

UNIVERSIDAD DEL VALLE DE GUATEMALA

Facultad de Ciencias y Humanidades



Descripción taxonómica, distribución, fenología y ecología de
las abejas de orquídeas (Hymenoptera: Apinae: Euglossini) en
Guatemala

Trabajo de investigación presentado

por Ana Cristina Garcia Cordon

para optar al grado académico de Licenciada en Biología

Guatemala,

2023

UNIVERSIDAD DEL VALLE DE GUATEMALA

Facultad de Ciencias y Humanidades



Descripción taxonómica, distribución, fenología y ecología de
las abejas de orquídeas (Hymenoptera: Apinae: Euglossini) en
Guatemala

Trabajo de investigación presentado

por Ana Cristina Garcia Cordon

para optar al grado académico de Licenciada en Biología

Guatemala,

2023

Vó. Bo.

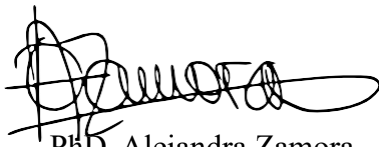


M. Sc. José Monzón Sierra

Tribunal examinador:



M. Sc. José Monzón Sierra



PhD. Alejandra Zamora



M. Sc. Gabriela Alfaro

Fecha de aprobación del examen de graduación:

Guatemala, 28 de noviembre de 2023

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a todas las personas que me acompañaron desde el comienzo de esta investigación en julio 2021. Para comenzar, a mis asesores que me apoyaron en todo el proceso de campo y laboratorio. A José Monzón, por permitirme formar parte del proyecto y confiar en mí desde el comienzo, y a Alejandra Zamora, por animarme y acompañarme en el laboratorio, además de responder todas mis dudas. A Silas Bossert, por su apoyo en la taxonomía, enseñarme lo bonitas que son las abejas y confiar en mi trabajo.

Luego, a las personas que permitieron que llevara a cabo la investigación, tanto en campo, como en laboratorio. A las reservas privadas, parques nacionales y fincas que autorizaron el ingreso a los sitios y la colecta de ejemplares. Especialmente a la Universidad del Valle de Guatemala, por tener a la disposición de sus alumnos la Reserva Refugio del Quetzal y su personal para realizar trabajos en campo. También a la finca Panamá, finca Samoc, finca Nacimiento las Cuevas, finca Patrocinio, finca Los Chicharros, reserva Orquígonia, reserva Heloderma, FUNDAECO y al complejo de hidroeléctricas Renace. Además, quiero extender un especial agradecimiento a Diana Winter y Francisco Archila por todo su apoyo para obtener información y abejas para esta investigación.

Al Laboratorio de Entomología Sistemática del Centro de Estudios Ambientales (CEAB), Jiichiro Yoshimoto, Gabriela Fuentes y Gabriela Alfaro, por su apoyo en mi investigación desde el comienzo, permitiéndome trabajar en la colección de artrópodos. Al Centro de Estudios Conservacionistas (CECON), Gabriela Armas y Natalia Escobedo, por permitirme el ingreso a la Colección de Abejas Nativas CECON-USAC, confiar en mis identificaciones y autorizar la revisión de sus especímenes. Además,

quiero agradecer a Richard Zack de la Universidad Estatal de Washington (WSU), por su apoyo y acceso a la información recopilada. Quiero agradecer también al Departamento de Biología UVG y Gabriela Alfaro por permitir el uso de laboratorios y apoyarme durante todo el proceso.

Además, a mis amigos que me acompañaron y ayudaron en todo el proceso, porque hacían los viajes y los días en el laboratorio, más entretenidos. A mis catedráticos, Miguel Morales, Daniel Ariano y Ana Hacoheh por siempre brindarme palabras de apoyo y motivación para continuar. A mis compañeros e instructores del Bee Course 2023, porque me motivaron a seguir investigando abejas y me demostraron que los entomólogos se la pasan bien, ustedes son mi primer círculo de amigos abejólogos.

Por último, a mis papás y familia, por todas las oportunidades y apoyo que me han dado desde pequeña. Porque son quienes me han acompañado y escuchado siempre que lo necesito. Y porque me acompañaron a coleccionar en algunas ocasiones, para que no estuviera sola en campo, aunque no saben nada sobre insectos.

CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	v
LISTA DE CUADROS	ix
LISTA DE FIGURAS	x
RESUMEN	xiii
ABSTRACT	xiv
I. INTRODUCCIÓN	1
II. ANTECEDENTES.....	3
A. Filo Arthropoda: Clase Insecta.....	3
B. Hymenoptera: Apoidea	3
C. Apidae: Euglossini	4
D. Estudios de abejas en Guatemala	9
E. Conservación de abejas.....	9
F. Servicios de polinización	10
G. Evolución de las familias de abejas y relaciones filogenéticas entre grupos	11
1. Filogenia superfamilia Apoidea	11
2. Relaciones filogenéticas tribu Euglossini	12
III. JUSTIFICACIÓN	14
IV. OBJETIVOS	16
H. Objetivo general.....	16
I. Objetivos específicos	16
V. MÉTODOS.....	17
A. Colecta de especímenes y sitios de muestreo.....	17
B. Revisión de colecciones biológicas.....	19

C.	Relaciones entre especies de flores y abejas de orquídeas	19
D.	Análisis químicos de distribución geográfica política, altitudinal, fenología y atrayentes químicos	20
E.	Modelos de distribución	20
F.	Clave para identificación de especies de abejas de orquídeas en Guatemala.....	21
G.	Extracción y cuantificación de ADN.....	21
H.	Amplificación región 18S.....	22
I.	Reconstrucción árbol filogenético.....	22
VI.	RESULTADOS	24
A.	Distribución geográfica de las abejas de orquídeas en Guatemala	25
B.	Modelos de distribución.....	32
C.	Distribución geográfica y altitudinal.....	35
D.	Atrayentes químicos y ecología	42
E.	Fenología.....	47
F.	Filogenia de la región 18S.....	50
VII.	DISCUSIÓN	53
A.	Listado de especies de la tribu Euglossini.....	53
B.	Distribución de las abejas de orquídeas en Guatemala	56
C.	Fenología.....	60
D.	Visitas de abejas de la tribu Euglossini a orquídeas.....	62
E.	Colecta con aceites esenciales.....	64
F.	Modelos de distribución.....	66
G.	Filogenia.....	67
VIII.	CONCLUSIONES	70
IX.	RECOMENDACIONES	71
X.	LITERATURA CITADA	74
XI.	ANEXOS.....	85

LISTA DE CUADROS

CUADRO 1. Información de cebador 18S	22
CUADRO 2. Distribución geográfica de las abejas de orquídeas por departamento en Guatemala	38
CUADRO 3. Distribución altitudinal de las abejas de orquídeas en Guatemala.....	41
CUADRO 4. Atrayentes utilizados para la colecta de abejas de orquídeas en Guatemala	43
CUADRO 5. Abejas de orquídeas colectadas visitando orquídeas en la Reserva Natural Privada Orquigonia, Alta Verapaz.....	43
CUADRO 6. Meses de colecta de las abejas de orquídeas en Guatemala.....	47
CUADRO 7. Horas de colecta de las abejas de orquídeas en Guatemala	49

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1. <i>Apis mellifera</i> , abeja melífera con patas traseras modificadas como corbícula	4
FIGURA 2. <i>Aglae caerulea</i>	5
FIGURA 3. <i>Eufriesea rugosa</i>	6
FIGURA 4. <i>Euglossa</i> sp.....	7
FIGURA 5. <i>Eulaema</i> sp. visitando flor de <i>Bauhinia</i> sp.....	8
FIGURA 6. <i>Exaerete smaragdina</i>	8
FIGURA 7. Reconstrucción filogenética de la superfamilia Apoidea,	11
FIGURA 8. Árbol filogenético de la tribu Euglossini	13
FIGURA 9. Sitios en donde se han colectado abejas de orquídeas en Guatemala	17
FIGURA 10. Método de colecta con cartones y aceites esenciales en transectos	18
FIGURA 11. Distribución geográfica de <i>Eufriesea</i> en Guatemala	26
FIGURA 12. Distribución geográfica de <i>Euglossa</i> (<i>Euglossa</i>) en Guatemala	27
FIGURA 13. Distribución geográfica de <i>Euglossa</i> (<i>Glossura</i>) en Guatemala	28
FIGURA 14. Distribución geográfica de <i>Euglossa</i> (<i>Dasystilbe</i>) y <i>Euglossa</i> (<i>Glossurella</i>)	29
FIGURA 15. Distribución geográfica de <i>Eulaema</i> en Guatemala	30
FIGURA 16. Distribución geográfica de <i>Exaerete</i> en Guatemala	31
FIGURA 17. Mapa de géneros de abejas de orquídeas en Guatemala	32
FIGURA 18. Modelo de distribución geográfica de <i>Eufriesea caerulescens</i>	33
Los colores en el mapa muestran la probabilidad de presencia de la especie; entre más oscuro el color (más cercano a uno), la probabilidad de que se encuentre en ese lugar es más alta. Entre más claro el color (más cerca a cero), la probabilidad de que se encuentre es menor).	33
FIGURA 19. Modelo de distribución geográfica de <i>Euglossa championi</i>	34

Los colores en el mapa muestran la probabilidad de presencia de la especie; entre más obscuro el color (más cercano a uno), la probabilidad de que se encuentre en ese lugar es más alta. Entre más claro el color (más cerca a cero), la probabilidad de que se encuentre es menor).....	34
FIGURA 20. Modelo de distribución geográfica de <i>E. dressleri</i>	35
Los colores en el mapa muestran la probabilidad de presencia de la especie; entre más obscuro el color (más cercano a uno), la probabilidad de que se encuentre en ese lugar es más alta. Entre más claro el color (más cerca a cero), la probabilidad de que se encuentre es menor).....	35
FIGURA 22. Árbol filogenético de distancia del gen 18S de las abejas corbiculadas	52
FIGURA 23. Tibia posterior <i>Exaerete</i> (A), <i>Euglossa</i> (B), <i>Eulaema</i> y <i>Eufriesea</i> (C).....	89
FIGURA 24. Velloosidades esternito II de <i>Euglossa</i> , lóbulos elevados (A), surcos diagonales (B)	92
FIGURA 25. Mandíbulas con tres (A, B) y dos (C) dientes de <i>Euglossa</i> , <i>E. dilemma</i> (A), <i>E. viridissima</i> (B, C)	92
FIGURA 26. Esternito V, <i>E. seabrai</i> (A), <i>E. meriana</i> (B)	93
FIGURA 27. Distancia entre la parte inferior del clípeo y el ojo, <i>E. meriana</i> (A), <i>E. seabrai</i> (B)	93
FIGURA 28. Hipermenón con protuberancia de <i>Exaerete</i>	94
FIGURA 29. Frente desde la vista lateral de <i>Exaerete</i> , <i>E. smaragdina</i> (A), <i>E. azteca</i> (B), <i>E. frontalis</i> (C).....	94
FIGURA 30. Penacho de tibia media <i>E. allosticta</i>	95
FIGURA 31. Penacho de tibia media <i>E. atroveneta</i>	95
FIGURA 32. Penacho de tibia media <i>E. championi</i>	95
FIGURA 33. Penacho de tibia media <i>E. cybelia</i>	96
FIGURA 34. Penacho de tibia media <i>E. dilemma</i>	96
FIGURA 35. Penacho de tibia media <i>E. dressleri</i>	96
FIGURA 36. Penacho de tibia media <i>E. hansonii</i>	97

FIGURA 37. Penacho de tibia media <i>E. hemichlora</i>	97
FIGURA 38. Penacho de tibia media <i>E. heterosticta</i>	97
FIGURA 39. Penacho de tibia media <i>E. ignita</i>	98
FIGURA 40. Penacho de tibia media <i>E. imperialis</i>	98
FIGURA 41. Penacho de tibia media <i>E. mixta</i>	98
FIGURA 42. Penacho de tibia media <i>E. obrima</i>	98
FIGURA 43. Penacho de tibia media <i>E. obtusa</i>	99
FIGURA 44. Penacho de tibia media <i>E. purpurea</i>	99
FIGURA 45. Penacho de tibia media <i>E. townsendi</i>	99
FIGURA 46. Penacho de tibia media <i>E. tridentata</i>	99
FIGURA 47. Penacho de tibia media <i>E. variabilis</i>	100
FIGURA 48. Penacho de tibia media <i>E. villosa</i> ,.....	100
FIGURA 49. Penacho de tibia media <i>E. viridissima</i>	100

RESUMEN

Las abejas de la tribu Euglossini son un grupo importante de polinizadores de orquídeas y otras flores en el Neotrópico. Se conocen como abejas de orquídeas debido al mutualismo desarrollado con orquídeas, pues colectan las esencias emitidas por las flores y las utilizan para el cortejo o defensa de nido. En Guatemala, la información se limita a estudios que presentan un listado preliminar de especies con información de colecta. Los objetivos de esta investigación fueron recopilar la información del grupo y generar una línea base para estudios de distribución, taxonomía, ecología, fenología y filogenia en Guatemala. Para esto, se realizaron colectas de ejemplares con atrayentes artificiales y en orquídeas; además de revisar colecciones de artrópodos. También se generaron modelos de distribución, si no se encontraron ejemplares de alguna especie reportada anteriormente. Por último, se realizó una reconstrucción filogenética de abejas corbiculadas utilizando nuevas secuencias de la región 18S del género *Euglossa*. Se actualizó el listado de 35 especies de la tribu Euglossini, incluyendo su distribución geográfica, altitudinal, atrayente artificial y fenología. Se determinó que Alta Verapaz, Izabal y Suchitepéquez son los departamentos con más especies del país. El eucalipto fue el aceite esencial que atrajo más especies, mientras que en flores de *Lycaste* se realizó el mayor número de colectas de abejas de orquídeas. Asimismo, la región 18S fue efectiva para separar las subfamilias de abejas corbiculadas, pero no para identificar especies de la tribu Euglossini.

ABSTRACT

Bees of the Euglossini tribe are important pollinators of orchids and other flowers in the Neotropics. They are known as orchid bees due to the mutualism developed with these flowers, as they collect the scents emitted by the flowers and use them for courtship or nest defense. For orchid bees in Guatemala, the information is limited, to a few studies that provide a preliminary list of species with distributional information. The objectives of this study were to gather information on the group and establish the baseline for studies on distribution, taxonomy, ecology, phenology and phylogeny in Guatemala. To achieve this, specimens were collected using artificial attractants and orchids, in addition to checking other arthropod collections. Distribution models were also generated, if specimens of a previously reported species, were not found. Finally, the phylogeny of corbiculate bees was reconstructed using new sequences from the 18S region of *Euglossa*. An updated list of 35 species of the Euglossini tribe is presented, including geographical distribution, elevation range, artificial attractant and phylogeny. It was determined that Alta Verapaz, Izabal and Suchitepéquez are the departments with the highest number of species in the country. Eucalyptus was the essential oil that attracted the most species, and the highest number of orchid bee samplings were made from the genus of orchids *Lycaste*. Finally, the 18S gene was successful in the phylogeny reconstruction of corbiculate bees, but not for identifying the females within the *Euglossa* genus.

I. INTRODUCCIÓN

En Guatemala la información disponible sobre abejas nativas es escasa y se limita a grupos como algunas especies de la subfamilia Meliponini, descripciones de nuevas especies y dos investigaciones sobre la tribu Euglossini. Las abejas de orquídeas (Apinae: Euglossini) son reconocidas como las polinizadoras de orquídeas en el Neotrópico. Este grupo de abejas recolecta esencias y componentes aromáticos volátiles que utilizan durante la selección sexual y defensa de su nido (Roubik & Hanson, 2004).

En Guatemala se reportan 35 especies distribuidas de la siguiente manera dentro de cuatro géneros: 8 *Eufriesea*, 20 *Euglossa*, 4 *Eulaema* y 3 *Exaerete* (García *et al.*, 2023). La información conocida sobre este grupo de polinizadores se limita a la distribución altitudinal y geográfica, registros de fenología y a atrayentes artificiales. Actualmente, se conoce la distribución de las abejas de orquídeas en 18 departamentos de Guatemala a lo largo del gradiente altitudinal, hasta los 2728 m, 8 aceites esenciales atrayente de abejas y fenología del grupo (García *et al.*, 2023).

El objetivo de esta investigación es actualizar el listado de especies de la tribu Euglossini y generar la línea base sobre el grupo, para futuras investigaciones. Se busca complementar la información ya conocida, con registros nuevos de distribución departamental y altitudinal, aceites esenciales atrayentes de especies y fenología. Dentro de la línea base también se tiene como objetivo incluir: mapas y modelos de distribución de las especies y la documentación de la relación abejas-orquídeas. Se busca también facilitar la identificación de las especies por métodos taxonómicos, generando así, una clave de identificación para las especies reportadas en Guatemala. Además, es la primera investigación en Guatemala que busca reconstruir la filogenia de las abejas corbiculadas con enfoque en la tribu Euglossini utilizando el gen 18S.

Para cumplir con los objetivos planteados se realizaron muestreos con aceites esenciales en varios departamentos de todo el país, desde julio 2021 hasta octubre 2023. Durante las

colectas, se documentó, adicional a la información tradicional, el aceite esencial y a la hora a la que fue capturado el ejemplar. La relación orquídea-abeja se documentó monitoreando orquídeas en floración dentro de la Reserva Natural Privada Orquigonia y colectando las abejas de la tribu Euglossini que las visitaban. Todos los ejemplares fueron ingresados a la Colección de Artrópodos del Laboratorio de Entomología Sistemática UVG. Asimismo, se revisaron las abejas de orquídeas depositadas en tres colecciones de insectos. Por último, la reconstrucción filogenética se realizó con la extracción y amplificación de la región 18S del género *Euglossa* e información disponible para abejas corbiculadas en la plataforma NCBI.

Se presenta un listado de 35 especies, como indicado por García *et al.* (2023), en Guatemala. Al listado se agregaron nuevos registros de los departamentos de Chiquimula y Sacatepéquez. Además, se estableció la relación entre 19 especies de orquídeas y 13 abejas. Entre ellas la relación de orquídeas del género *Lycaste* y la atracción de 5 especies de *Euglossa*. También se reporta la atracción de abejas de la tribu Euglossini a 10 atrayentes artificiales.

Se generaron 15 nuevas secuencias para el gen 18S de *Euglossa* en Guatemala, que estarán disponibles en NCBI. Se logró establecer las relaciones filogenéticas entre las 4 tribus de abejas corbiculadas, utilizando el gen 18S. Sin embargo, las politomías no permiten identificar las hembras de *Euglossa* secuenciadas, pues la diferenciación genética entre ellas es baja.

II. ANTECEDENTES

A. Filo Arthropoda: Clase Insecta

Los insectos representan el grupo más diverso de animales a nivel mundial y cumplen funciones indispensables para el equilibrio ecológico. Estos invertebrados contribuyen a los servicios ecosistémicos de polinización, formación del suelo, alimentación, entre otros. Se desconoce la cifra exacta de especies de insectos a nivel mundial, pues constantemente se describen nuevas especies. El funcionamiento de los ecosistemas depende en gran medida de la diversidad de insectos (Yoshimoto *et al.*, 2018; Hanson *et al.*, 2021; Mazed *et al.*, 2021)

B. Hymenoptera: Apoidea

Dentro del orden Hymenoptera se agrupan avispas, abejas y hormigas, debido a que cuentan con cuatro alas membranosas, un órgano ovipositor (en el caso de las hembras puede estar modificado como aguijón), y un aparato bucal masticador (en muchos casos adaptado para alimentarse de néctar) (Fig. 1). En el caso de algunos grupos, como las abejas meliponas, el aguijón para defenderse se ha perdido por razones evolutivas (Yoshimoto *et al.*, 2018; Hanson *et al.*, 2021). Se han descrito más de 20,000 especies de abejas a nivel mundial en la superfamilia Apoidea, que se distribuyen en siete familias. Muchas abejas han desarrollado estrategias mutualistas con plantas angiospermas y como resultando son polinizadores importantes (Michener, 2007; Almeida *et al.*, 2023).

