Bousquets, J., Ocegueda, S., 2008. Estado del conocimiento de la biota, in: *Capital Natural de México: Conocimiento Actual de La Biodiversidad*. Conabio. pp. 283–322. <https://doi.org/10.1016/j.quageo.2012.10.005>
- Losey, J.E., Vaughan, M., 2006. The economic value of ecosystem services provided by insects 56, 311–323. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[311:TEVOES\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[311:TEVOES]2.0.CO;2)

- Macias-Macias, O., Chuc, J., Ancona-Xiu, P., Cauich, O., Quezada-Euán, J.J.G., 2009. Contribution of native bees and Africanized honey bees (Hymenoptera: Apoidea) to Solanaceae crop pollination in tropical México. *J. Appl. Entomol.* 133, 456–465. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2009.01399.x>
- Martínez, E., Galindo Leal, C., 2002. La vegetación de Calakmul, Campeche, México: clasificación, descripción y distribución *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. *Boletín la Soc. Botánica México* 71, 7–32.
- Mattson Jr., W.J., 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11, 119–161. <https://doi.org/10.2307/2096905>
- Mayer, C., Adler, L., Armbruster, S., Dafni, A., Eardley, C., Huang, S.-Q., Kevan, P.G., Ollerton, J., Packer, L., Ssymank, A., Stout, J.C., Potts, S.G., 2011. Pollination ecology in the 21st century: key questions for future research. *J. Pollinat. Ecol.* 3, 8–23.
- Mcgregor, S., 1976. Insect pollination of cultivated crop plants. *Agriculture Handbook*, U. S. D. A.
- Meléndez-Ramírez, V., Ayala, R., Delfín-González, H., 2016. Temporal variation in native bee diversity in the tropical sub-deciduous forest of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Trop. Conserv. Sci.* 9, 718–734. <https://doi.org/10.1177/194008291600900210>
- Meléndez-Ramírez, V., Magana-Rueda, S., Parra-Tabla, V., Ayala, R., Navarro, J., 2002. Diversity of native bee visitors of cucurbit crops (cucurbitaceae) in Yucatán, México. *J. Insect Conserv.* 6, 135–147. <https://doi.org/10.1023/A:1023219920798>
- Michener, C.D., 2007. *The bees of the world*, Second ed. ed, American Scientist. <https://doi.org/10.1016/j.micromeso.2015.08.035>
- Michener, C.D., 1944. Comparative External Morphology, Phylogeny, and a Classification of the Bees (Hymenoptera). *Bull. Am. Museum Nat. Hist.* 82, 1–326. <https://doi.org/10.1109/AICT-ICIW.2006.40>
- Michener, C.D., McGinley, R.J., Danforth, B.N., 1994. *The bee genera of North and Central America*. Smithsonian Institution Press, Washington and London.
- Miranda, F., Hernández-X., E., 1963. Los tipos de vegetación de México y su