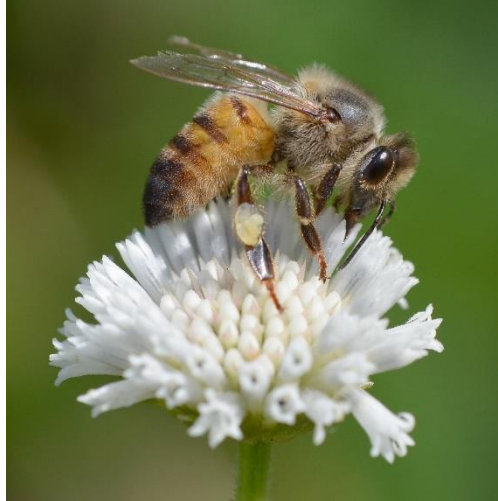


FIGURA 1. *Apis mellifera*, abeja melífera con patas traseras modificadas como corbícula (Fotografía: José Monzón)

C. Apidae: Euglossini

La tribu Euglossini es una de los cuatro grupos de abejas corbiculadas, junto a Apini (abejas melíferas), Bombini (abejorros) y Meliponini (abejas sin aguijón). Las abejas corbiculadas son aquellas que tienen modificada la tibia de la pata trasera. La característica de estos cuatro grupos es una ventaja durante la recolección y almacenamiento de polen (Roubik & Hanson, 2004; Porto & Almeida, 2021a). Los estudios realizados a la fecha indican que la tribu Euglossini fue el primer linaje en divergir, seguido de los Bombini, Meliponini y Apini. (Kawakita *et al.*, 2008; Bossert *et al.*, 2017)

El término “abejas de las orquídeas” proviene de la relación mutualista desarrollada entre muchas de estas abejas con la familia Orchidaceae. Esta relación se basa en la visita a las flores y la recolección de esencias y polinias. Los machos recolectan los compuestos aromáticos volátiles y los utilizan para atraer a las hembras durante el cortejo o para defender su territorio (Ramírez *et al.*, 2010). Sin embargo, las abejas de orquídeas también visitan otras angiospermas, como por ejemplo, de las familias Solanaceae, Araceae y Bromeliaceae (Ferreira *et al.*, 2016; Gerlach & Schill, 1991; Roubik & Hanson, 2004). Gracias a este mutualismo, la colecta de machos de la tribu Euglossini se realiza fácilmente colocando aceites esenciales para atraerlos. Sin embargo, debido a que las hembras no recolectan esencias de la misma manera, únicamente pueden ser colectadas al visitar flores (Roubik & Hanson, 2004).

La característica principal de los euglosinos es la lengua o probóscide verdadera, de esta proviene el nombre de la tribu. Además, se caracterizan por tener corbícula y en muchos casos colores metálicos (Roubik & Hanson, 2004; Nemésio, 2009). Actualmente, se conocen aproximadamente 250 especies y su distribución se limita al Neotrópico (Brito *et al.*, 2018; Viana *et al.*, 2021). En esta de la tribu, hay cinco géneros: *Eufriesea*, *Euglossa*, *Eulaema*, *Exaerete* y *Aglae* (Roubik & Hanson, 2004; Anjos-Silva *et al.*, 2006; Hanson *et al.*, 2021)

Su ecología es variable, pues algunas de las especies son parásitas interespecíficas de otras abejas de orquídeas y/o monofiléticas (Borrell, 2005). El género *Aglae* es monotípico, es decir, con solo una especie descrita, *A. caerulea* (Fig. 2). Esta es una especie cleptoparásitica y se encuentra en Sudamérica y parte de Panamá (Anjos-Silva *et al.*, 2006). Se conoce poco sobre su ecología, no obstante, se ha documentado un comportamiento parasítico con *Eulaema* (Roubik & Hanson, 2004; Michener, 2007).



FIGURA 2. *Aglae caerulea*
(Fotografía: Silas Bossert)

Eufriesea es un género de abejas medianas grandes y con más de 60 especies descritas. Suelen ser de entre 13 y 26 mm de largo, con cuerpo de color negro con café o amarillento y tonos azulados o verdosos con acentos metálicos en el mesosoma y la cara (Fig. 3). El metasoma lo tienen cubierto de pelos amarillos y/o anaranjados (Roubik & Hanson, 2004).



FIGURA 3. *Eufriesea rugosa*
(Fotografía: Silas Bossert)

Euglossa es el género con más especies de la tribu, aproximadamente 100 descritas (Ramírez *et al.*, 2010). Estas abejas suelen tener un tamaño pequeño que oscila entre 10-15 mm, tienen colores metálicos verdes, azules, morados, rojos o dorados (Fig. 4). Además, se caracterizan por tener penachos o almohadillas en las tibias media y alas membranosas claras (Roubik & Hanson, 2004). Para la identificación de este género es necesario tomar en cuenta la presencia o ausencia y la forma del penacho (Figs. 29-48) (Eltz *et al.*, 2011a).

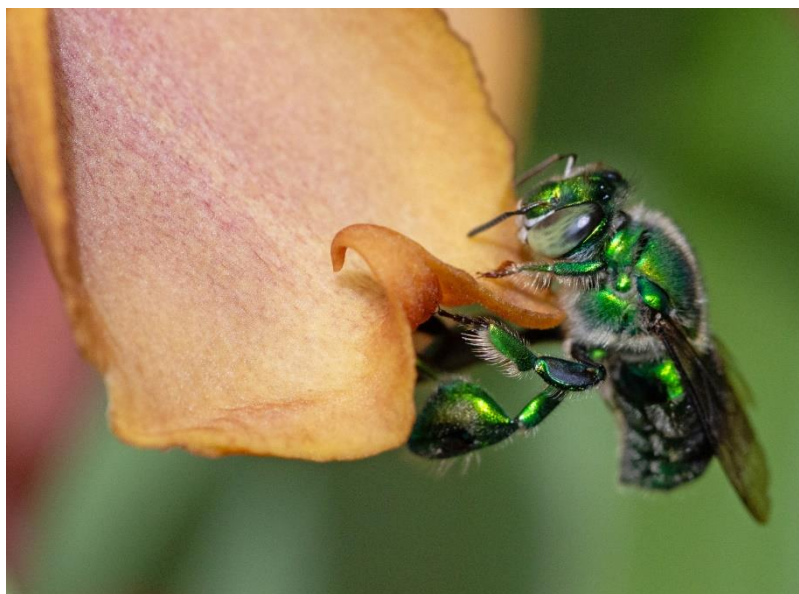


FIGURA 4. *Euglossa* sp.
(Fotografía: José Monzón Sierra)

Eulaema es un género con 16 especies descritas (Ramírez *et al.*, 2010). Son grandes, 18-28 mm, y de color negro con bandas amarillas, naranjas o cafés (Fig. 5). Suele confundirse con abejorros del género *Bombus* y otras abejas como *Xylocopa*, por su tamaño y bandas de pelos amarillos-anaranjados en el metasoma. Sin embargo, tienen la corbícula ancha característica de la tribu y colores metálicos bajo el pelo del metasoma y a veces en el mesosoma. Se parecen a *Eufriesea*, pero carecen de los tonos metálicos en la cara (Roubik & Hanson, 2004).



FIGURA 5. *Eulaema* sp. visitando flor de *Bauhinia* sp.
(Fotografía: José Monzón Sierra)

Exaerete cuenta con seis especies descritas, es el género con menor riqueza y son abejas grandes con longitudes entre 20-25 mm. Su cuerpo es completamente verde o azul metálico y las alas uniformemente negras (Fig. 6). Las larvas son cleptoparasitas, las hembras ponen huevos en nidos de otras abejas para que ellas las cuiden, incluso de otros euglosinos como *Eulaema* (Roubik & Hanson, 2004).



FIGURA 6. *Exaerete smaragdina*
(Fotografía: Silas Bossert)

D. Estudios de abejas en Guatemala

Se han reportado 357 especies de 97 géneros de abejas agrupadas en cinco familias: Colletidae, Andrenidae, Halictidae, Megachilidae y Apidae. La familia Apidae es la más diversa, con 227 especies, mientras que Andrenidae con únicamente 13 especies (Enríquez *et al.*, 2012). En Guatemala la información disponible sobre abejas es limitada. A lo largo de los años los esfuerzos de investigación científica en abejas se han enfocado en la tribu Meliponini y Bombini. Actualmente, ambos grupos son objeto de estudio con fines de conservación (Escobedo *et al.*, 2017).

También se han realizado nuevos registros de especies de otras familias de abejas para el país durante los últimos años. Balboa *et al.* (2017) registran tres nuevas especies de *Colletes* y Landaverde-González *et al.* (2023) presentan tres nuevos registros de *Lassioglossum*. Para la tribu Euglossini, se encuentra el trabajo de graduación de Armas (2009), que presenta el primer listado de euglosinos e incluye mapas de distribución potencial para algunas especies. Ella reporta el siguiente número de especies: *Exaerete* (2 especies), *Eulaema* (3), *Eufriesea* (6) y *Euglossa* (16). En 2012, Enríquez *et al.* actualiza el listado a 27 especies de la siguiente forma: *Exaerete* (2 especies), *Eulaema* (5), *Eufriesea* (7) y *Euglossa* (13).

E. Conservación de abejas

La deforestación, urbanización, el cambio climático, incluyendo cambios en la temperatura y los patrones de lluvia han alterado en los últimos años la distribución de especies, su *fitness*, fenología y dinámicas de comunidades (Hanson *et al.*, 2021; McCabe & Cobb, 2021). A nivel global ya se ha documentado el declive en poblaciones de insectos y abejas. Estas últimas tienen un estresor adicional, debido a sus relaciones abióticas y su dependencia de la floración. Para aplicar las estrategias de conservación correctas es necesario conocer las relaciones entre los polinizadores y las plantas (McCabe & Cobb, 2021). Las tácticas de conservación de polinizadores han sido enfocadas principalmente a poblaciones de *Apis mellifera*, meliponas y mariposas diurnas. Sin embargo, también se han realizado proyectos para la conservación de mamíferos y aves polinizadoras (Ollerton, 2017), pero las estrategias para otras abejas nativas, como la tribu Euglossini, son escasas.

En Guatemala, los esfuerzos de conservación se enfocan principalmente en bosques primarios a través de la creación de reservas naturales o el mejoramiento de estrategias agrícolas. Estos esfuerzos de conservación suelen enfocarse en vertebrados, como reptiles o mamíferos, sin tomar en cuenta la diversidad de invertebrados. A pesar de esto, existe un beneficio indirecto para los polinizadores. No obstante, muchos polinizadores nativos necesitan también de bosques secundarios para la obtención de alimento (Armas-Quiñonez *et al.*, 2020).

F. Servicios de polinización

El servicio de polinización es un proceso ecológico indispensable para la evolución, propagación y reproducción de las plantas. Se estima que tiene un valor monetario de más de \$190 mil millones de dólares (Cappellari *et al.*, 2023). Los gimnospermas, plantas sin flor, también requieren de este servicio, pero su mecanismo no surge como una estrategia mutualista que brinde alimento a vertebrados o invertebrados (Stephens *et al.*, 2015; Von Aderkas *et al.*, 2018; Hanson *et al.*, 2021). El resto de plantas no polinizadas por animales, depende de factores abióticos como agua, gravedad y viento (Stephens *et al.*, 2015).

Las abejas representan el linaje con mayor riqueza de especies de todos los animales polinizadores (Stephens *et al.*, 2015). Se ha propuesto que las abejas surgieron a partir de un grupo parafilético de Spheciformes (avispas apoides), pero desarrollaron estrategias de polinización y obtención de néctar y aceites florales (Michener, 2007). Al visitar las flores, las abejas de manera no intencional recogen, con estructuras especializadas, el polen de las anteras de la flor. Luego viajan a otra flor y con el polen de la anterior polinizan automáticamente a la segunda flor para la producción de un fruto (Hanson *et al.*, 2021). Algunas de sus estructuras especializadas son las corbículas anchas, escopas o las vellosidades en todo su cuerpo (Hanson *et al.*, 2021).

G. Evolución de las familias de abejas y relaciones filogenéticas entre grupos

1. Filogenia superfamilia Apoidea

Michener (1979) propuso que las abejas se originaron durante el Cretácico en el oeste de Gondwana. Su hipótesis se basó en la riqueza de especies de América y África y las características abióticas de los sitios. Sin tomar en cuenta la riqueza de angiospermas de los continentes. También propuso la evolución de las abejas a partir de las avispa solitarias, Sphecidae, y luego de la aparición de las angiospermas primitivas polinizadas por coleópteros.

A partir de esta hipótesis se han generado investigaciones para confirmar el origen de las abejas y reconstruir la filogenia entre grupos. Almeida *et al.* (2023) confirmaron la hipótesis propuesta por Michener (1979) y establecieron que las abejas colonizaron los continentes del norte a través de una compleja historia de vicarianza y dispersión durante el Cretácico (Fig. 7). Sin embargo, aún se debate la posición de la tribu Euglossini y las otras subfamilias de abejas corbiculadas dentro de Apidae (Cameron & Mardulyn, 2001; Almeida *et al.*, 2023).

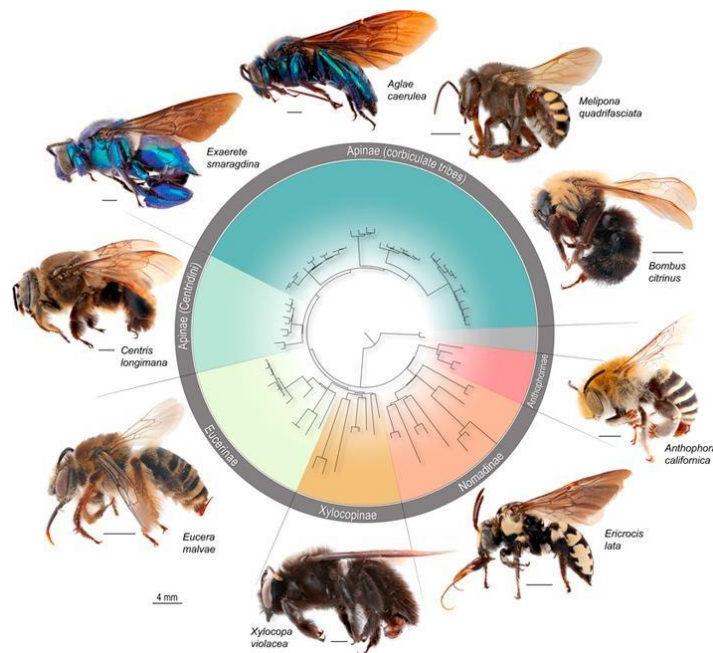


FIGURA 7. Reconstrucción filogenética de la superfamilia Apoidea, (Bossert *et al.*, 2019)

2. Relaciones filogenéticas tribu Euglossini

Las abejas de la tribu Euglossini son importantes polinizadoras de orquídeas, por lo que en los últimos años se ha prestado mayor atención a las relaciones filogenéticas del grupo. También se ha evaluado la variación intraespecífica para todos los géneros de la subfamilia, pues en algunos casos como *Eulaema meriana* se ha utilizado el color de integumento como un diferenciador entre subespecies. Sin embargo, a través de estos estudios, se ha determinado que esta no es una característica distintiva para la separación de especies (Ferrari & Melo, 2014; Sandoval-Arango *et al.*, 2023).

A partir de estudios moleculares, se ha determinado que la fragmentación de hábitat no tiene un efecto significativo sobre la diversidad genética de las poblaciones (Zimmermann *et al.*, 2011). Esto se debe a que algunas de las abejas, como *Euglossa*, pueden viajar hasta 20 kilómetros en busca de flores para polinizar o visitar por esencias. Su capacidad de vuelo las ayuda a su dispersión y a que exista conectividad y el flujo genético entre poblaciones (Roubik & Hanson, 2004; Zimmermann *et al.*, 2011).

Los estudios filogenéticos separan 5 géneros y 10 subgéneros dentro de la tribu Euglossini. *Euglossa* puede dividirse en los subgéneros *Euglossa*, *Glossura*, *Glossuropoda*, *Glossurella*, *Euglossella* y *Dasystilbe*; *Eulaema* se divide en *Apaeulaema* y *Eulaema*, *Exaerete* en *Dentata* y *Frontalis*, mientras que para *Eufriesea* aún no se han nombrado subgéneros (Ramírez *et al.*, 2010). Se presenta la reconstrucción filogenética de las abejas de orquídeas generado a partir de las regiones citocromo oxidasa 1, arginina quinasa y factores de elongación (Fig. 8) (Ramírez *et al.*, 2010).

Las hembras de la tribu Euglossini aún no han sido descritas taxonómicamente, por lo que la amplificación y secuenciación de diferentes regiones genéticas es el único método para su identificación hasta especie. Para ello se han utilizado aloenzimas y marcadores moleculares como 28S, 18S, 16S y CytB, que han demostrado ser efectivos en la identificación de especies (López-Uribe & Del Lama, 2007).

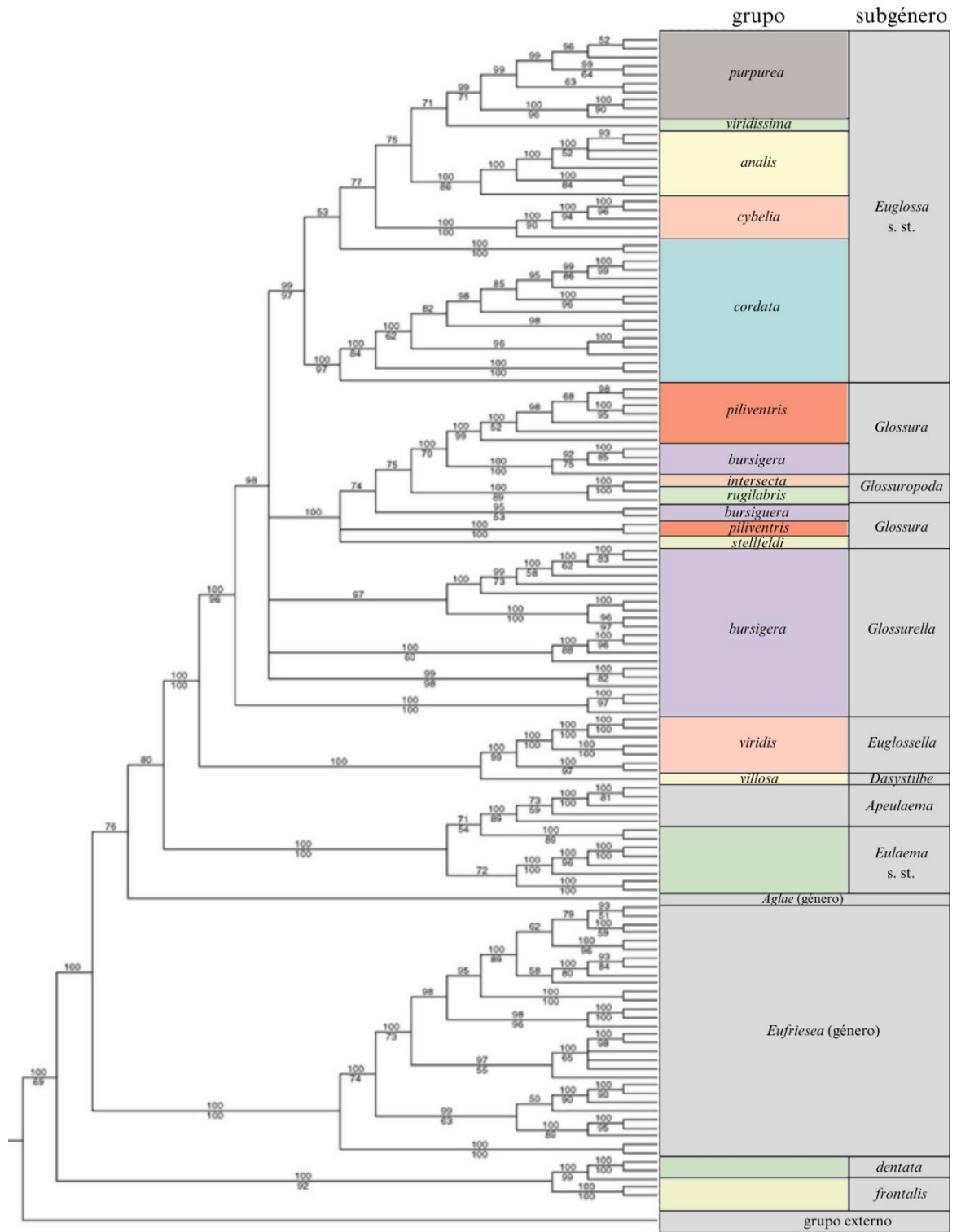


FIGURA 8. Árbol filogenético de la tribu Euglossini (modificado de Ramírez *et al.*, 2010)

III. JUSTIFICACIÓN

Guatemala es un país cuya economía depende de la agricultura y sus recursos naturales hasta en un 14% del producto interno bruto. En los últimos años, el crecimiento poblacional y la urbanización ha provocado la alteración del paisaje, produciendo el declive de las poblaciones de polinizadores. Se estima que alrededor de 70 de 115 de los cultivos que proveen el 90% de alimento en 146 países son polinizados por abejas, por lo que este servicio ecosistémico brindado por las abejas es indispensable para el desarrollo económico.

Los estudios para la conservación de dichos recursos y servicios ecosistémicos como la polinización son escasos. El Centro de Estudios Conservacionistas (CECON) ha generado investigación sobre algunos grupos específicos de polinizadores, como las abejas sin aguijón. Las estrategias generales de conservación implementadas en Guatemala se limitan a la protección de bosques, especies de vertebrados, orquídeas y restricciones de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES). Mientras que no se cuenta con estrategias de protección y conservación de abejas nativas en Guatemala.

Actualmente, se está generando más información sobre las abejas de orquídeas en el país, a través de colectas y análisis de visitas a flores, distribución geográfica y altitudinal. Se cuenta únicamente con un trabajo de graduación sobre las abejas de orquídeas realizado por Armas (2006) y un listado de especies en 2012 en el Volumen II del libro Biodiversidad de Guatemala. Estos listados de especies solo presentan especies las conocidas hasta el momento de su publicación y no cuentan con la información de distribución, fenología y forma de colecta. Sin embargo, para conocer su ecología e implementar estrategias de conservación adecuadas es necesario conocer mejor las especies presentes en Guatemala, su fenología y otros datos importantes.

Debido a esto es necesario desarrollar más investigación, incluyendo actualizar el listado de especies de abejas de orquídeas presentes en Guatemala, agregando especies descritas en los últimos años e información sobre su método de colecta y distribución. Además, se necesita aumentar la cantidad de muestreos en todos los departamentos del país para conocerlas mejor, identificar posibles nuevas especies, nuevos registros y generar información sobre su ecología.

Generar un listado de especies de abejas de orquídeas con su distribución, fenología y método de colecta brindaría la información base para establecer áreas importantes para la conservación de abejas nativas. Además, dar a conocer la información sobre su distribución al público facilitará la educación sobre abejas nativas en Guatemala. Asimismo, será la línea base de futuras investigaciones enfocadas en uno los géneros o especies de la tribu Euglossini para facilitar su colecta.

IV. OBJETIVOS

H. Objetivo general

Recopilar la información disponible sobre las abejas de la tribu Euglossini, incluyendo descripción taxonómica, distribución, fenología, ecología y métodos de colecta.

I. Objetivos específicos

Actualizar un listado de especies registradas en Guatemala de abejas de la tribu Euglossini

Registrar la distribución geográfica, altitudinal y fenología de las abejas de orquídeas de Guatemala

Documentar las relaciones entre especies de flores y abejas Euglossini de Guatemala

Identificar la relación entre los aceites esenciales atrayentes de abejas y las especies de abejas de orquídeas colectadas en Guatemala

Reconstruir las relaciones filogenéticas de las abejas corbiculadas utilizando la región 18S con enfoque en la tribu Euglossini

Generar una clave de identificación de machos de las abejas de orquídeas en Guatemala

V. MÉTODOS

A. Colecta de especímenes y sitios de muestreo

Se realizaron viajes para la colecta de abejas de orquídeas a distintos departamentos de Guatemala a partir de julio 2021 hasta octubre 2023. Los sitios de colecta se seleccionaron según disponibilidad, entre estos se encuentran reservas naturales públicas y privadas, fincas, parques nacionales y municipales y propiedades privadas que permitan el ingreso y la colecta (Fig. 9). Se visitaron 26 sitios a lo largo de 10 departamentos del país. Suchitepéquez y Alta Verapaz fueron los departamentos con más sitios de muestreo a lo largo de todo el país. El esfuerzo de muestreo se realizó a nivel nacional, por lo que no se tuvo ningún orden específico para las visitas. Un listado de sitios de colecta por departamentos se encuentra en la sección de anexos.

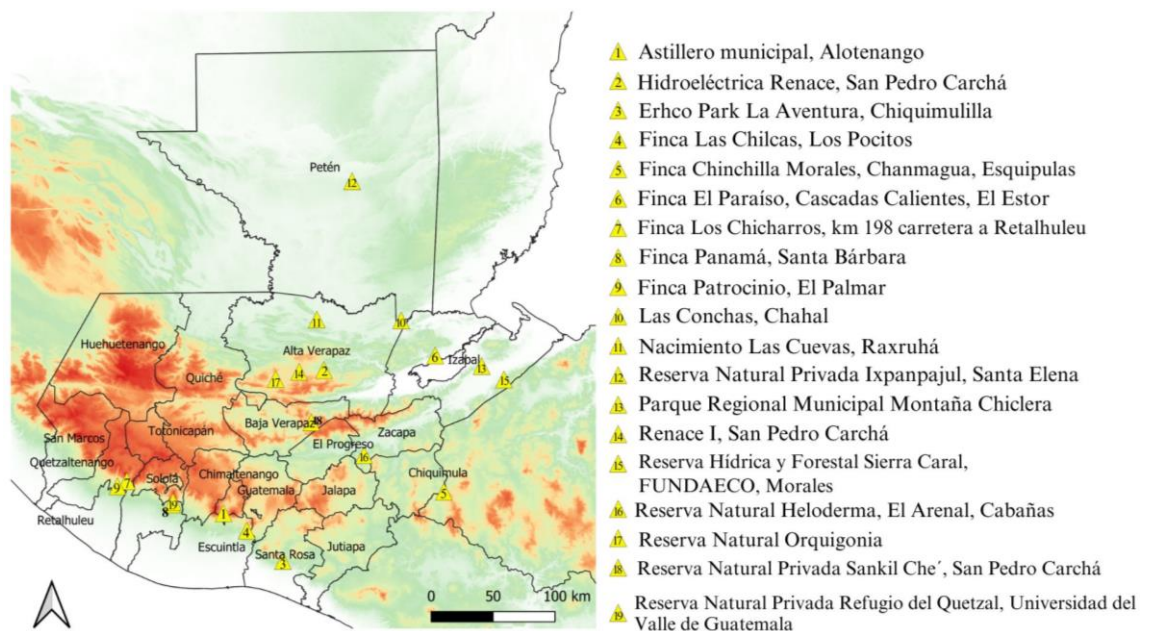


FIGURA 9. Sitios en donde se han colectado abejas de orquídeas en Guatemala

Para atraer a los individuos se colocó en el suelo un transecto de 8 cartones de 5 x 3 cm, cada uno con un aceite esencial (Fig. 10). Los aceites utilizados fueron: eucalipto, eugenol, escatol, salicilato de metilo, menta, vainilla, *Melaleuca alternifolia* y *M. quinquinervia*. Todos los aceites a utilizados son de origen comercial, por lo que no se requirió de un proceso de extracción de la esencia. En cada cartón se colocaron cinco gotas de aceite,

aunque en algunos casos se agregaron más a lo largo del día. Los cartones se colocaron a una distancia de tres metros entre cada uno. Dependiendo del sitio se realizó más de un transecto de manera simultánea y las trampas se colocaron de manera aleatoria en distintos puntos del sitio. Para cada abeja colectada se registró su localidad, coordenadas geográficas, altitud, fecha, químico atrayente y hora de captura.



FIGURA 10. Método de colecta con cartones y aceites esenciales en transectos

Los muestreos se realizaron durante el día y aleatoriamente desde las cinco de la mañana hasta las cinco de la tarde. Luego de colocar los cartones, se monitoreó los transectos continuamente y se colectaron los ejemplares atraídos. Estos fueron capturados con redes de mano entomológicas y colocados en cámaras de gas con cianuro. Cada ejemplar fue etiquetado según el lugar, aceite al cuál fue atraído y hora de captura. Los individuos fueron depositados en la Colección de Artrópodos de la Universidad del Valle de Guatemala. La investigación, colectas y exportación de insectos (cuando pertinente) se hicieron bajo la Licencia de Investigación extendida por el Consejo Nacional de Áreas Protegidas (CONAP) (Anexos 5-7).

B. Revisión de colecciones biológicas

Para la revisión de ejemplares de colecciones biológicas se utilizó la Colección de Artrópodos de la Universidad del Valle de Guatemala (UVG) en el laboratorio de Entomología Sistemática. También se hicieron consultas para obtener la información de la colección depositada en el Centro de Estudios Conservacionistas de la Universidad San Carlos de Guatemala (CECON-USAC). Además, se contaban con registros de la Colección Entomológica M. T. James de la Universidad Estatal de Washington (WSU). Todas las abejas de orquídeas de las colecciones fueron identificadas utilizando la guía de Roubik y Hanson (2004), y artículos disponibles para algunas especies, como la descripción de *Euglossa viridissima* por Eltz *et al.* (2011) y de *Euglossa obrima* por Hinojosa-Díaz y Melo (2011). También se utilizaron guías de identificación adicionales, como la clave para identificación de *Eufriesea* de Gonzalez *et al.* (2017) y de *Exaerete* por Kimsey (1979).

C. Relaciones entre especies de flores y abejas de orquídeas

Para recolectar la información sobre visitas de abejas de orquídeas a especies de flores, se realizaron observaciones de campo y colectas de ejemplares, por Diana Winter García de la Reserva natural privada Orquigonia, Cobán. También se utilizaron los datos recopilados por Francisco Carrillo en la Reserva Refugio del Quetzal de la Universidad del Valle en el volcán Atitlán. Se monitorearon orquídeas y otros grupos de flores, según disponibilidad en los sitios. Los especímenes fueron procesados y analizados de la misma forma que los machos atraídos a químicos y su información se presentó en los análisis de distribución geográfica política, altitudinal y fenología.

D. Análisis químicos de distribución geográfica política, altitudinal, fenología y atractivos químicos

Toda la información obtenida durante este trabajo fue ingresada en una hoja de Excel. Con esta información se elaboraron cuadros y gráficas para facilitar la comprensión de los datos y mapas de distribución con el programa QGIS. Las coordenadas geográficas de las localidades se utilizaron en formato UTM GWS84 y las altitudes en metros sobre el nivel del mar. Los mapas de distribución generados se separaron por género o subgénero. Los datos de altitud se presentaron en intervalos de 500 metros y la fenología en distribución mensual.

E. Modelos de distribución

Los modelos de distribución geográfica se generaron para las especies que no fueron colectadas durante los muestreos o encontradas en las colecciones biológicas visitadas, *Eufriesea caerulea*, *Euglossa championi* y *E. dressleri*. Para realizarlos se utilizó el programa de modelaje Wallace (Kass *et al.*, 2022), dentro del programa RStudio. Dentro de la aplicación, se utilizan los puntos georreferenciados para cada especie en la plataforma Sistema Global de Información sobre Biodiversidad (GBIF).

Para cada especie se utilizó un máximo 500 ocurrencias georreferenciadas en la región neotropical y las variables bioclimáticas de WorldClim. Se seleccionó el área de distribución y se eliminaron las ocurrencias con menos de 20 km entre ellas para evitar el sesgo espacial. Luego, se realizó una división espacial en 4 particiones para tener datos independientes y se realizó el modelo. Dentro de las funciones de Wallace se seleccionó *Maxnet*, las características L (lineal: temperatura + precipitación), Q (cuadrática: $\text{temperatura}^2 + \text{precipitación}^2$) y H (funciones lineales por partes) y no se tenía las variables categóricas. Además, se seleccionó la extrapolación restringida para limitar las predicciones del modelo.

Por último, al obtener una serie de modelos se seleccionó el óptimo con el criterio de información de Akaike (AIC). Se descargó la información del modelo en formato .tif. Para generar los mapas predictorios de distribución se utilizó el programa QGIS (Erharter et al., 2023).

F. Clave para identificación de especies de abejas de orquídeas en Guatemala

Para la elaboración de las claves de identificación de especies de euglosinos registrados en Guatemala se utilizaron como base las claves generadas por Roubik y Hanson (2004), la clave de *Eufriesea* de Gonzalez *et al.* (2017) y de *Exaerete* por Kimsey (1979). Esta se realizó tomando en cuenta caracteres morfológicos externos de las especies y las descripciones en la literatura. Se utilizaron los ejemplares depositados en la Colección de Artrópodos del Laboratorio de Entomología Sistemática de UVG y la Colección de Abejas Nativas de CECON.

G. Extracción y cuantificación de ADN

Para el análisis filogenético se utilizaron 15 abejas, 6 machos y 9 hembras. Las hembras se colectaron en flores de *Starchytarpheta* y Araceae, mientras que los machos fueron atraídos con esencia de árbol de té (*Melaleuca alternifolia*). Todos los individuos fueron colectados en Suchitepéquez durante agosto y septiembre de 2023 y se almacenaron en etanol absoluto a -4°C. Se disectó la pata trasera de los ejemplares y se maceró en nitrógeno líquido en tubos de 1.5ml.

La extracción de material genético fue realizada con el kit comercial DNeasy Blood & Tissue Kit (Qiagen). Siguiendo las instrucciones del kit con las siguientes modificaciones. Para la fase de lisis, el tejido se mantuvo 24 horas a 56° C y se eluyó solamente 100 µL de ADN. La cuantificación del ADN fue realizada con el espectrofotómetro Nanodrop (Thermofisher), el buffer AE se utilizó como blanco y se cargó 1 µL de ADN de cada muestra. Luego de verificar la concentración y pureza de cada muestra, se realizó un gel de agarosa al 0.6% para comprobar la integridad y se observó con el transiluminador UV.

H. Amplificación región 18S

Para la amplificación de la porción del gen 18S se utilizaron los cebadores 18Sai y 18Sbi (Danforth *et al.*, 2011) (Cuadro 1). La reacción en cadena de la polimerasa (PCR) se realizó con un volumen final de 25 μ L, el cual incluía 6.5 μ L de agua ultrapura, 12.5 μ L de GoTaq Master Mix (Promega), 2 μ L por cebador forward y reverse [0.8 μ M] y 2 μ L de ADN.

CUADRO 1. Información de cebador 18S

Región	Cebador	Secuencia
18S	18Sai	5'-CCTGAGAAACGGCTACACATC-3'
	18Sbi	5'-GAGTCTCGTTCGTTATCGGA-3'

(Danforth et al., 2011)

El programa del termociclador SimpliAmp Thermal Cycler para amplificación de la región 18S consistió en la desnaturalización a 95°C por 3 minutos, luego 35 ciclos de 95°C por 45 segundos, 50°C por un minuto y 72°C por un minuto, la extensión final a 72°C por 10 minutos. Luego se visualizaron las bandas amplificadas de 729 pb en un gel de agarosa a 1%. Los productos de PCR se enviaron a Human Genomics MacroGen en Corea del Sur para ser secuenciados bidireccionalmente por la técnica de secuenciación de Sanger.

I. Reconstrucción árbol filogenético

Al obtener las 15 secuencias de MacroGen, se generó una secuencia consenso al cortar los extremos y alinear las secuencias forward y reverse en Geneious Prime® 2023.2.1 (Installation Id 8W2hM9LN3X/L8uqEVxRUOw=). Las relaciones filogenéticas se reconstruyeron a partir de las 15 secuencias obtenidas de MacroGen y 23 secuencias adicionales de abejas corbiculadas extraídas de National Center of Biotechnology

Information (NCBI). Para el alineamiento se utilizó la función Clustal Omega dentro de Geneious Prime. El modelo de sustitución de nucleótidos se determinó utilizando el programa JmodelTest (Posada, 2008). Siendo GTR+G el modelo evolutivo ideal para el análisis filogenético.

Luego, se extrajo la secuencia del grupo externo *Plebeia flavocincta* (Apidae: Meliponini) de NCBI y se generó un alineamiento, el cual fue utilizado para realizar árboles filogenéticos con el método bayesiano y de distancia genética. Para el primer árbol se utilizó un parámetro de 100 millones de réplicas, y para el árbol filogenético de distancia 1000 réplicas, ambos se realizaron con el modelo evolutivo GTR+G. Las filogenias resultantes se editaron dentro del programa FigTree (Chen *et al.*, 2019).

VI. RESULTADOS

Se procesó la información de 1090 abejas de la tribu Euglossini. De estas, 18 especímenes son de la Colección de Abejas Nativas CECON-USAC, 202 de la Colección de Artrópodos UVGC, 137 de la Colección Entomológica M. T. James WSUC y 733 abejas colectadas entre julio 2021 y octubre 2023. Los individuos utilizados para este trabajo se dividen de la siguiente manera en los cuatro géneros, *Eufriesea* (41 especies), *Euglossa* (742), *Eulaema* (241) y *Exaerete* (66).

El listado de abejas de orquídeas de Guatemala, generado a partir de revisión literaria, colectas y revisión de las colecciones, incluye 35 especies, que se distribuyen de la siguiente manera: *Eufriesea* (8 especies), *Euglossa* (20), *Eulaema* (4) y *Exaerete* (3). Se incluye también la subespecie *Eulaema meriana flavescens*. El listado de especies e incluye la información de distribución geográfica, altitudinal, fenología y aceite atrayente (Anexo 1).

Se presentan los mapas de distribución de especies generados con las coordenadas geográficas (Figs. 11-17). Los mapas presentan la distribución de 32 especies, según los puntos georreferenciados y los sitios de colecta registrados en las colecciones entomológicas. En todos los mapas se observa que existe un mayor número de registros en la región de la franja transversal del norte y la bocacosta, en departamentos como Alta Verapaz y Suchitepéquez. Pocas especies se registraron en Petén o la región occidental y la meseta central.

Los modelos presentan la posible distribución de las tres especies de abejas orquídeas (Figs. 18-20). Estos se generaron únicamente para las especies no colectadas o presentes en las colecciones biológicas, estas son *Eufriesea caerulescens*, *Euglossa championi* y *E.dressleri*. En base a las características abióticas registradas para los sitios dónde se han encontrado, las tres especies podrían encontrarse en Guatemala, en departamentos como Huehuetenango, Quiché, Totonicapán y Guatemala.

También se presentan los resultados de distribución geográfica, altitudinal, fenología y ecología para 32 especies de las abejas de orquídeas en los cuadros a continuación. No se incluyen las tres especies no encontradas durante la investigación. Los cuadros de distribución altitudinal y la hora se generaron intervalos al tabular los datos. La información tabulada es dividida entre géneros y especies para diferenciar factores especies-específicas. Al final de los cuadros de información se incluye el conteo de especies para facilitar la comprensión de los datos.

A. Distribución geográfica de las abejas de orquídeas en Guatemala

Las especies de los géneros *Euglossa* (Figs. 12-14) y *Eufriesea* (Fig. 11) se distribuyen principalmente en la bocacosta, la franja transversal del norte y el caribe. La distribución de 4 especies de *Eulaema* (Fig. 15) incluye registros en todas las regiones del país, pero predomina en áreas como el altiplano central, el caribe y la franja transversal del norte. Del género *Exaerete*, *E. smaragdina* y *E. frontalis* se distribuyen a lo largo de todo el territorio guatemalteco, mientras que *E. azteca* únicamente se encontró en Izabal. Se presenta la distribución de todos los géneros de la tribu Euglossini que se encuentran en Guatemala (Fig. 17). La mayor cantidad de registros se obtuvieron de la región de la bocacosta, el caribe y la franja transversal del norte.

Se observa que la distribución del género *Eufriesea*, se encontraron principalmente en la región transversal del norte, el caribe y la bocacosta. *E. concava*, *E. rugosa* y *E. mexicana* fueron las únicas especies que se encontraron en 3 departamentos. Mientras que especies como *E. schmidtiana*, y *E. engeli* solo se encontraron en Alta Verapaz. Además, en departamentos como Izabal, Chiquimula y Santa Rosa únicamente se encontró una especie en cada uno, mientras que en las Verapaces se encontró más de una especie en el mismo sitio.

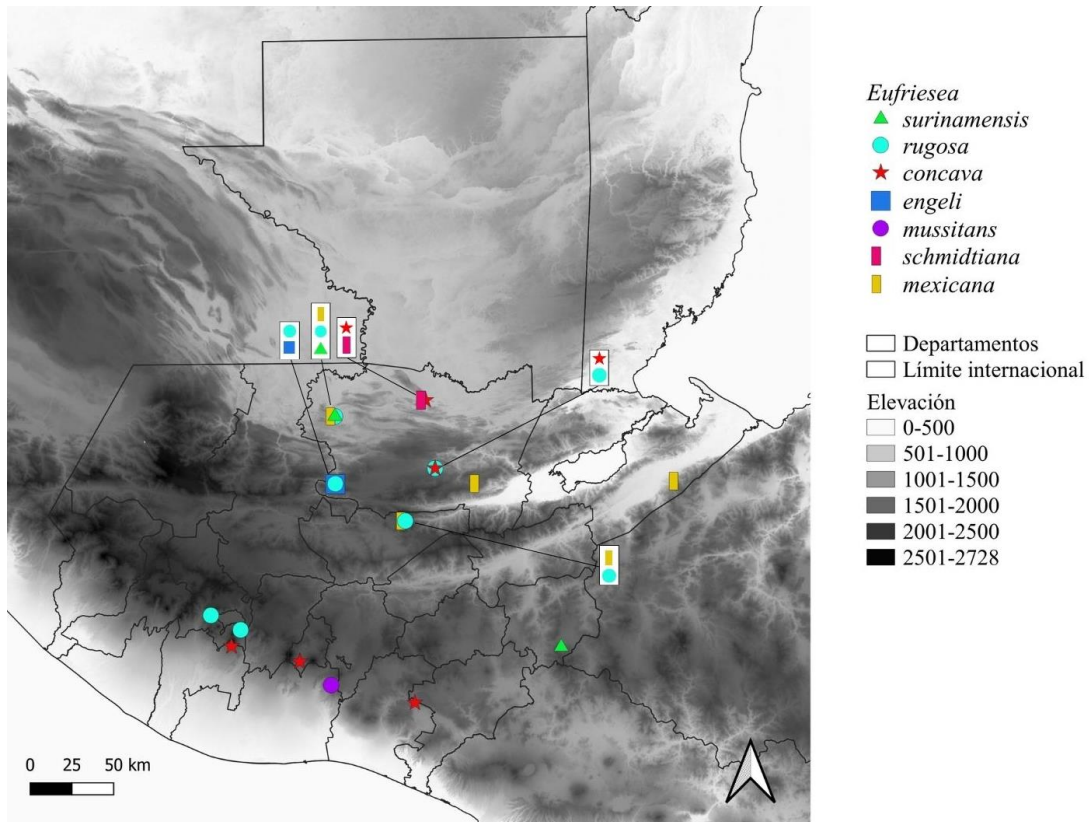


FIGURA 11. Distribución geográfica de *Eufriesea* en Guatemala

A continuación, se presenta la distribución de *Euglossa* dentro del subgénero *Euglossa* en Guatemala. Abejas como *E. dilemma* y *E. viridissima* se distribuyen en la costa sur del país y departamentos del norte, como Alta Verapaz e Izabal. Mientras que *E. mixta* únicamente se encontró en dos departamentos. *E. variabilis* es la única especie del subgénero *Euglossa* encontrada en Petén. Además, en departamentos como Suchitepéquez, Alta Verapaz e Izabal se registró el mayor número de especies. En la región de oriente solo se encontraron 3 especies, *E. viridissima*, *E. atroveneta* y *E. dilemma*.