- clasificación. Boletín la Soc. Botánica México 29–179.  
<https://doi.org/10.17129/botsoci.1084>
- Morrone, J., 2000. Sistemática, biogeografía, evolución. Los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio.
- Morrone, J.J., 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición 48, 149–162. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262004000200001>
- Nates-Parra, G., 2005. Abejas silvestres y polinización. Manejo Integr. Plagas y Agroecol. (Costa Rica) 7–20.
- Pfenninger, M., Schwenk, K., 2007. Cryptic animal species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions. BMC Evol. Biol. 7, 1–6.  
<https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-121>
- Pinilla-Gallego, M.S., Ospina-Torres, R., Cure, J., 2016. Bombus, los abejorros de páramo, in: Nates-Parra, G. (Ed.), Iniciativa Colombiana de Polinizadores. Capítulo Abejas. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- Pinkus-Rendon, M.A., Parra-tabla, V., 2005. Floral resource use and interactions between *Apis mellifera* and native bees in cucurbit crops in Yucatán, México. Entomol. Soc. Canada 137, 441–449.
- Pitts-Singer, T.L., Cane, J.H., 2011. The Alfalfa Leafcutting Bee, *Megachile rotundata*: The World's Most Intensively Managed Solitary Bee. Annu. Rev. Entomol. 56, 221–237. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120709-144836>
- Porter Bolland, L., 2003. La apicultura y el paisaje maya. Estudio sobre la fenología de floración de las especies melíferas y su relación con el ciclo apícola en La Montaña, Campeche, México. Mex. Stud. Mex. 19, 303–330.  
<https://doi.org/10.1002/ppap.200700118>
- Proctor, M., Yeo, P., Lack, A., 1996. The Natural History of Pollination. Book News, Inc., Portland, Or.
- Quezada-Euán, J.J.G., Paxton, R.J., Palmer, K.A., May-Itzá, W.D.J., Tay, W.T., Oldroyd, B.P., 2007. Morphological and molecular characters reveal differentiation in a Neotropical social bee, *Melipona beecheii* (Apidae: Meliponini)\*. Apidologie 38, 247–258. <https://doi.org/10.1051/apido:2007006>
- Raeder, U., Broda, P., 1985. Rapid preparation of DNA from filamentous fungi. Lett.

- Appl. Microbiol. 1, 17–20. <https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.1985.tb01479.x>
- Ramírez, S.R., Roubik, D.W., Skov, C., Pierce, N.E., 2010. Phylogeny , diversification and historical biogeography of euglossine orchid bees (Hymenoptera : Apidae). Biol. J. Linn. Soc. 552–572. <https://doi.org/10.1121/1.4826175>
- Reyes-Novelo, E., Meléndez-Ramírez, V., Ayala, R., Delfín-González, H., 2009a. Bee Faunas (Hymenoptera: Apoidea) of Six Natural Protected Areas in Yucatan, Mexico. Entomol. News 120, 530–544. <https://doi.org/10.3157/021.120.0510>
- Reyes-Novelo, E., Meléndez-Ramírez, V., Delfín-González, H., Ayala, R., 2009b. abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) como bioindicadores en el neotrópico. Trop. Subtrop. Agroecosystems 10, 1–13.
- Rico-Gray, V., García-Franco, J.G., Puch, A., Sima, P., 1988. Composition and structure of a tropical dry forest in Yucatán, México. Int. J. Ecol. Environ. Sci. 14, 21–19.
- Ricou, C., Schneller, C., Amiaud, B., Plantureux, S., Bockstaller, C., 2014. A vegetation-based indicator to assess the pollination value of field margin flora. Ecol. Indic. 45, 320–331. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.03.022>
- Roig-Alsina, A., Michener, C.D., 1993. Studies of the phylogeny and classification of long-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea) 55, 124–162. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2016.05.018>
- Rosado G., M.A., Ornos, C., 2013. Polinizadores y biodiversidad. Apolo, observatorio de agentes polinizadores.
- Roubik, D.W., 1989. Ecology and Natural History of Tropical Bees. Cambridge University Press, Cambridge.
- Roubik, D.W., Colli-Ucan, W., Villanueva-Gutiérrez, R., 2011. Abejas sociales, solitarias y parásitas, in: Brandão, R.F., Cancellato, E.M., Yamamoto, C.I., Scott-santos, C. (Eds.), Riqueza Biológica de Quintana Roo Un Análisis Para Su Conservación Tomo II. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Gobierno del Estado de Quintana Roo y Programa de Pequeñas Donaciones (PPD), pp. 205–211. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511758874>
- Roubik, D.W., Hanson, P.E., 2004. Abejas de las orquídeas de la América tropical