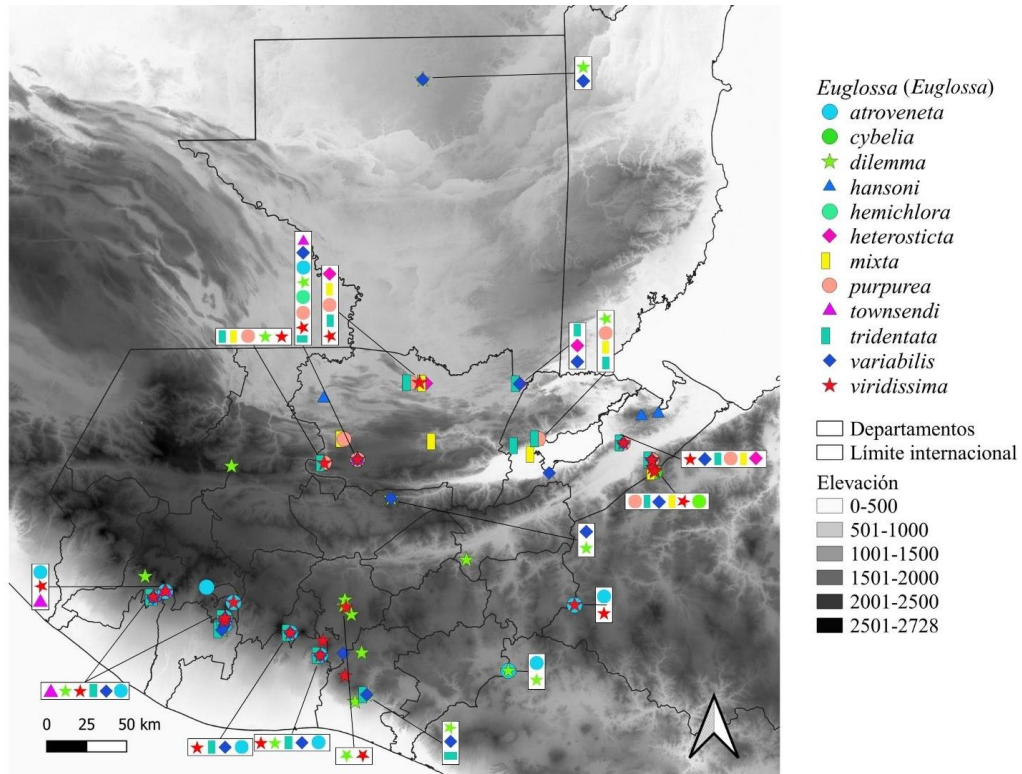


FIGURA 12. Distribución geográfica de *Euglossa (Euglossa)* en Guatemala

A continuación, se presenta la distribución para tres especies del subgénero *Glossura*. Todas las especies se encontraron al norte del país, en departamentos como Petén, Quiché, Alta Verapaz y Zacapa. *E. imperialis* es la única especie del subgénero que se encontró en Chiquimula y Suchitepéquez, cerca de la frontera con Honduras. *E. allosticta* se encuentra en dos sitios de Alta Verapaz.

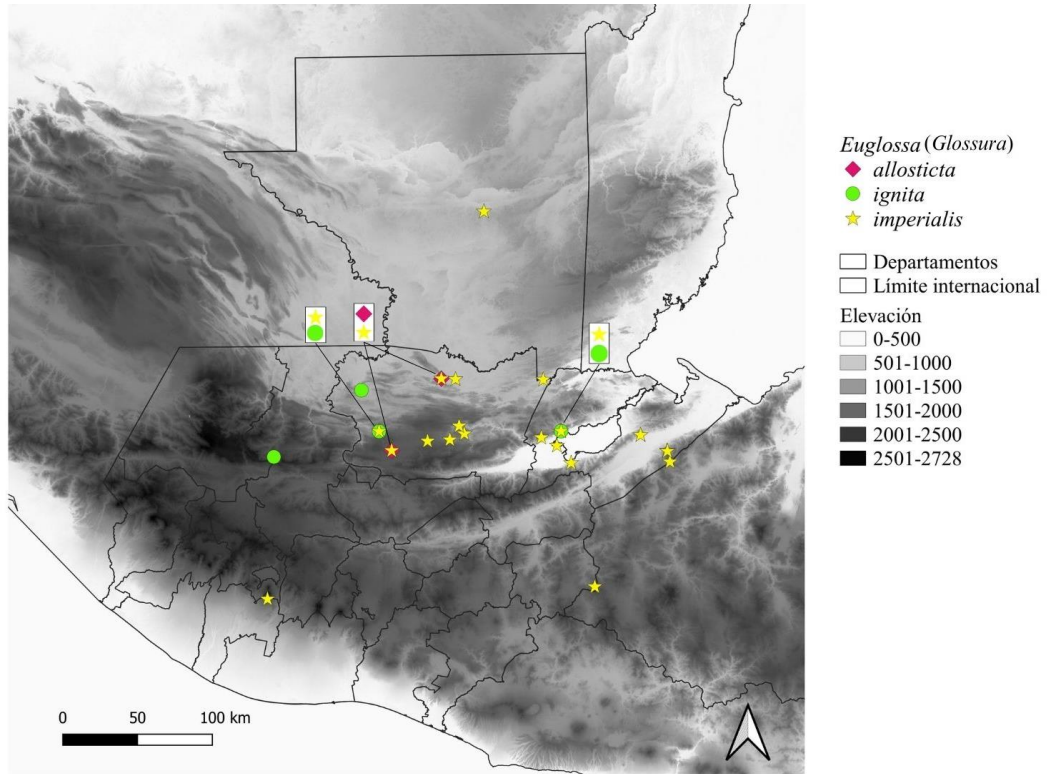


FIGURA 13. Distribución geográfica de *Euglossa (Glossura)* en Guatemala

Se presenta la distribución de especies del subgénero *Dasystilbe* y *Glossurella* en Guatemala (Fig. 14). Alta Verapaz es el único departamento dónde se registraron las 3 especies. *E. villosa* se registró únicamente en la reserva Orquigonia de Alta Verapaz. *E. obtusa* y *E. obrima* se distribuyen en 5 departamentos del país, y en algunos casos se encontraron en el mismo sitio.

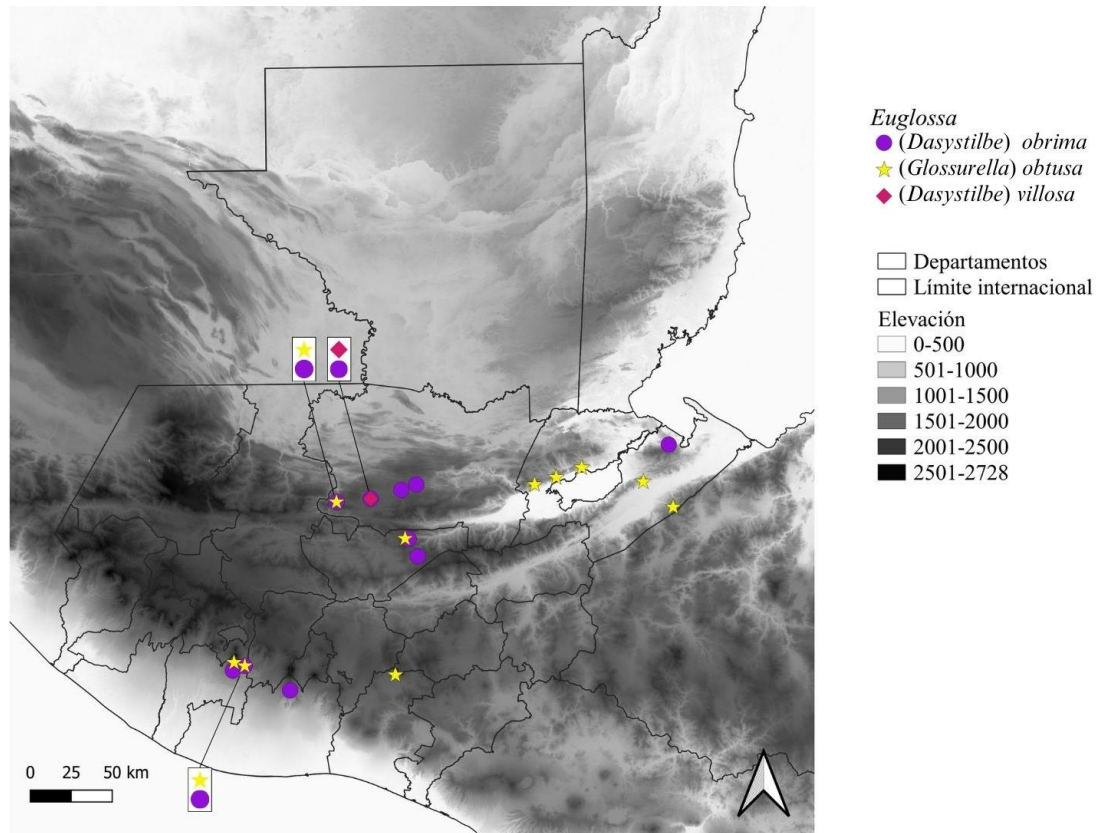


FIGURA 14. Distribución geográfica de *Euglossa* (*Dasystilbe*) y *Euglossa* (*Glossurella*)

Eulaema meriana, *E. polychroma* y *E. cingulata* tienen una distribución amplia en Guatemala, mientras que *E. seabrai* únicamente se encontró en tres departamentos (Fig. 15). En Alta Verapaz, Izabal y Suchitepéquez las cuatro especies comparten su distribución geográfica. *E. cingulata* tuvo el mayor número de ocurrencias en Alta Verapaz, y simultáneamente *E. polychroma* se registró en la meseta central, Sololá, Suchitepéquez y es la única especie registrada en Huehuetenango. Únicamente *E. meriana* y *E. polychroma* se encontraron en la región occidental del país.

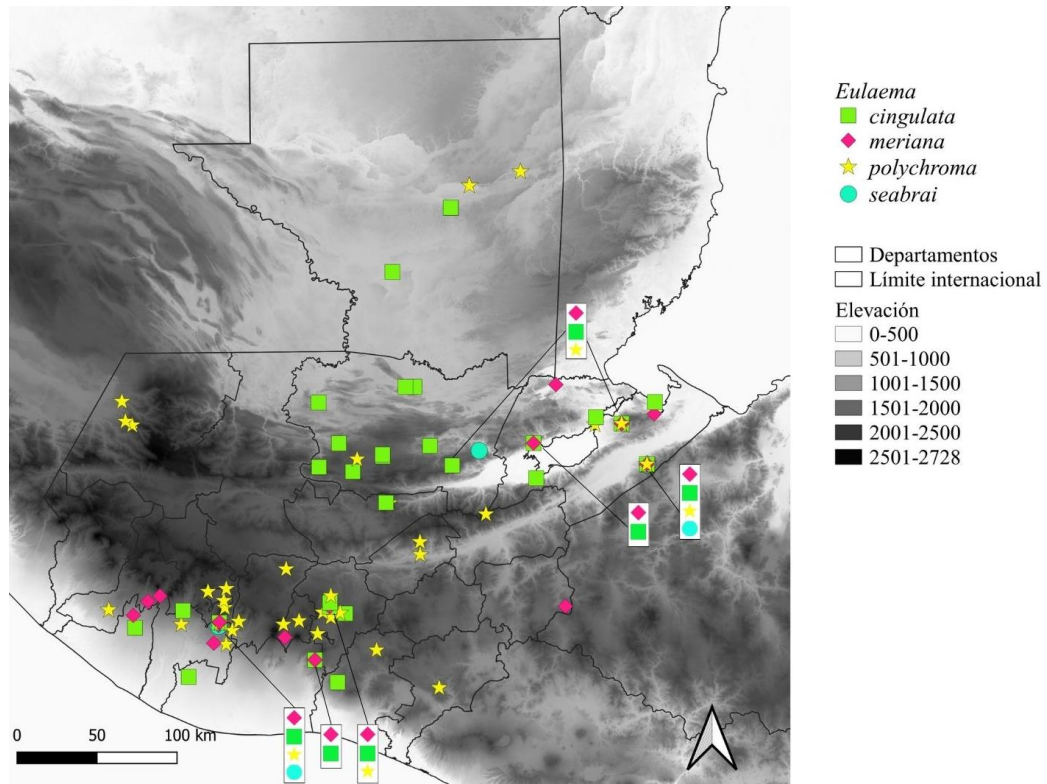


FIGURA 15. Distribución geográfica de *Eulaema* en Guatemala

E. azteca se encontró únicamente se encontró en Sierra Caral, Izabal. *E. smaragdina* se distribuye a lo largo de todo el territorio nacional, pues se encontró desde la bocacosta hasta el área central del departamento de Petén. *E. frontalis* se encuentra en las regiones de occidente y el caribe, y únicamente dos registros en la bocacosta, en Quetzaltenango y Suchitepéquez.

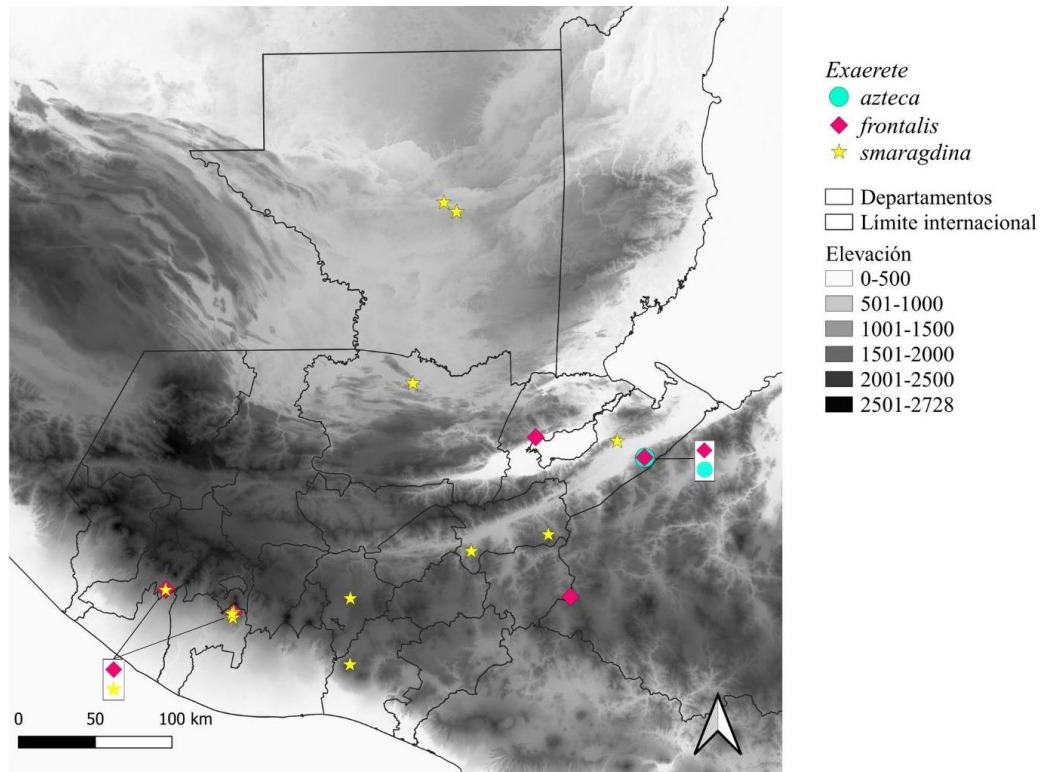


FIGURA 16. Distribución geográfica de *Exaerete* en Guatemala

La tribu Euglossini tiene una amplia distribución en el territorio nacional (Fig. 17). Los registros indican una mayor distribución en la bocacosta, el caribe y la región transversal del norte. Sin embargo, en departamentos como San Marcos, Totonicapán y Jalapa, no se encontró ninguna especie.

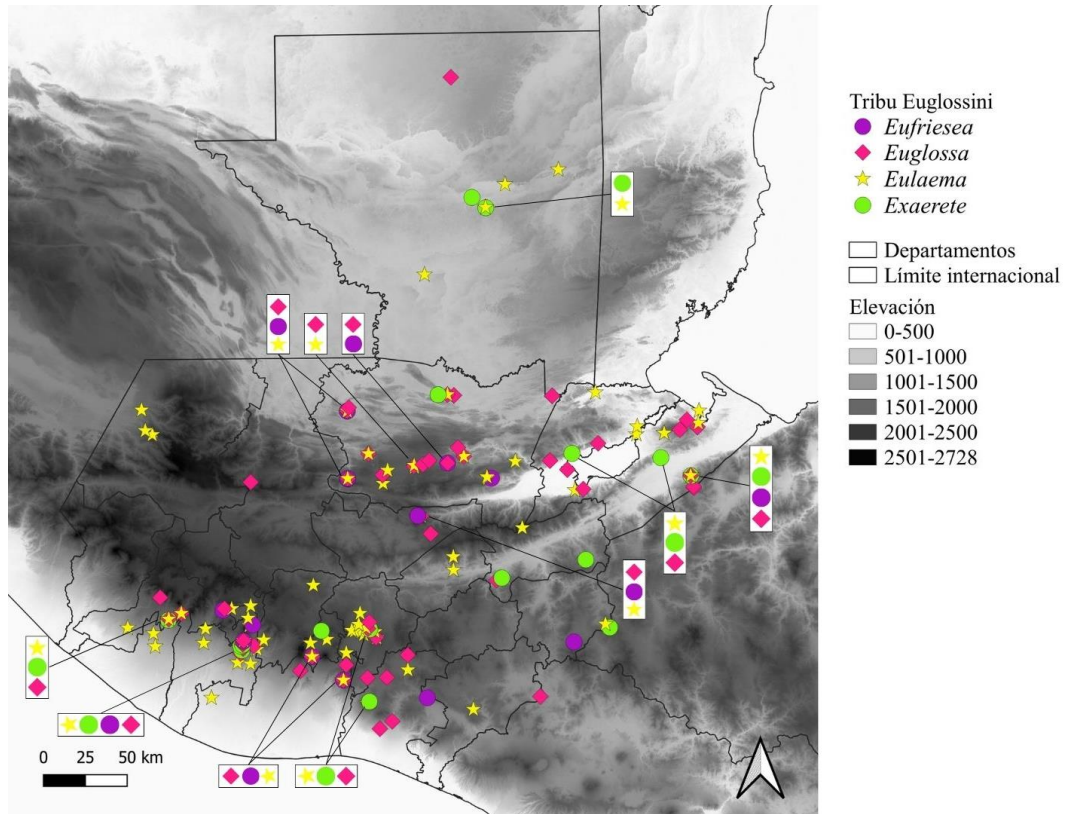


FIGURA 17. Mapa de géneros de abejas de orquídeas en Guatemala

B. Modelos de distribución

Los modelos de distribución geográfica se realizaron para las especies que no se encontraron durante los muestreos realizados y tampoco en las colecciones biológicas. Los mapas incluyen la distribución en otros países, México, Honduras, Nicaragua, El Salvador y Costa Rica, para facilitar la comprensión de la distribución de la especie. El color y los valores de intervalo indican la probabilidad de encontrar la especie. Un valor cercano a 1 indica que es más probable que se encuentre en ese sitio.

Los resultados indican que las tres especies podrían encontrarse en Guatemala, tomando en cuenta únicamente la precipitación y temperatura de los sitios. Para *Eufriesea caeruleascens* (Fig. 18), a diferencia de las dos especies de *Euglossa*, se observa una

distribución probable ininterrumpida desde el norte de México. La distribución probable de *Euglossa championi* (Fig. 19) está fragmentada y se limita a áreas del sur de Centroamérica y parte de Huehuetenango, Quiché y Alta Verapaz, en Guatemala. Mientras que la distribución probable *E. dressleri* (Fig. 20) también se encuentra dividida, pues alcanza el occidente de Nicaragua y la bocacosta y el caribe guatemalteco. Ambas especies de *Euglossa* tienen una baja probabilidad de encontrarse en toda Centroamérica, pues en Honduras y El Salvador la probabilidad de distribución se encuentra entre 0.000 y 0.200.

La distribución potencial de *Eufriesea caerulescens* abarca desde el norte de México hasta Guatemala y Honduras. En base a las características de precipitación y temperatura, *E. caerulescens* se distribuye en el altiplano, meseta central y corredor seco. Esta especie se encuentra potencialmente en departamentos como Totonicapán, Sololá, Chiquimula y Jalapa.

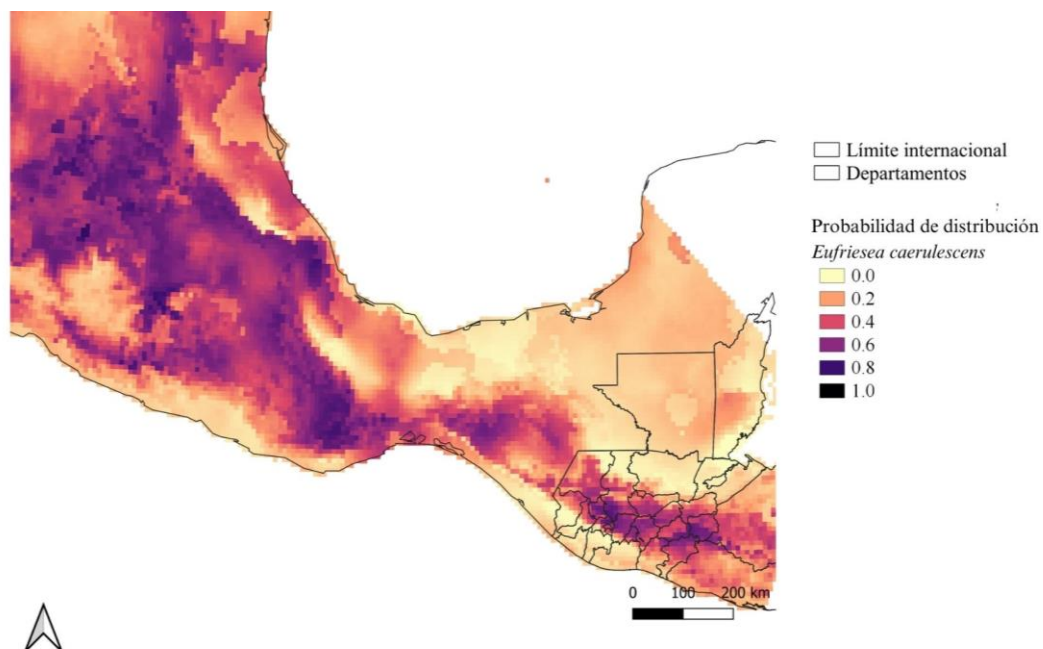


FIGURA 18. Modelo de distribución geográfica de *Eufriesea caerulescens*. Los colores en el mapa muestran la probabilidad de presencia de la especie; entre más obscuro el color (más cercano a uno), la probabilidad de que se encuentre en ese lugar es más alta. Entre más claro el color (más cerca a cero), la probabilidad de que se encuentre es menor).

Los registros de *E. championi* se encuentran entre el sur de Nicaragua y Panamá. Esta especie podría encontrarse exclusivamente en la región de la franja transversal del norte, en Huehuetenango, Quiché y Alta Verapaz (Fig. 19). En países como Honduras y El Salvador, el modelo indica que la especie no podría encontrarse en base a las condiciones abióticas.

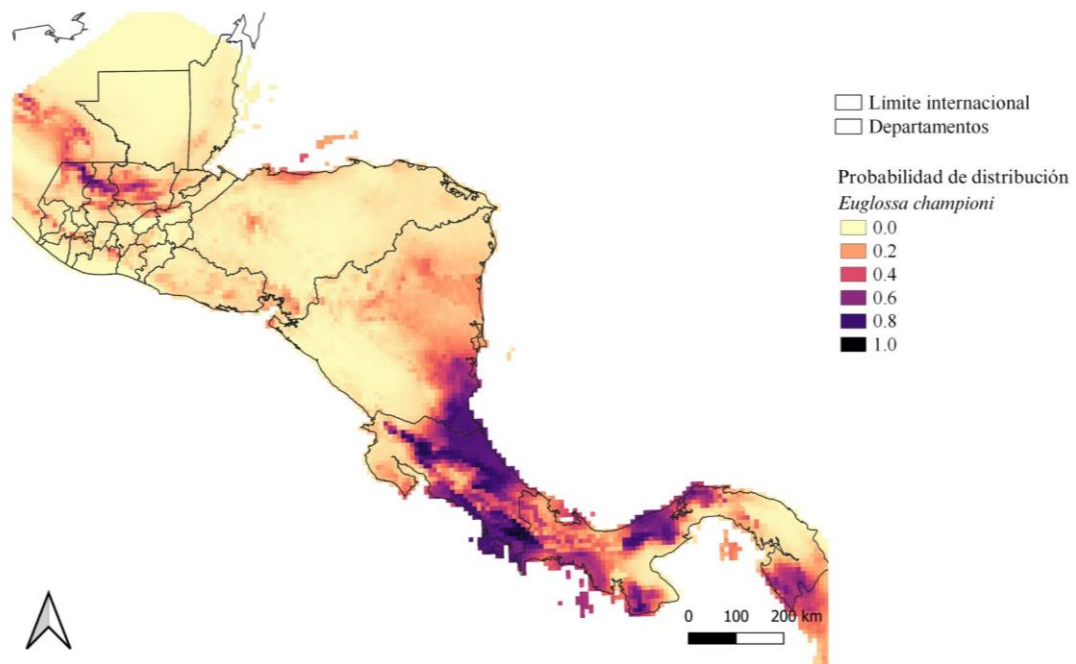


FIGURA 19. Modelo de distribución geográfica de *Euglossa championi*. Los colores en el mapa muestran la probabilidad de presencia de la especie; entre más obscuro el color (más cercano a uno), la probabilidad de que se encuentre en ese lugar es más alta. Entre más claro el color (más cerca a cero), la probabilidad de que se encuentre es menor).

Euglossa dressleri se encuentra potencialmente en las regiones de la bocacosta, costa sur y entre la franja transversal del norte y el caribe (Fig. 20). Es decir, que podría encontrarse en departamentos como Izabal, Escuintla, Santa Rosa, Jutiapa y Quetzaltenango.

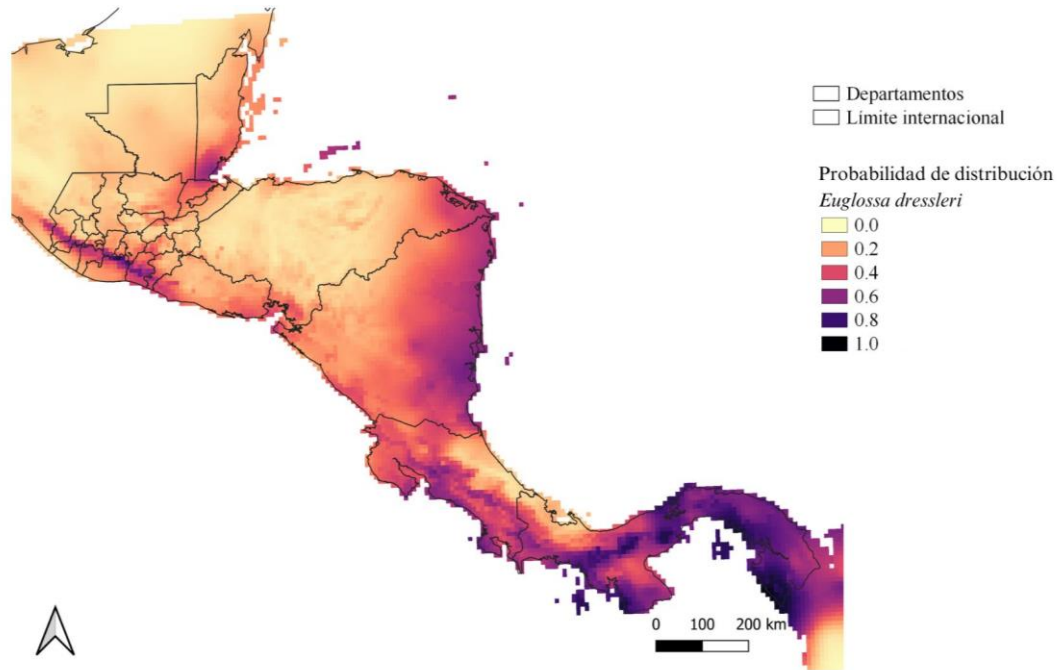


FIGURA 20. Modelo de distribución geográfica de *E. dressleri*

Los colores en el mapa muestran la probabilidad de presencia de la especie; entre más obscuro el color (más cercano a uno), la probabilidad de que se encuentre en ese lugar es más alta. Entre más claro el color (más cerca a cero), la probabilidad de que se encuentre es menor).

C. Distribución geográfica y altitudinal

La información de distribución geográfica y altitudinal de los ejemplares colectados y revisados dentro de las colecciones biológicas se presenta en los cuadros a continuación. Dentro de los cuadros no se incluye *Eufriesea caerulea*, *Euglossa championi* y *E. dressleri*, debido a que no se encontraron registros en colecciones, y no se colectaron en campo. El Cuadro 2 presenta la distribución geográfica de las especies de la tribu Euglossini indicando ausencia o presencia de las especies en los departamentos del país. El Cuadro 3 presenta la distribución altitudinal en intervalos de 500 m de elevación hasta 2728 m.

Los departamentos para los cuáles se encontró un mayor número de especies son en orden descendente: Alta Verapaz (28 especies), Izabal (21) y Suchitepéquez (16). Los departamentos para los cuáles no se tienen registros de abejas de orquídeas son: Totonicapán, Jalapa y San Marcos no se tiene información sobre la tribu Euglossini. Chimaltenango es el departamento con menor número de especies reportadas, pues solo se encontró *Eulaema polychroma*, Además, se evidencia como algunas especies se encuentran únicamente en un departamento como *Eufriesea engeli* y *E. schmidtiana* que se encuentran en Alta Verapaz. La especie con la distribución más amplia es *Eulaema polychroma*, que se distribuye en 15 departamentos.

CUADRO 2. Distribución geográfica de las abejas de orquídeas por departamento en Guatemala

Especie	Alta Verapaz	Baja Verapaz	Chimaltenango	Chiquimula	El Progreso	Escuintla	Guatemala	Huehuetenango	Izabal	Jutiapa	Petén	Quetzaltenango	Quiché	Retalhuleu	Sacatepéquez	Santa Rosa	Sololá	Suchitepéquez	Zacapa
<i>Eufriesea</i>																			
<i>E. concava</i>	X														X	X		X	
<i>E. engeli</i>	X																		
<i>E. mexicana</i>	X	X							X										
<i>E. mussitans</i>		X				X													
<i>E. rugosa</i>	X	X																X	
<i>E. schmidtiana</i>	X																		
<i>E. surinamensis</i>	X			X															
<i>Euglossa</i>																			
<i>E. allosticta</i>	X																		
<i>E. atroveneta</i>	X			X		X		X		X		X			X		X	X	
<i>E. cybelia</i>									X										
<i>E. dilemma</i>	X	X				X	X		X	X	X	X	X			X		X	X

	Alta Verapaz	Baja Verapaz	Chimaltenango	Chiquimula	El Progreso	Escuintla	Guatemala	Huehuetenango	Izabal	Jutiapa	Petén	Quetzaltenango	Quiché	Retalhuleu	Sacatepéquez	Santa Rosa	Sololá	Suchitepéquez	Zacapa
<i>E. hansonii</i>	X								X										
<i>E. hemichlora</i>	X																		
<i>E. heterosticta</i>	X								X										
<i>E. ignita</i>	X								X				X						
<i>E. imperialis</i>	X			X					X		X							X	X
<i>E. mixta</i>	X								X										
<i>E. obrima</i>	X					X			X									X	
<i>E. obtusa</i>	X	X							X									X	
<i>E. purpurea</i>	X								X										
<i>E. townsendi</i>	X											X						X	
<i>E. tridentata</i>	X					X			X			X			X	X		X	
<i>E. variabilis</i>	X	X				X	X		X		X	X			X	X		X	
<i>E. villosa</i>	X																		
<i>E. viridissima</i>	X	X		X		X	X		X			X			X	X	X	X	

	Alta Verapaz	Baja Verapaz	Chimaltenango	Chiquimula	El Progreso	Escuintla	Guatemala	Huehuetenango	Izabal	Jutiapa	Petén	Quetzaltenango	Quiché	Retalhuleu	Sacatepéquez	Santa Rosa	Sololá	Suchitepéquez	Zacapa
<i>Eulaema</i>																			
<i>E. cingulata</i>	X	X				X	X		X		X			X		X		X	
<i>E. meriana</i>	X	X		X		X	X		X			X		X	X			X	
<i>E. polychroma</i>	X		X		X	X	X	X	X	X	X	X			X	X	X	X	X
<i>E. seabrai</i>	X								X									X	
<i>Exaerete</i>																			
<i>E. azteca</i>									X										
<i>E. frontalis</i>				X					X			X						X	
<i>E. smaragdina</i>	X				X		X		X		X	X			X			X	
Total	28	9	1	6	2	10	7	2	21	3	6	10	2	2	8	6	3	16	3

Para documentar la distribución altitudinal de las abejas de orquídeas se generó el Cuadro 3. Se encontró que hay un mayor número de especies hasta los 1500 m. Mientras que en altitudes por arriba de 2000 m se han encontrado únicamente cuatro especies. Especies

como *Euglossa ignita*, *E. hansonii* y *E. heterosticta* se encontraron por debajo de 500 m. Algunas abejas como *Eulaema polychroma*, *Euglossa dilemma* y *E. atrovirens* tienen una gran distribución altitudinal, pues se han encontrado entre los 0 y más de 2000 m de altura.

CUADRO 3. Distribución altitudinal de las abejas de orquídeas en Guatemala

Especie	0-500 m alt.	501-1000 m alt.	1001-1500 m alt.	1501-2000 m alt.	2001-2728 m alt.
<i>Eufriesea</i>					
<i>E. concava</i>	X	X	X	X	
<i>E. engeli</i>				X	
<i>E. mexicana</i>	X	X	X	X	
<i>E. mussitans</i>		X	X		
<i>E. rugosa</i>	X	X	X	X	X
<i>E. schmidtiana</i>	X				
<i>E. surinamensis</i>	X	X	X	X	
<i>Euglossa</i>					
<i>E. allosticta</i>	X	X	X		
<i>E. atroveneta</i>	X	X	X	X	X
<i>E. cybelia</i>		X	X		
<i>E. dilemma</i>	X	X	X	X	X
<i>E. hansonii</i>	X	X			
<i>E. hemichlora</i>		X			
<i>E. heterosticta</i>	X				
<i>E. ignita</i>	X				
<i>E. imperialis</i>	X	X	X	X	
<i>E. mixta</i>	X	X	X	X	
<i>E. obrima</i>	X	X	X		
<i>E. obtusa</i>	X	X	X	X	
<i>E. purpurea</i>	X	X	X	X	
<i>E. townsendi</i>		X	X	X	
<i>E. tridentata</i>	X	X	X	X	
<i>E. variabilis</i>	X	X	X	X	
<i>E. villosa</i>			X		

	0-500 m alt.	501-1000 m alt.	1001-1500 m alt.	1501-2000 m alt.	2001-2728 m alt.
<i>E. viridissima</i>	X	X	X	X	
<i>Eulaema</i>					
<i>E. cingulata</i>	X	X	X	X	
<i>E. meriana</i>	X	X	X	X	
<i>E. polychroma</i>	X	X	X	X	X
<i>E. seabrai</i>		X	X		
<i>Exaerete</i>					
<i>E. azteca</i>		X			
<i>E. frontalis</i>	X	X	X		
<i>E. smaragdina</i>	X	X	X		
Total	24	24	23	18	4

D. Atrayentes químicos y ecología

Se logró colectar 23 de 35 especies de la tribu Euglossini utilizando diez aceites esenciales (Cuadro 4). El monitoreo de orquídeas en floración resultó efectivo para la colecta de 13 especies de abejas de Euglossini en 19 especies de orquídeas (Cuadro 5). Dentro de esta información no se incluyen las hembras colectadas en flores, pues no pueden ser identificadas con las claves de identificación.

La información sobre el aceite utilizado para la colecta de machos de la tribu Euglossini se encuentra en el Cuadro 3. Los aceites más exitosos durante las colectas fueron eucalipto (21 especies) y escatol (11). Mientras que la menta, benzil acetato y metil cinamato únicamente se atrajeron a dos especies de toda la tribu. Algunas especies como *Euglossa atroveneta* y *E. dilemma* fueron atraídas con 8 de 10 aceites esenciales.

CUADRO 4. Atrayentes utilizados para la colecta de abejas de orquídeas en Guatemala

Especie	Benzil acetato	Clavo	Escatol	Eucalipto	<i>Melaleuca alternifolia</i>	<i>M. quinqueriv</i>	Menta	Metil cinamato	Salicilato de metilo	Vainilla
<i>Eufriesea</i>										
<i>E. concava</i>				X		X				
<i>E. engeli</i>				X						
<i>E. mexicana</i>										
<i>E. mussitans</i>				X						
<i>E. rugosa</i>				X						
<i>E. schmidtiana</i>				X						
<i>E. surinamensis</i>										
<i>Euglossa</i>										
<i>E. allosticta</i>			X							
<i>E. atroveneta</i>	X			X	X	X	X		X	X
<i>E. cybelia</i>										
<i>E. dilemma</i>	X	X	X	X	X	X		X	X	X
<i>E. hansonii</i>			X							
<i>E. hemichlora</i>										
<i>E. heterosticta</i>				X		X				
<i>E. ignita</i>			X	X						X
<i>E. imperialis</i>	X			X	X	X			X	
<i>E. mixta</i>			X	X				X	X	
<i>E. obrima</i>										
<i>E. obtusa</i>				X		X				
<i>E. purpurea</i>			X	X						
<i>E. townsendi</i>	X			X	X	X				
<i>E. tridentata</i>	X	X	X	X	X	X				X

	Benzil acetato	Clavo	Escatol	Eucalipto	<i>Melaleuca alternifolia</i>	<i>M. quinqueriv</i>	Menta	Metil cinamato	Salicilato de metilo	Vainilla
<i>E. variabilis</i>		X		X	X	X				X
<i>E. villosa</i>										
<i>E. viridissima</i>		X	X	X	X	X	X		X	
<i>Eulaema</i>										
<i>E. cingulata</i>	X		X	X					X	
<i>E. meriana</i>	X	X	X	X					X	X
<i>E. polychroma</i>									X	
<i>E. seabrai</i>										
<i>Exaerete</i>										
<i>E. azteca</i>										
<i>E. frontalis</i>		X		X		X				X
<i>E. smaragdina</i>		X		X		X			X	X
Total	2	10	11	21	7	12	2	2	9	8

Se colectaron trece especies de la tribu Euglossini visitando diecinueve especies de orquídeas en Guatemala (Cuadro 5). *Euglossa obrima* fue colectada en 9 especies de orquídeas distintas, mientras que algunas especies como *Eufriesea engeli* solo se encontró en *Stanhopea cephalopoda*. Además, en cada especie de orquídea se colectó un máximo de 3 especies.