- Biología y guía de campo, INBio. ed. Santo Domingo, Costa Rica.
- Roubik, D.W., Villanueva-Gutiérrez, R., 2009. Invasive Africanized honey bee impact on native solitary bees: a pollen resource and trap nest analysis. *Biol. J. Linn. Soc.* 98, 152–160.
- Roubik, D.W., Villanueva-Gutiérrez, R., Cabrera, E.F., Colli-Ucán, W., 1991. Abejas nativas de la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, México, in: Navarro, L.D., G., R. (Eds.), *Diversidad Biológica En La Reserva de La Biósfera de Sian Ka'an*. Quintana Roo, México, pp. 317–318.
- Rugman-Jones, P.F., Morse, J.G., Stouthamer, R., 2009. Rapid Molecular Identification of Armored Scale Insects (Hemiptera: Diaspididae) on Mexican 'Hass' Avocado. *J. Econ. Entomol.* 102, 1948–1953.  
<https://doi.org/10.1603/029.102.0527>
- Rzedowski, J., 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mex.* 3–21.
- Rzedowski, J., 1978. Vegetación de México. <https://doi.org/10.2307/1219727>
- Sáez, A.G., 2009. Genes y especies. *Ecosistemas* 18, 3–9.  
<https://doi.org/10.7818/RE.2014.18-1.00>
- Sáez, A.G., Probert, I., Geisen, M., Quinn, P., Young, J.R., Medlin, L.K., 2003. Molecular evidence of cryptic speciation in planktonic foraminifers and their relation to oceanic provinces. *PNAS* 96, 2864–2868.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.96.6.2864>
- Thien, L.B., Bradburn, A.S., Welden, A.L., Tulane, U., 1982. The woody vegetation of dzibilchaltun, a Maya archaeological site in northwest Yucatán, México, Middle American Research Institute. Middle American Research Institute, Tulane University, New Orleans.
- Viejo Montesinos, J.L., Ornos Gallego, C., 1997. Los insectos polinizadores: una aproximación antropocéntrica. *Bol. la Soc. Entomológica Aragon.* 71–74.
- Vilhena, A.M.G.F., Rabelo, L.S., Bastos, E.M.A.F., Augusto, S.C., 2012. Acerola pollinators in the savanna of Central Brazil: Temporal variations in oil-collecting bee richness and a mutualistic network. *Apidologie* 43, 51–62.  
<https://doi.org/10.1007/s13592-011-0081-1>

- Villanueva-Gutiérrez, R., Roubik, D.W., 2004. Why are African honey bee and not European bees invasive? Pollen diet diversity in community experiments. *Apidologie* 35, 481–491. <https://doi.org/10.1051/apido:2004041>
- Wendt, T., 1993. Composition, floristic affinities, and origins of the canopy tree flora of the Mexican Atlantic slope rain forests. *Unkn. J.* 595–680.
- Whigham, D.F., Towle, P.Z., Cano, E.C., O'Neill, J., Ley, E., 1990. The effect of annual variation in precipitation on growth and litter production in a tropical dry forest in the Yucatan of Mexico. *Trop. Ecol.* 31, 23–34.
- White, D.A., Darwin, S.P., 1995. Woody vegetation of tropical lowland deciduous forests and Mayan ruins in the north-central Yucatan peninsula, Mexico. *Tulane Stud. Zool. Bot.* 30, 1–25.
- Yañez-Ordóñez, O., 2001. Avispas y abejas sociales (Hymenoptera: Vespoidea; Apoidea) de cinco zonas de Campeche, México. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Yañez-Ordóñez, O., Hinojosa-Díaz, I., 2004. La Colección Himenopterológica (Insecta) Del Museo De Zoología " Alfonso L. Herrera " De La Facultad De Ciencias, Unam, México. *Acta Zoológica Mex.* 20, 167–197.
- Yañez Ordoñez, O., Trujano Ortega, M., Llorente Bousquets, J., 2008. Patrones de distribución de las especies de la tribu meliponini hymenoptera apoidea en México. *Interciencia* 33, 41–45.
- Zimmermann, Y., Roubik, D.W., Eltz, T., 2006. Species-specific attraction to pheromonal analogues in orchid bees. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 60, 833–843. <https://doi.org/10.1007/s00265-006-0227-8>