CUADRO 5. Abejas de orquídeas colectadas visitando orquídeas en la Reserva Natural Privada Orquigonia, Alta Verapaz

Especie	<i>Catasetum integerrimum</i>	<i>Dichaea muricatoides</i>	<i>D. panamensis</i>	<i>Gongora cassidea</i>	<i>G. claviodora</i>	<i>G. leucohila</i>	<i>Gongora</i> sp.	<i>Kefersteinia tinschertiana</i>	<i>Lycaste cochleata</i>	<i>L. consobrima</i>	<i>L. hagasteri</i>	<i>L. javieri</i>	<i>L. lasioglossa</i>	<i>L. oscarrodrigo</i>	<i>L. suaveolens</i>	<i>Mormodes nagelii</i>	<i>Stanhopea cephalopoda</i>	<i>Stanhopea oculata</i>	<i>Stanhopea whittenii</i>	Total
<i>Eufriesea</i>																				
<i>E. engeli</i>																	X			1
<i>Euglossa</i>																				
<i>E. allosticta</i>																X				1
<i>E. atroveneta</i>								X		X		X			X			X	X	6
<i>E. dilemma</i>				X			X													2
<i>E. hemichlora</i>																			X	1
<i>E. imperialis</i>						X														1
<i>E. obrima</i>	X	X	X				X		X	X			X		X	X				9
<i>E. purpurea</i>					X															1
<i>E. townsendi</i>								X			X									2
<i>E. variabilis</i>										X		X		X	X					4

	<i>Catasetum integerrimum</i>	<i>Dichaea muricataoides</i>	<i>D. panamensis</i>	<i>Gongora cassidea</i>	<i>G. claviodora</i>	<i>G. leucohila</i>	<i>Gongora sp.</i>	<i>Kefersteinia tinschertiana</i>	<i>Lycaste cochleata</i>	<i>L. consobrima</i>	<i>L. hagasteri</i>	<i>L. javieri</i>	<i>L. lasioglossa</i>	<i>L. oscarrodrigo</i>	<i>L. suaveolens</i>	<i>Mormodes nagelii</i>	<i>Stanhopea cephalopoda</i>	<i>Stanhopea oculata</i>	<i>Stanhopea whittenii</i>	Total
<i>E. villosa</i>		X														X		X	X	4
<i>E. viridissima</i>												X								1
<i>Eulaema</i>																				
<i>E. cingulata</i>	X																			1
Total	1	2	1	2	1	1	2	2	1	3	1	3	1	1	3	3	1	2	3	

E. Fenología

Para comprender la actividad de las abejas de orquídeas se tabuló la información de meses y horas de colectas en los cuadros 6 y 7. En los cuadros se presenta que especies del género *Eulaema* se mantienen activas durante todo el año y gran parte del día, igual que algunas especies de los géneros *Euglossa* y *Exaerete*. Mientras que especies del género *Eufriesea* están activas únicamente durante la época lluviosa y mayormente hasta las 11:00am.

Se registra un mayor número de especies entre abril y septiembre, con 24 especies activas en junio. Mientras que, en meses como enero y diciembre, únicamente se tiene registro de 3 y 5 especies respectivamente. *Eulaema polychroma* es la única especie que se mantuvo activa durante todo el año, mientras que algunas abejas como *Eufriesea schmidtiana* y *Euglossa cybelia* solo estuvieron activas en junio.

CUADRO 6. Meses de colecta de las abejas de orquídeas en Guatemala

Especie	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
<i>Eufriesea</i>												
<i>E. concava</i>							X	X	X	X		
<i>E. engeli</i>						X	X					
<i>E. mexicana</i>				X		X	X		X			
<i>E. mussitans</i>									X		X	
<i>E. rugosa</i>					X	X	X	X		X		
<i>E. schmidtiana</i>							X					
<i>E. surinamensis</i>						X			X			
<i>Euglossa</i>												
<i>E. allosticta</i>						X	X					
<i>E. atroveneta</i>				X	X	X	X	X	X	X		
<i>E. cybelia</i>							X					
<i>E. dilemma</i>		X	X	X	X	X	X	X	X	X		
<i>E. hansonii</i>	X	X				X						

	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
<i>E. hemichlora</i>										X		
<i>E. heterosticta</i>							X		X			
<i>E. ignita</i>				X	X	X						
<i>E. imperialis</i>				X	X	X	X	X	X	X	X	
<i>E. mixta</i>				X		X	X		X			
<i>E. obrima</i>		X	X	X	X	X					X	X
<i>E. obtusa</i>				X	X	X			X		X	X
<i>E. purpurea</i>				X		X	X		X			
<i>E. townsendi</i>				X		X		X		X		
<i>E. tridentata</i>				X		X	X	X	X	X	X	
<i>E. variabilis</i>		X	X	X		X	X	X	X	X		
<i>E. villosa</i>										X		
<i>E. viridissima</i>			X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Eulaema</i>												
<i>E. cingulata</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		
<i>E. meriana</i>			X	X	X	X	X	X	X	X	X	
<i>E. polychroma</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>E. seabrai</i>							X	X				
<i>Exaerete</i>												
<i>E. azteca</i>						X						
<i>E. frontalis</i>				X	X	X			X			
<i>E. smaragdina</i>		X	X	X		X	X	X	X	X		X
Total	3	7	8	18	12	24	21	14	19	12	8	5

En el Cuadro 7 se presentan las horas activas de las especies de abejas de orquídeas capturadas. La información recolectada demuestra que las horas con mayor actividad son entre las 7:00 am a 13:00 pm. Mientras que luego de la 13:00 pm, pocas especies fueron colectadas con los aceites esenciales. La hora con un mayor número de captura fue entre

09:00 y 10:00 de la mañana. La única especie que se mantiene activa desde las 07:00 hasta 15:00 pm fue *Eulaema polychroma*. Algunas especies como *Eufriesea mexicana* y *E. schmidtiana* solo están activas entre 07:00 y 08:00 am.

CUADRO 7. Horas de colecta de las abejas de orquídeas en Guatemala

Especie	07:00-08:00	08:00-09:00	09:00-10:00	10:00-11:00	11:00-12:00	12:00-13:00	13:00-14:00	14:00-15:00
<i>Eufriesea</i>								
<i>E. concava</i>		X	X	X				
<i>E. engeli</i>								
<i>E. mexicana</i>	X							
<i>E. mussitans</i>		X						
<i>E. rugosa</i>				X				X
<i>E. schmidtiana</i>	X							
<i>E. surinamensis</i>								
<i>Euglossa</i>								
<i>E. allosticta</i>			X					
<i>E. atroveneta</i>		X	X	X	X	X	X	X
<i>E. championi*</i>								
<i>E. cybelia</i>								
<i>E. dilemma</i>	X	X	X	X	X	X	X	
<i>E. hansonii</i>								
<i>E. heterosticta</i>	X		X	X				X
<i>E. ignita</i>	X							
<i>E. imperialis</i>	X	X	X	X	X	X		X
<i>E. mixta</i>	X	X	X	X	X			
<i>E. obrima</i>			X	X	X	X		X
<i>E. obtusa</i>					X			
<i>E. purpurea</i>		X			X	X		
<i>E. townsendi</i>		X	X		X	X		

	07:00-08:00	08:00-09:00	09:00-10:00	10:00-11:00	11:00-12:00	12:00-13:00	13:00-14:00	14:00-15:00
<i>E. tridentata</i>			X	X				
<i>E. variabilis</i>		X	X	X	X	X	X	X
<i>E. villosa</i>					X	X	X	
<i>E. viridissima</i>		X	X	X	X	X		
<i>Eulaema</i>								
<i>E. cingulata</i>	X	X	X	X	X			X
<i>E. meriana</i>	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>E. polychroma</i>	X		X		X			
<i>E. seabrai</i>								
<i>Exaerete</i>								
<i>E. azteca</i>								
<i>E. frontalis</i>			X	X	X	X		
<i>E. smaragdina</i>	X	X	X	X	X	X		
Total	11	13	17	15	15	11	4	8

F. Filogenia de la región 18S

Se logró realizar un alineamiento de 1219 pares de bases para el gen 18S. La reconstrucción filogenética de las abejas corbiculadas con el gen 18S separa las cuatro subfamilias, Euglossini, Apini, Bombini y Meliponini. Estos árboles indican que el grupo de abejas de orquídeas es un grupo hermano de Bombini y el grupo externo fue Meliponini. Se encontró una diferenciación genética entre los grupos o taxones analizados, a pesar de que algunas especies no se logran diferenciar o se encuentran fuera de los clados. Las subfamilias se resaltan con colores, Euglossini (rosado), Bombini (amarillo) y Apini (azul), Meliponini no se resaltó, pues fue utilizado como grupo externo y no se define las relaciones genéticas dentro de los árboles. Las secuencias de *Euglossa* identificadas con un número corresponden a las hembras secuenciadas, de las cuales se desconoce la especie.

La reconstrucción filogenética de las abejas corbiculadas con el gen 18S separa en clados a las subfamilias de abejas de orquídeas, abejorros, abejas sin aguijón y melíferas. En el clado de la tribu Euglossini, el grupo hermano es *A. caerulea*, mientras que las relaciones entre los géneros *Exaerete* y *Euglossa* no se logró diferenciar genéticamente. Los clados Apini (azul) y Bombini (amarillo) se encuentran diferenciados. *Eufriesea mexicana*, *Friescomelitta* sp. y *Bombus huntii* no se agruparon dentro de sus clados correspondientes, Euglossini, Meliponini y Bombini, y aparecen como politomías.

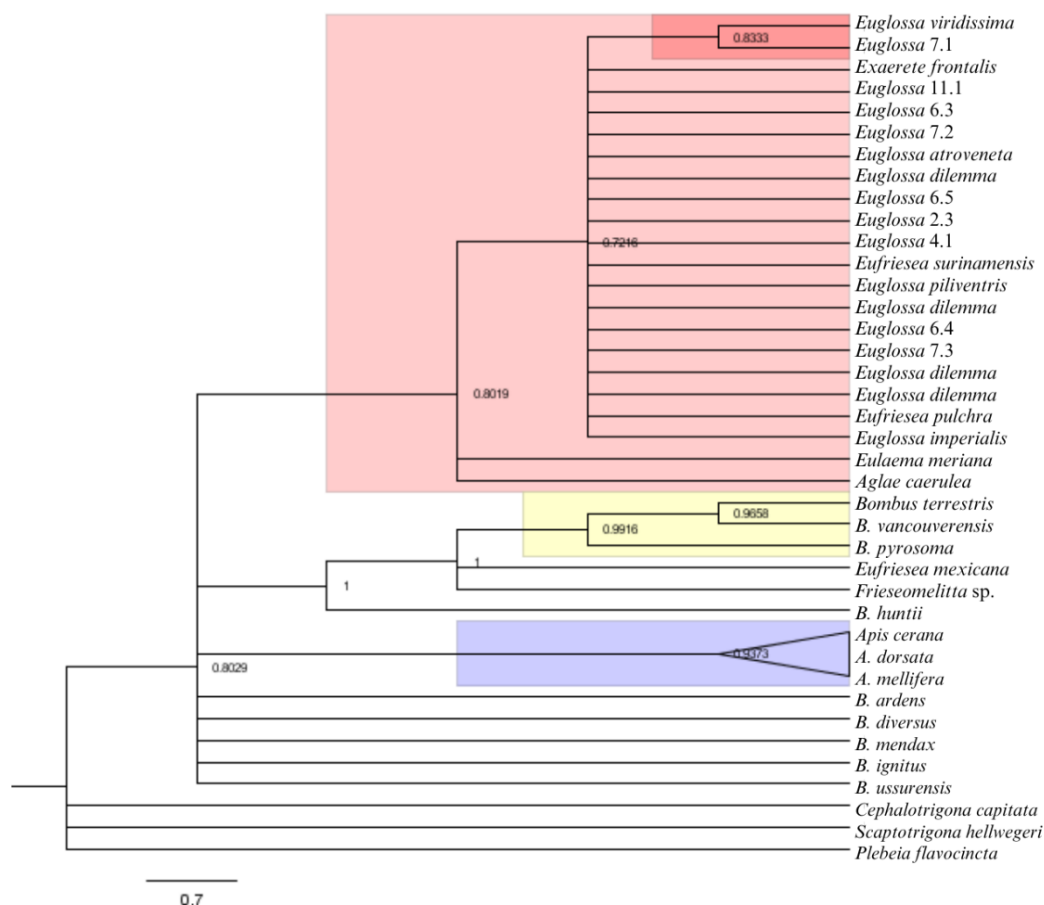


FIGURA 21. Árbol filogenético de la región 18S por el método Bayesiano de las abejas corbiculadas.

Los nodos de probabilidad en del árbol filogenético se presentan en un rango entre 0 y 100, estos indican la separación y relación entre especies.

Este árbol filogenético agrupa a los individuos de las subfamilias Euglossini, Bombini y Apini, el grupo Meliponini no se encuentra diferenciado, en la base del árbol (Fig. 22). El clado de los abejorros se encuentra dividido en dos grupos, separado por las especies de Apini, *Eufriesea mexicana* y *Frieseamelitta* sp. Dentro del clado Euglossini se encuentran 3 clados pequeños dónde se agrupan algunas especies, mientras que *Eulaema meriana* y *Aglae caerulea* son los grupos externos del clado.

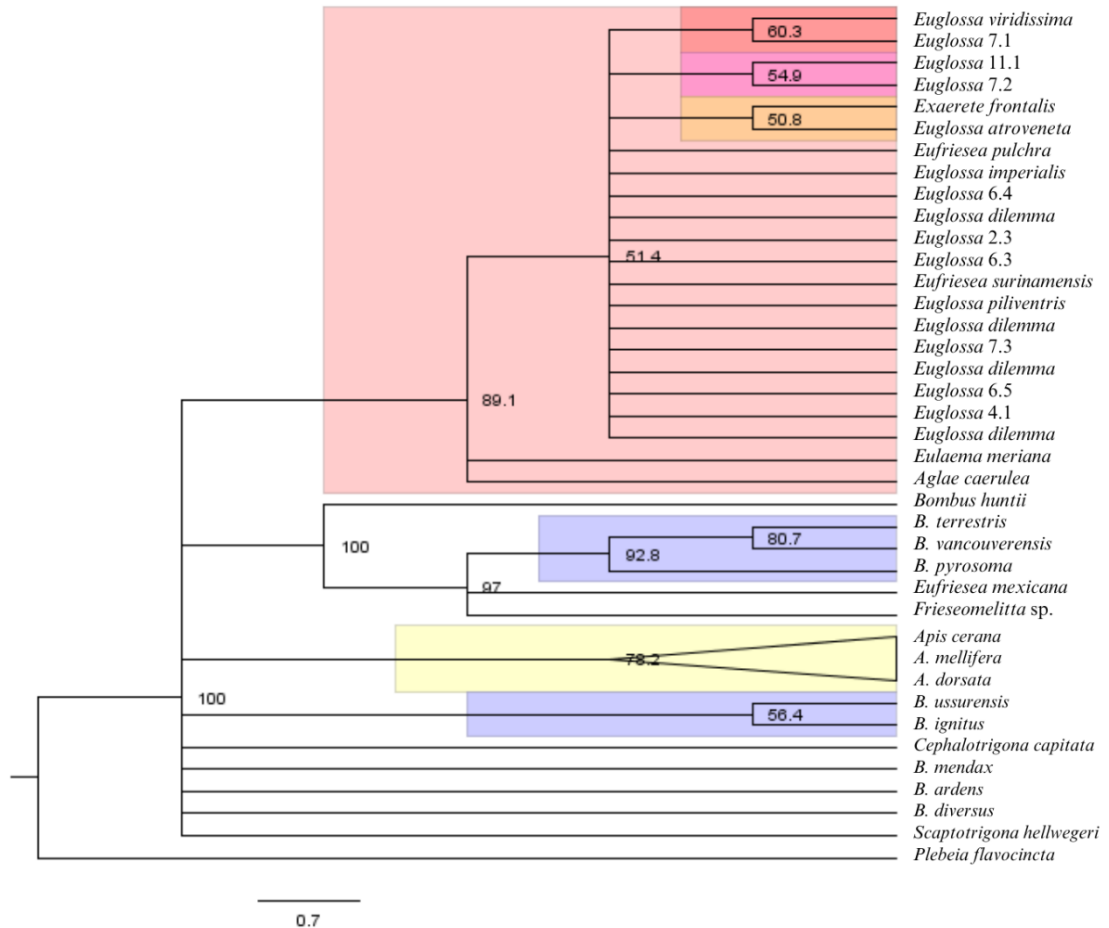


FIGURA 22. Árbol filogenético de distancia del gen 18S de las abejas corbiculadas. Los nodos de probabilidad en el árbol filogenético se presentan en un rango entre 0 y 100, estos indican la separación y relación entre especies.

VII. DISCUSIÓN

A. Listado de especies de la tribu Euglossini

La falta de estudios sobre la tribu Euglossini en Guatemala se refleja en las diferencias entre la información sobre las especies distribuidas en el país. Armas-Quiñonez (2009) presentó un listado preliminar con 27 especies, *Eufriesea* (6), *Euglossa* (16), *Eulaema* (3) y *Exaerete* (2). Mientras que la recopilación de información por Enríquez *et al.* (2012) reportan 27 especies, *Eufriesea* (7), *Euglossa* (13), *Eulaema* (5) y *Exaerete* (2). Además, Yoshimoto *et al.* (2018) únicamente presentan 14 especies de abejas de orquídeas. Por último, García *et al.* (2023) presentan un listado de 35 especies que incluye *Eufriesea* (8), *Euglossa* (20), *Eulaema* (4) y *Exaerete* (3).

El listado complementa la información de distribución geográfica y altitudinal, esencias para la colecta y fenología de 35 especies (Anexo 1). La actualización del listado facilita la futura colecta de ejemplares para investigaciones y contribuye al conocimiento ecológico y distribucional de las especies. Para especies como *Eufriesea concava* y *Euglossa tridentata* ahora se incluye Sacatepéquez en su distribución geográfica (García *et al.*, 2023).

En el listado se incluye la subespecie *Eulaema meriana flavescens*, que se caracteriza por las bandas de pelos completamente amarillos, a diferencia de *E. meriana*, que posee bandas de pelos con tonalidades rojizas. Esta subespecie se distribuye desde el norte de Centroamérica hasta Brasil (Sandoval-Arango *et al.*, 2023). Aún se definen como un grupo de especies crípticas, junto con otras subespecies, por la variación en el color del integumento. No obstante, el color del integumento no suele ser representativo para la distinción de especies (Ferrari & Melo, 2014).

Algunas especies como *Euglossa dilemma* y *E. viridissima* son especies crípticas, al igual que *E. obrima* y *E. villosa*. Pueden diferenciarse con la cantidad de dientes en la mandíbula y el color del integumento, respectivamente (Eltz *et al.*, 2011b; Hinojosa-Díaz

et al., 2011). Sin embargo, estas diferencias muchas veces son difíciles de identificar. Además, estas especies comparten distribución geográfica y se agrupan dentro del mismo subgénero (Figs. 12, 14). Aún se desconoce si comparten fuente de alimentación y recursos o si su fenología es la misma.

Para *E. dilemma* y *E. viridissima*, el análisis genético indica que estas especies pertenecen a un grupo monofilético pero aún no han sido separadas genéticamente (Eltz *et al.*, 2011^a; Brand *et al.*, 2017). Un análisis morfométrico de las alas de ambas especies tampoco logró separar a las especies, por lo que se propone que las diferencias en la mandíbula pertenezcan a morfotipos (Quezada-Euán *et al.*, 2015). Ambas especies tienen un amplio rango de distribución geográfica y altitudinal, pero *E. dilemma* se encontró en la laguna Chicabal, Quetzaltenango y también es atraída a vainilla, a diferencia de *E. viridissima*.

La separación de taxones o especies con base en el color del integumento no es una diferenciación respaldada por evidencia molecular (Ferrari & Melo, 2014). Las investigaciones sugieren que el color del integumento puede ser utilizado para delimitar taxonómicamente un grupo, si se habla de la coloración general o estructuras específicas, pero no en tonalidades. Sin embargo, en especies como *Euglossa townsendi*, y *E. stellfeldi* incluso el color general de todo el cuerpo varía según la variación latitudinal (Ferrari & Melo, 2014).

El listado de 35 especies es preliminar, hace falta mucho esfuerzo de muestreo en casi todo el país. En países vecinos a Guatemala, como México y Honduras, se reportan 47 y 19 especies de la tribu Euglossini, respectivamente (Skov, 2005; Juárez, 2021). Las especies que presentan en sus listados, que aún no se han reportado en Guatemala, podrían también encontrarse en el país. Sin embargo, el listado de México necesita revisarse, principalmente debido a sinonimias de especies, identificaciones incorrectas y reportes únicos y antiguos de especies (Skov, 2005). Es importante revisar más colecciones con

material proveniente de Guatemala, confirmar las identificaciones y hacer más trabajo genético sobre todas las especies posibles.

En el listado se encuentran *Eufriesea caerulescens*, *Euglossa championi* y *E. dressleri*, a pesar de que no se encontraron en las colecciones biológicas revisadas o durante las colectas en campo. Estos registros fueron incluidos según la distribución geográfica de las especies presentada por Roubik & Hanson (2004) y Moure (1968). Para *E. caerulescens* se tiene un registro de distribución de Panamá en 2012, además varios registros en México (Discover Life, 2012). Mientras que *E. championi* fue encontrada en Guatemala y México en 2011 y *E. dressleri* únicamente tiene registros de distribución al sur de Centroamérica y parte de Sudamérica (Discover Life, 2011). Estos registros no fueron incluidos dentro del listado, pues no se tiene información del sitio específico y los ejemplares no se encuentran en las colecciones biológicas.

Los ejemplares fueron identificados utilizando varias claves, a pesar de que muchas de ellas no cuentan con todas las especies descritas hasta la fecha, utilizan características crípticas y términos difíciles de comprender. Adicionalmente, son de otros países como Costa Rica y México, por lo que las especies incluidas no son las mismas. Debido a la complejidad que presentan, se elaboró una clave de identificación exclusiva para las especies de la tribu Euglossini que se distribuyen en Guatemala. La clave es una versión modificada de Roubik & Hanson (2004), Gonzalez *et al.*, (2017) y Michener *et al.* (1994).

La clave presentada (Anexo 1) incluye las 35 especies reportadas dentro del listado de esta investigación. Además, se incluyen figuras de estructuras morfológicas que facilitan la diferenciación entre especies. Para el género *Euglossa* se incluyen dibujos de las tibias medias, pues la presencia o ausencia y forma del penacho es clave para la distinción de especies.

Es necesario realizar claves de identificación de insectos específicos para cada país o sitio, para facilitar el monitoreo y conservación de especies. Además, constantemente se

describen nuevas especies o se realizan estudios filogenéticos que complementan las identificaciones taxonómicas. Las claves de Roubik & Hanson (2004), Gonzalez *et al.* (2017) y Michener *et al.* (1994) utilizan en su mayoría la morfología externa de las abejas. Mientras que la morfología de genitales masculinos de los machos rara vez se toma en cuenta, pues se logra diferenciar las especies con características externas (Hinojosa-Díaz, 2008). La clave de identificación utiliza la coloración del individuo para separar especies como *E. purpurea* y *E. mixta*. Esto se debe a que tienen colores distintivos como naranja metálico y azul oscuro metálico con los últimos esternitos rosados.

Se debe de continuar realizando investigaciones taxonómicas y mediciones morfométricas para encontrar diferencias estructurales. La información geográfica, altitudinal, fenología y esencias atrayentes que se presentan en el trabajo, proveen información muy importante para el conocimiento de las Euglossini en Guatemala. Esta actualización del listado servirá de base para futuras investigaciones y contribuye al conocimiento ecológico de las especies.

B. Distribución de las abejas de orquídeas en Guatemala

Las áreas de mayor riqueza de abejas son las zonas xéricas, con alta radiación solar y bajo índice de plantas forestales (Michener, 1979; Michener, 2007; Orr *et al.*, 2021). Análisis recientes han determinado que existe un gradiente latitudinal de riqueza de especies de abejas a nivel global, por lo que países como Argentina y Estados Unidos tendrán una mayor riqueza, que los países del trópico (Orr *et al.*, 2021; Casanelles-Abella *et al.*, 2023). Sin embargo, este patrón de riqueza y diversidad de abejas es contrario en las abejas de orquídeas (Roubik & Hanson, 2004).

La información que se ha generado hasta el momento de Euglossini de Guatemala, sugieren que la mayor diversidad se encuentra en los bosques tropicales húmedos. Esto confirma la información de algunos estudios que demuestran que existe una mayor

diversidad en bosques tropicales húmedos, a diferencia de hábitats secos y sabanas (De Freitas *et al.*, 2023). Los resultados de este trabajo muestran claramente este patrón de distribución con un mayor número de especies presentes en la bocacosta, Caribe y franja transversal del norte (Fig. 17).

Se observa que todos los géneros tienen una mayor presencia en la bocacosta, el Caribe y la franja transversal del norte. Zonas como el altiplano central y occidente tienen un menor número de registros (Fig. 17). Incluso, en departamentos de oriente como Zacapa, Jalapa o Jutiapa se registró un número menor de especies de la tribu Euglossini.

En zonas de bosque nuboso y tropical se registró una mayor riqueza de especies de abejas. Se registró un mayor número de especies en Alta Verapaz, Izabal y Suchitepéquez (Cuadro 2). No obstante, esto no indica que dichos departamentos tienen la mayor riqueza de abejas de orquídeas para el país. Esto se debe a que en estos departamentos el esfuerzo de muestreo fue mayor. Mientras que, en departamentos como Chiquimula, Escuintla y Quetzaltenango, solo se realizó una colecta.

No se tuvo el mismo esfuerzo o intensidad de muestreo en todos los departamentos. En reservas privadas de bosque nuboso como la Reserva Refugio del Quetzal, se realizaron muestreos durante todo el año y con varios puntos dentro del área. Mientras que en departamentos como Zacapa únicamente se realizaron tres muestreos a lo largo de toda investigación (Fig. 9). Para confirmar una mayor riqueza y abundancia de la tribu Euglossini en Guatemala será necesario aumentar la cantidad de muestreos en sitios áridos.

En departamentos como Chiquimula, Quetzaltenango y Petén, a pesar de que, sí se realizaron colectas, la cantidad de muestreos es muy pequeño para el tamaño del departamento y por lo tanto no conocemos bien su fauna (Fig. 9). Incluso en el departamento de Suchitepéquez, uno de los departamentos con más información sobre estas abejas (García & Monzón, 2022), los muestreos se limitan a las faldas del volcán Atitlán.

Para incrementar el número de especies de abejas de orquídeas en el listado, habría que aumentar los muestreos y monitoreos en diferentes partes a nivel nacional. En muchos departamentos aún se deben de realizar colectas, pues los registros son escasos o nulos. En Petén únicamente se registraron veinte ejemplares de seis especies y se tuvo pocos puntos de muestreo. La situación es similar en Chiquimula, Santa Rosa y Quetzaltenango, en donde hay muy pocos puntos de muestreo.

A lo largo de toda la investigación se colectaron pocos ejemplares de *Eufriesea*. Sin embargo, 6 de 8 especies del género se encontraron en Alta Verapaz. Mientras que, en 11 departamentos del país, aún no se ha encontrado el género. *E. concava*, *E. mexicana* y *E. rugosa* se encontraron en varios departamentos (Fig. 11). En Chiquimula y Escuintla solo se encontró una especie, y un ejemplar de cada una. *E. engeli* es una de las últimas especies registradas para Guatemala; fue recientemente descrita del área de Tuxtla Gutiérrez, México (García *et al.*, 2023; Gonzalez *et al.*, 2017).

La distribución geográfica del género *Euglossa* se presenta según los subgéneros *Euglossa*, *Dasystilbe*, *Glossura* y *Glossurella*. La mayoría de las especies del subgénero *Euglossa* tienen una distribución conocida mayor en la franja transversal del norte, bocacosta y el Caribe (Fig. 12). Solo una especie, *E. variabilis*, se encontró en Petén y *E. purpurea* en Quiché. Asimismo, *E. heterostica* era conocida desde Costa Rica hasta Colombia, pero se presentó la extensión de rango de distribución hasta Alta Verapaz, Guatemala (García *et al.*, 2023).

Todas las especies de *Euglossa* (*Glossura*) se encuentran en departamentos al norte del país (Fig. 13). *E. allosticta* es un nuevo registro para Guatemala presentado por García *et al.* (2023) y únicamente se conoce para Alta Verapaz. Esta especie estaba reportada desde Costa Rica hasta el Amazonas, sin embargo su distribución actualizada se encuentra hasta el norte de Centroamérica (García *et al.*, 2023). Los subgéneros *Dasystilbe* y *Glossurella* presenta la misma tendencia de distribución que el subgénero *Euglossa*. *Euglossa villosa*

se encontró solamente en un lugar, mientras que las otras especies se conocen de la bocacosta y la franja transversal del norte (Fig. 14).

Eulaema es un género con una amplia distribución geográfica en Guatemala. La distribución de *E. polychroma*, *E. cingulata* y *E. meriana*, abarca casi todo el país, desde la zona del Pacífico hasta Petén (Fig. 15). *Eulaema seabrai*, únicamente se encontró en tres departamentos, Alta Verapaz, Izabal y Suchitepéquez. *E. seabrai* es una especie difícil de encontrar y únicamente se obtuvieron tres registros.

De *Exaerete azteca* únicamente se encontró un ejemplar en Izabal, mientras que *E. frontalis* y *E. smaragdina* en varios sitios en diferentes regiones del país (Fig.16). En Suchitepéquez y Quetzaltenango estas dos especies son simpátricas. *E. smaragdina* tiene la distribución geográfica más amplia, se conoce del norte y sur del país.

Los resultados muestran que muchas especies comparten algunas áreas o regiones geográficas. Esto se debe a que estos lugares cumplen con las condiciones para tener diferentes nichos. Incluso, se ha identificado que especies de diferentes géneros dentro de los euglosinos comparten recursos de polinización, por lo que es de esperarse que en un mismo sitio se encuentren múltiples especies del grupo (Miranda *et al.*, 2021).

Al aumentar la altitud, cambian las condiciones abióticas y la composición de los bosques y ecosistemas. De esta forma estos factores están asociados a la riqueza y diversidad de fauna en un sitio (Pinto *et al.*, 2019). Se ha identificado que la composición de abejas cambia a lo largo del gradiente altitudinal, con una disminución en la cantidad de especies disminuye al aumentar la altitud (Dec & Alves Dos Santos, 2019; Pinto *et al.*, 2019). Para las abejas de orquídeas se cree que el cambio en la abundancia entre sitios se relaciona directamente con la presencia de orquídeas. Esto se debe a que las orquídeas liberan sus esencias para atraer polinizadores a temperaturas específicas (Dec & Alves Dos Santos, 2019; Ramirez, 2019).

Las abejas de orquídeas presentan mayor riqueza y abundancia a menor altitud, (Machado *et al.*, 2018; Dec & Alves Dos Santos, 2019; Pinto *et al.*, 2019). Este patrón altitudinal se ve reflejado en los datos obtenidos y recopilados en el Cuadro 4. La mayor riqueza de especies se encontró por debajo de 1500 m de altitud, mientras que por arriba de 2000 m solo se encontraron cuatro especies.

Además, se observa que a diferencia del resto de la tribu Euglossini, *Exaerete* únicamente se encuentra por debajo de 1500 m. Únicamente 4 de 25 especies se encontraron en todo el gradiente altitudinal estudiado. Mientras que algunas especies como *Eufriesea schmidtiana* únicamente se ha encontrado por debajo de 500 m. Las diferencias en el rango altitudinal de las especies de la tribu podrían indicar que no todas comparten un mismo nicho y tienen diferente tolerancia a la temperatura y otras condiciones abióticas.

C. Fenología

La actividad de vuelo de los polinizadores ha sido enfoque de estudio a lo largo de los años debido a su sincronización con la floración de las plantas. Para las abejas de la tribu Euglossini se ha evidenciado que su forrajeo está relacionado con la temperatura a la cual las orquídeas liberan sus aromas (Mitko *et al.*, 2016). Esto se debe a que estas flores requieren de una temperatura especie-específica para liberar la esencia y atraer a polinizadores especialistas (Mitko *et al.*, 2016; Allen *et al.*, 2019).

Se ha documentado que el forrajeo en abejas comienza con temperaturas moderadas, y usualmente desde temprano en la mañana. Entre grupos suele ser muy variable, pues las abejas generalistas logran adaptarse a cambios en la temperatura, mientras que las abejas especialistas suelen detener el forrajeo, si las condiciones no son óptimas (Roubik & Hanson, 2004; Hanson *et al.*, 2021).

En el caso del género *Eufriesea*, los resultados muestran que todas las especies están activas entre abril y noviembre, pero el resto de los meses no se han encontrado (Cuadro

6). Esta información coincide con la época lluviosa en el país, que comienza entre abril y mayo y termina entre octubre y noviembre. Mientras que entre diciembre y marzo es época seca (Bardales *et al.*, 2019).

Este patrón en la actividad de especies no se observa en *Eulaema* (Cuadro 6). Especies como *E. polychroma* se encuentran activas durante todo el año, y han sido colectadas todos los meses. De igual forma, para *E. meriana* y *E. cingulata* se tienen registros a lo largo de casi todos los meses del año. Por último, la abeja *E. seabrai* se ha colectado únicamente en julio y agosto (Cuadro 6). Esto podría indicar que, dentro de este género, la especie *E. seabrai* podría ser especialista. Además, de ser la especie con menor número de ejemplares en las colecciones biológicas y solo haberse encontrado hasta el momento en tres departamentos.

Los géneros *Euglossa* y *Exaerete* presentan el mismo patrón que *Eulaema*, pues sus especies se encontraron activas durante todo el año (Cuadro 6). La información en el Cuadro 6 presenta la partición de nichos entre especies de abejas de orquídeas a lo largo del año. Especies como *E. allostica* fue colectada visitando *Mormodes nagelii* al igual que *E. villosa*. Sin embargo, *E. villosa* únicamente se reporta activa en octubre, mientras que *E. allosticta* forrajea durante junio y julio (Cuadro 6).

En algunos casos como para *Euglossa mixta*, los reportes de actividad no presentan continuidad entre los meses del año. Esto puede deberse a la falta de muestreo durante esos meses o que las condiciones climáticas de los sitios no eran óptimas durante la colecta. No obstante, también podría indicar que sus fuentes de alimento no se encontraban en floración.

La mayor actividad de abejas de orquídeas, documentadas en este trabajo, es durante las mañanas (Cuadro 7). Es muy probable que las temperaturas a estas horas sea el preferido para sus actividades de forrajeo (Hanson *et al.*, 2021). La información recabada

en este trabajo apoya esta información, pues entre 08:00 y 12:00 se colectó la mayoría de especies.

Para algunas especies, como *Eulaema meriana* y *Euglossa dilemma*, se encontraron ejemplares durante todas las horas de muestreo. Mientras que para especies como *E. obtusa*, solo se obtuvo un registro entre 11:00 y 12:00. Esto podría indicar que *E. obtusa* es una especie especialista, cuyos recursos liberan las esencias atrayentes a las horas indicadas anteriormente. Sin embargo, aún se desconoce la orquídea visitada por esta abeja. De igual forma, especies como *Eufriesea mexicana* y *E. schmidtiana* tienen un vuelo temprano, pero luego de las 08:00 de la mañana ya no se encuentran activas. Mientras que especies como *Euglossa atroveneta* se encontró volando desde las 09:00 hasta las 15:00.

La información de fenología de las abejas de orquídeas debe de acompañarse de un estudio sobre sus recursos florales. Sin embargo, para muchas especies se desconoce sus flores atrayentes o fuentes de alimentación. Además, el estudio fenológico se ve limitado por la falta de trabajo taxonómico y molecular para las hembras de muchas especies.

D. Visitas de abejas de la tribu Euglossini a orquídeas

Se estima que entre el 40 y 55% de orquídeas son polinizadas por abejas, no solo de la tribu Euglossini, también de las familias Andrenidae y Apidae. Además de otros insectos como Diptera, Lepidoptera y Coleoptera (Ray & Gillett-Kaufman, 2022; Ackerman *et al.*, 2023). Las orquídeas son angiospermas altamente especializadas en las interacciones con animales (Perkins *et al.*, 2023). Ackerman *et al.* (2023) reportan alta incidencia de especialización en estructuras florales, tamaño y esencia de orquídeas para la atracción de polinizadores. No obstante, las visitas a flores no indican polinización, pues algunas abejas visitan las flores para el aprovechamiento de las esencias y no tienen una relación mutualista (Ackerman *et al.*, 2023).

En Guatemala el conocimiento sobre las preferencias de visita de flores por las abejas de orquídeas es muy escasa. Aparte de colectas esporádicas, es muy difícil adquirir esta información debido a que encontrar orquídeas en floración en ambientes naturales no es fácil. Muchas veces también se encuentran fuera del alcance para coleccionar. En total se colectaron e identificaron 72 abejas; *Euglossa* (70), *Eulaema* (1) y *Eufriesea* (1). Durante los meses de colecta no se documentó ni colectó ningún ejemplar del género *Exaerete*. Además, para especies como *Euglossa allosticta*, *E. variabilis* y *E. townsendi* se presenta información inédita sobre las visitas a orquídeas

En flores como *Catasetum integerrimum* y *Gongora claviodora*, únicamente se colectó una especie, *Eulaema cingulata* y *Euglossa purpurea*, respectivamente. En el caso de *Gongora*, este es un patrón esperado, pues se ha documentado que cada especie de flor es visitada por entre una y cinco especies de euglosinos (Hetherington-Rauth & Ramírez, 2016). Mientras que en especies como *Stanhopea whittenii* se registró la visita de tres especies de abejas de orquídeas. También se observa que especies como *E. obrima* visita múltiples especies de orquídeas, a pesar que solo se tenía registrado una colecta en *Bidens odorata* (Asteraceae) de México al describir la especie (Hinojosa-Díaz *et al.*, 2011). Asimismo, para *E. atroveneta* tampoco se tenía el registro de visitas de orquídeas o posible polinización. Roubik & Hanson (2004) únicamente presentan cineol y eugenol como atrayentes de la especie.

Ramírez (2019) presenta relaciones entre la tribu Euglossini y orquídeas. La información presentada en el Cuadro 5 complementa la información sobre visitas florales de Ramírez (2019), pues también se encontró que *Euglossa imperialis* visita el género *Gongora* y *Eulaema cingulata* visita el género *Catasetum*. Roubik & Hanson (2004) incluyen un amplio listado de especies de orquídeas que atraen a *E. cingulata*, donde se incluye *C. integerrimum*.

E. Colecta con aceites esenciales

La técnica más utilizada para la colecta de abejas de la tribu Euglossini se basa en el uso de aceites esenciales, a pesar de que esta metodología únicamente atrae a los machos. Esto se debe a que las esencias comerciales imitan las fuertes fragancias de las orquídeas que se utilizan por los machos para el cortejo y la selección sexual, un importante factor para la evolución de la comunicación de abejas (Henske *et al.*, 2023). Los aromas específicos de cada orquídea potencian la especificidad de polinización y reduce la pérdida de polinias en polinizadores no exitosos (Gerlach & Schill, 1991).

Existen dos métodos de colecta que utilizan los aceites esenciales como atrayentes, uno pasivo y uno activo. En el método de colecta activo se utiliza la red de insectos para capturar a los ejemplares atraídos a cada esencia. Mientras que el método pasivo utiliza trampas. Ambos métodos pueden ser utilizados en las investigaciones. Sin embargo, durante el método pasivo algunas abejas pequeñas pueden escapar de la trampa (Viana *et al.*, 2021).

La colecta de abejas de orquídeas, con los ocho aceites esenciales utilizados con el método activo, fue efectiva. En el Cuadro 4 se presenta la información para diez esencias, pues algunos de los ejemplares revisados en las colecciones biológicas contaban con esta información. El eucalipto atrajo a 21 especies durante las colectas en campo, mientras que otros como el benzil acetato y la menta únicamente atrajeron a dos especies. López (2018) obtuvo resultados similares a los presentados en el Cuadro 4, en los cuáles el eucalipto y salicilato de metilo atrajeron el mayor número de especies. Actualmente se conocen hasta 40 atrayentes esenciales sintéticos para atraer a abejas de orquídeas provenientes de fuentes naturales, por lo que al usar otros químicos podríamos encontrar más especies de abejas o información nueva.

Con cineol fueron colectadas cinco especies de *Eufriesea*. Esta información coincide con lo presentado por Roubik & Hanson (2004), pues gran parte de las especies de

Eufriesea presentadas en el libro son atraídas a esta esencia. *Exaerete frontalis* y *E. smaragdina* fueron colectadas con los mismos atrayentes químicos. Tanto el eucalipto, como el eugenol son esencias que atraen a ambas especies, y coincide con lo presentado por Roubik & Hanson (2004). A pesar de que el eucalipto es una especie exótica en nuestro país, es el más efectivo en las colectas realizadas y en investigaciones adicionales. A diferencia de esencias como la vainilla, que es originada una orquídea nativa de Guatemala, que no atrae muchas especies (López, 2018).

La esencia de las orquídeas polinizadas por la tribu Euglossini, se componen de monoterpenos y moléculas aromáticas. Las orquídeas con un fuerte aroma tienen una gran cantidad de estas moléculas en la fragancia (Gerlach & Schill, 1991). Para algunas especies de orquídeas del género *Catasetum*, se ha estudiado su composición molecular y se ha demostrado que cuenta con al menos 13 monoterpenos y 6 compuestos aromáticos (Milet-Pinheiro *et al.*, 2022).

El uso de otras esencias como 1,4-dimetoxibenceno y *trans-carvone* oxide atraen especies poco comunes como *E. hemicholra* y *Eufriesea mexicana*. Esta última esencia es extraída de la orquídea *Catasetum maculatum* (Lindquists *et al.*, 1985). Por lo que el uso de aceites esenciales adicionales a los ocho utilizados durante la investigación, podría atraer diferentes especies y ampliar el listado de especies reportadas para Guatemala.

Estudios sobre especies simpátricas de abejas han encontrado que la composición de aceites colectados, son significativamente diferentes (Mitko *et al.*, 2016). La composición única de la mezcla de esencias separa y evita la interferencia entre especies. Se hipotetiza que esto es el resultado de una adaptación sensorial específica que evolucionó gracias a la reproducción (Mitko *et al.*, 2016).

F. Modelos de distribución

Los modelos de distribución son herramientas de predicción espacial de especies en base a características bióticas y abióticas (Sydenham *et al.*, 2023). Se ha demostrado que el uso de estos mapas es efectivo al indicar posible distribución, riqueza de especies y movimientos poblacionales (Sydenham *et al.*, 2022). Los modelos para las especies de abejas de orquídeas indican la posible presencia de estas especies en Guatemala, según las características abióticas. Estos son importantes para predecir en donde podría encontrarse las especies aún no colectadas

Roubik & Hanson (2004) indican que la distribución geográfica de *Eufriesea caerulescens* abarca desde México hasta Honduras. Sin embargo, no indican la distribución altitudinal, nido o hábitat. En GBIF, *E. caerulescens* se ha georreferenciado desde el norte de México hasta Chiapas. La predicción espacial indica que su distribución sería en occidente, altiplano central y parte de oriente en Guatemala (Fig.18). Principalmente, se predice que se encuentra en Totonicapán, Sololá, Jutiapa y Chiquimula. Durante los esfuerzos de colecta, no se visitaron todos los sitios o las colectas fueron limitadas.

La distribución potencial de *Euglossa championi* en Guatemala, según las características abióticas de los sitios, se debería encontrar en parte de occidente y la franja transversal del norte (Fig. 19). Principalmente se podría encontrar en los departamentos de Alta Verapaz, Huehuetenango y Quiché. Los registros georreferenciados de GBIF y DiscoverLife, indican que la especie se distribuye desde Chiapas hasta Ecuador y Colombia (Discover Life, 2011). Además, Roubik & Hanson (2004) indican que esta especie se encuentra por debajo de 1500 m y visita orquídeas como *Mormodes*, *Notylia* y *Stanhopea*. Para confirmar la presencia de la especie en Guatemala sería necesario realizar más colectas en Alta Verapaz y los otros departamentos dónde se podría encontrar la especie.

E. dressleri tiene una distribución geográfica conocida desde Costa Rica hasta Colombia (McDonald *et al.*, 2022). Durante esta investigación no se colectó ningún ejemplar en Guatemala y tampoco se encontró dentro de las colecciones biológicas. Sin embargo, fue agregado al listado de especies, pues Armas-Quíñonez (2009) indica que se contaba con un ejemplar dentro de las colecciones biológicas y García *et al.* (2023) indican que se encuentra en Izabal. Según el modelo de distribución potencial, esta especie podría encontrarse en Izabal y la bocasota (Fig. 20). En el listado preliminar presentado en el Anexo 1 no se incluye la información, pues no se localizó el ejemplar dentro de las colecciones de CECON.

Estas especies se encuentran potencialmente en los sitios dónde el esfuerzo de muestreo ha sido limitado. Por lo que se deben de realizar muestreos en esos departamentos para confirmar la presencia. Las predicciones espaciales generadas indican su presencia en sitios dónde otras abejas de orquídeas ya han sido encontradas. Al ser especies simpátricas, las abejas de la tribu Euglossini, podrían compartir distribución geográfica y sus nichos (Silva *et al.*, 2014).

A pesar de utilizar únicamente factores abióticos para generar los modelos de distribución, estos confirman la posibilidad de presencia de las especies en Guatemala. Se ha demostrado que los modelos de distribución geográfica para abejas de orquídeas basados únicamente en características abióticas son eficientes en la predicción de presencia o ausencia (Miranda *et al.*, 2021). Estos modelos para polinizadores pueden utilizarse para la conservación y creación de áreas con sus fuentes de alimentación (Nava-Bolaños *et al.*, 2023).

G. Filogenia

Las abejas corbiculadas, Euglossini, Bombini, Apini y Meliponini, son el grupo modelo para el estudio de la evolución del comportamiento social en insectos (Porto & Almeida,

2021a). Las cuatro subfamilias son distintivas dentro del resto de especies de la superfamilia Apoidea, tanto por la morfología como por el comportamiento social o eusocial (Porto & Almeida, 2021). El estudio de la eusocialidad aún no define el origen de este comportamiento y debate la posición de los cuatro taxones (Kawakita *et al.*, 2008; Cardinal *et al.*, 2010).

A partir de estudios de los genes 16S, CytB, 28S y opsina, se ha identificado que Bombini y Meliponini son grupos hermanos (Kawakita *et al.*, 2008). Sin embargo, también se ha propone la siguiente relación entre las abejas corbiculadas: Euglossini + (Bombini + (Meliponini + Apini)), que posiciona a las abejas de orquídeas como grupo hermano (Porto & Almeida, 2021).

Los resultados posicionan a la tribu Euglossini como grupo hermano al resto de subfamilias, utilizando el gen 18S (Figs. 21 y 22). Sin embargo, no define por completo la posición de todas las especies de abejas de orquídeas, pues *Eufriesea mexicana* aparece fuera del clado. También, las especies de *Euglossa* no se agrupan de manera esperada, pues las secuencias del género se encuentran mezcladas con *Eufriesea* y *Exaerete*, y tampoco se logra identificar las especies.

El método bayesiano fue efectivo para la reconstrucción filogenética de las abejas corbiculadas utilizando la región 18S. A pesar de las politomías y la baja diferenciación genética dentro de los clados. Se definieron los taxones de abejas de orquídeas, abejorros y abejas melíferas. Sin embargo, el grupo de abejas sin aguijón, no se encuentra diferenciado, pues *Frieseomelitta* sp. no se encuentra agrupada con las demás especies. Para definir el clado de Meliponini, se recomienda utilizar otra especie, fuera de la tribu, como grupo externo.

El distanciamiento genético de las abejas corbiculadas presenta baja diferenciación genética del clado Euglossini, con la región 18S (Fig. 22). Dentro de los clados se forman

politomías entre *Euglossa*, *Exaerete frontalis* y *Eufriesea surinamensis*. Mientras que *Eulaema meriana* y *A. caerulea* se separan del resto de especies de abejas de orquídeas.

En ambos árboles filogenéticos las relaciones entre especies no se definen correctamente, a pesar de que algunos nodos tienen buen soporte. Los valores más bajos de los nodos se encuentran dentro de la tribu Euglossini (Fig. 22). Esto podría deberse a la falta de información genética de la tribu Euglossini y las otras subfamilias de abejas corbiculadas. Debido a los valores de los nodos entre las secuencias de abejas de orquídeas, no se logró identificar las especies de hembras de *Euglossa*.

Con el método de reconstrucción filogenética utilizando el gen 18S se obtuvieron resultados similares, que posicionan a la tribu Euglossini como un grupo hermano del resto de subfamilias. Porto y Almeida (2021) también presentan a las abejas de orquídeas como el grupo hermano de las abejas corbiculadas. Además, las investigaciones reflejan que el género *Exaerete* es el grupo hermano dentro de la tribu (López-Uribe & Del Lama, 2007; Cardinal *et al.*, 2010; Ramírez *et al.*, 2010; Porto & Almeida, 2021b).

Exaerete y *Aglae* son los únicos géneros de abejas cleptoparásitas dentro de las abejas corbiculadas. Esto ha generado debate respecto a la posición del grupo y la evolución del parasitismo, pues se cree que se dio en *Exaerete*, *Aglae* y *Euglossa* y luego se perdió en *Euglossa*. Esta hipótesis se presenta en base a una estrecha relación entre *Exaerete* y *Euglossa*, aunque también se propone que el parasitismo puede ser un tipo de evolución independiente (Cardinal *et al.*, 2010). Sin embargo, en los árboles filogenéticos no se comprueba esta hipótesis, pues los géneros se encuentran alejados entre ellos.

Para comprender las relaciones filogenéticas entre especies de abejas de orquídeas, utilizando el gen ribosomal 18S, se debe de continuar la secuenciación de ejemplares. Al tener más secuencias, la reconstrucción filogenética podría diferenciarse con un mejor soporte de nodos y establecer las relaciones entre géneros. Además, se podría separar las especies dentro de los géneros, permitiendo así, la identificación de hembras de *Euglossa*.

VIII. CONCLUSIONES

- Se reportan 35 especies de 4 géneros de la tribu Euglossini para Guatemala, 8 *Eufriesea*, 20 *Euglossa*, 4 *Eulaema* y 3 *Exaerete*.
- Los departamentos con un mayor número de especies de abejas de orquídeas son Alta Verapaz (28 especies), Izabal (21) y Suchitepéquez (16), mientras que los departamentos con menor riqueza son Chimaltenango (1), Quiché (2) y Retalhuleu (2).
- El método de colecta activa con 8 aceites esenciales fue efectivo y el eucalipto fue la esencia comercial que atrajo la mayor cantidad de especies.
- 18 especies de abejas de orquídeas vuelan por arriba de los 1500 m, mientras que 31 especies se encuentran entre 0 y 1500 m de altitud.
- Entre junio y agosto y las 09:00 am – 12:00 pm se encontró el mayor número de especies de abejas de orquídeas activas, mientras que de diciembre a febrero y a partir de la 13:00 pm el número de especies activas se reduce.
- Se colectaron 13 especies abejas de orquídeas visitando 19 especies de orquídeas en la región de Alta Verapaz y se identificó especies generalistas y especialistas, como *Euglossa obrima* y *Eufriesea engeli*, respectivamente
- Los modelos de distribución, elaborados con los índices de temperatura y precipitación, para *Eufriesea caerulea*, *Euglossa championi* y *E. dressleri* indican que las especies podrían encontrarse en Guatemala, en el altiplano central, occidente y la bocacosta, respectivamente.
- Se generaron 15 nuevas secuencias de la región 18S para *Euglossa* en Guatemala que estarán disponibles en NCBI
- La reconstrucción filogenética de las abejas corbiculadas con las secuencias generadas de la región 18S de *Euglossa*, fue efectiva para la separación de subfamilias, pero no para identificar las hembras secuenciadas

IX. RECOMENDACIONES

Las abejas de orquídeas son un grupo de polinizadores importante en todo el Neotrópico, cuyo número de especies descritas ha aumentado en los últimos años. Sin embargo, en Guatemala continúan siendo un grupo poco investigado y conocido por el público en general. Para complementar la información presentada, se recomienda principalmente realizar muestreos en todo el país, y aumentar los muestreos por departamento. Específicamente en departamentos como Retalhuleu, Petén, Totonicapán, San Marcos y Baja Verapaz. Al momento de realizar colectas se debe de incluir la información del atrayente o flor y la hora dónde y cuándo se colectó, para contribuir a la información presentada.

Se recomienda el uso de aceites esenciales adicionales con diferente composición química. Esto podría aumentar la cantidad de especies atraídas y completar el listado de especies de abejas de orquídeas en Guatemala. Adicionalmente, se recomienda realizar una comparación entre la composición de los aceites comerciales y las esencias de orquídeas que atraen a las abejas, para definir si existen similitudes entre ambos.

También se debe de continuar con el monitoreo y captura de euglosinos en orquídeas en floración. Se recomienda realizar estos muestreos a nivel nacional, para evaluar si existen cambios en sus patrones de visita a orquídeas, según su distribución geográfica y altitudinal. Estos muestreos pueden complementarse con investigaciones de metagenómica de ADN ambiental, tomando muestras de flores para identificar posibles polinizadores. Esta información contribuiría al conocimiento sobre la ecología de las abejas y puede ayudar a establecer estrategias de conservación de orquídeas y sus polinizadores.

Los modelos de distribución permitieron evaluar la posible distribución de las especies a nivel nacional, al no ser registradas durante la investigación. Sin embargo, se recomiendan la inclusión de factores bióticos a los modelos para delimitar el área de probable distribución geográfica y altitudinal. Incluir estas características permitiría

establecer los nichos ecológicos más precisos para las especies. Se recomienda también ingresar los nuevos registros de la tribu Euglossini a plataformas de georreferenciación, para que la información esté disponible al público. Incluir esta información permitiría generar mapas y modelos de distribución con mayor precisión y que puedan ser utilizados para todo el Neotrópico.

Además, los resultados presentados en esta investigación pueden ser utilizados para estudios biogeográficos que complementarían al conocimiento de la tribu Euglossini. Se recomienda realizar estudios de biogeografía de abejas para comprender sus patrones evolutivos e identificar zonas de endemismo de abejas en Guatemala. El conocimiento de polinizadores y su distribución a nivel nacional permitirá implementar estrategias de conservación en zonas agrícolas, urbana y forestales.

Para el estudio filogenético de las especies, se recomienda la secuenciación de más ejemplares de todos los géneros a lo largo de todo el país. La información complementa estudios genéticos de la tribu Euglossini y de abejas corbiculadas, la identificación de hembras, estudios morfométricos y dimorfismos sexuales. Además, el esclarecimiento de la posición filogenética de las subespecies como *Eulaema meriana flavecens* y los subgéneros de *Eufriesea*. Estos estudios pueden complementarse con otras regiones genéticas, como la arginina quinasa, CO1, elementos ultraconservados y cromosomas sexuales. Los estudios filogenéticos podrían acompañarse también, de una redescipción de especies y descripción de hembras para permitir su identificación con claves taxonómicas.

La información presentada es la línea base para investigación de abejas de orquídeas. Se recomienda principalmente continuar con los estudios del grupo, ya que son de gran importancia para las orquídeas y otras flores en el Neotrópico. Por último, se debe de actualizar el listado de abejas de orquídeas y su información de colecta, para que pueda ser utilizado en estudios específicos y la correcta implementación de estrategias de conservación.

La fenología de las abejas de orquídeas aún debe de ser estudiada, por lo que se recomienda la estandarización del método. Complementar la información presentada de las horas y meses de actividades de las abejas ayudaría a evaluar las poblaciones de estos polinizadores. Además, de evaluar si pueden ser utilizados como un grupo indicador de salud de ecosistemas a través del tiempo.

X. LITERATURA CITADA

Ackerman, J. D., Phillips, R. D., Tremblay, R. L., Karremans, A., Reiter, N., Peter, C. I., Bogarín, D., Pérez-Escobar, O. A., & Liu, H. (2023). Beyond the various contrivances by which orchids are pollinated: Global patterns in orchid pollination biology. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 202(3), 295-324. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boac082>

Allen, L., Reeve, R., Nousek-McGregor, A., Villacampa, J., & MacLeod, R. (2019). Are orchid bees useful indicators of the impacts of human disturbance? *Ecological Indicators*, 103, 745-755. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.02.046>

Almeida, E. A. B., Bossert, S., Danforth, B. N., Porto, D. S., Freitas, F. V., Davis, C. C., Murray, E. A., Blaimer, B. B., Spasojevic, T., Ströher, P. R., Orr, M. C., Packer, L., Brady, S. G., Kuhlmann, M., Branstetter, M. G., & Pie, M. R. (2023). The evolutionary history of bees in time and space. *Current Biology*, S0960982223009120. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.07.005>

Anjos-Silva, E. J. dos, Camillo, E., & Garófalo, C. A. (2006). Occurrence of *Aglae caerulea* Lepeletier & Serville (Hymenoptera: Apidae: Euglossini) in the Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso State, Brazil. *Neotropical Entomology*, 35(6), 868-870. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2006000600024>

Armas-Quiñonez, A. G. (2009). Riqueza y distribución potencial de las abejas de las abejas euglosinas (Apinae: Euglossini) en Guatemala. *Universidad de San Carlos de Guatemala*.

Armas-Quiñonez, G., Ayala-Barajas, R., Avendaño-Mendoza, C., Lindig-Cisneros, R., & del-Val, E. (2020). Bee diversity in secondary forests and coffee plantations in a transition between foothills and highlands in the Guatemalan Pacific Coast. *PeerJ*, 8, e9257. <https://doi.org/10.7717/peerj.9257>

Bardales, W., Castañón, C., & Herrera, J. (2019). *Clima de Guatemala: Tendencias observadas e índices de cambio climático*. Editorial Universitaria UVG.

Borrell, B. J. (2005). Long Tongues and Loose Niches: Evolution of Euglossine Bees and Their Nectar Flowers. *Biotropica*, 37(4), 664-669. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00084.x>

Bossert, S., Murray, E. A., Blaimer, B. B., & Danforth, B. N. (2017). The impact of GC bias on phylogenetic accuracy using targeted enrichment phylogenomic data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 111, 149-157. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.03.022>

Boosert, S., Murray, E., Almeida, E., Brady, S., Blaimer, B., & Danforth, B. (2019). Combining transcriptomes and ultraconserved elements to illuminate the phylogeny of Apidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 130, 121-131.

Brand, P., Saleh, N., Pan, H., Li, C., Kapheim, K. M., & Ramírez, S. R. (2017). The Nuclear and Mitochondrial Genomes of the Facultatively Eusocial Orchid Bee *Euglossa dilemma*. *G3: Genes|Genomes|Genetics*, 7(9), 2891-2898. <https://doi.org/10.1534/g3.117.043687>

Cameron, S. Y. A., & Mardulyn, P. (2001). Multiple Molecular Data Sets Suggest Independent Origins of Highly Eusocial Behavior in Bees (Hymenoptera: Apinae). *SYSTEMATIC BIOLOGY*, 50.

Cappellari, A., Ortis, G., Mei, M., Paniccia, D., Carrossa, E., Eccheli, C., Facchetti, S., Lorenzon, G., & Marini, L. (2023). Does pollinator conservation promote environmental co-benefits? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 356, 108615. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2023.108615>

Cardinal, S., Straka, J., & Danforth, B. N. (2010). Comprehensive phylogeny of apid bees reveals the evolutionary origins and antiquity of cleptoparasitism. *Proceedings of the*

National Academy of Sciences, 107(37), 16207-16211.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1006299107>

Casanelles-Abella, J., Fontana, S., Meier, E., Moretti, M., & Fournier, B. (2023). Spatial mismatch between wild bee diversity hotspots and protected areas. *Conservation Biology*, 37(4), e14082. <https://doi.org/10.1111/cobi.14082>

Chen, H., Wang, J., Cheng, Y., Wang, C., Liu, H., Bian, H., Pan, Y., Sun, J., & Han, W. (2019). Application of Protein-Based Films and Coatings for Food Packaging: A Review. *Polymers*, 11(12), 2039. <https://doi.org/10.3390/polym11122039>

Danforth, B.N., J. Fang, S. Sipes, S.G. Brady, E.A.B. Almeida, J.R. Litman, and S.Cardinal (2011). Phylogeny and molecular systematics of bees (Hymenoptera: Apoidea). Cornell University, Ithaca, NY
[<https://www.danforthlab.entomology.cornell.edu/research/resources/>]

De Freitas, C. D., Novais, S., Dos Santos Júnior, J. E., Resende, F. M., Oki, Y., & Fernandes, G. W. (2023). Distribution patterns of orchid bees in xeric and mesic habitats on a tropical mountaintop. *Insect Conservation and Diversity*, 16(5), 658-673. <https://doi.org/10.1111/icad.12665>

Dec, E., & Alves Dos Santos, I. (2019). Species Distribution of Euglossini Bees (Hymenoptera: Apidae) at an Altitudinal Gradient in Northern Santa Catarina. *Sociobiology*, 66(4), 568. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v66i4.3436>

Eltz, T., Fritsch, F., Pech, J. R., Zimmermann, Y., Ramírez, S. R., Quezada-Euan, J. J. G., & Bembé, B. (2011a). Characterization of the orchid bee *Euglossa viridissima* (Apidae: Euglossini) and a novel cryptic sibling species, by morphological, chemical, and genetic characters: CRYPTIC SIBLING SPECIES OF ORCHID BEES. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163(4), 1064-1076. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2011.00740.x>

Eltz, T., Fritsch, F., Pech, J. R., Zimmermann, Y., Ramírez, S. R., Quezada-Euan, J. J. G., & Bembé, B. (2011b). Characterization of the orchid bee *Euglossa viridissima* (Apidae: Euglossini) and a novel cryptic sibling species, by morphological, chemical, and genetic characters: CRYPTIC SIBLING SPECIES OF ORCHID BEES. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163(4), 1064-1076. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2011.00740.x>

Enríquez, E., Yurrita, R., Ayala, R., Marroquí-n, A., & Griswold, T. (2012). Diversidad de abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) de Guatemala. En *Biodiversidad de Guatemala* (1-2, pp. 281-299). Universidad del Valle de Guatemala.

Erharter, G. H., Steinbichler, M., Eder, M., Hintersberger, E., & Jaeger, D. (2023). A new guideline for geological maps with QGIS. *Austrian Journal of Earth Sciences*, 116(1), 147-150. <https://doi.org/10.17738/ajes.2023.0008>

Escobedo, N., López, J., Enríquez, E., Contreras, V., Escobar, D., & Casiá, Q. (2017). *Distribución potencial de las abejas nativas sin aguijón (Apidae: Meliponini) de Guatemala ante posibles escenarios de cambio climático*. Instituto de Investigación de ciencias Químicas y Biológicas, Universidad de San Carlos de Guatemala.

Ferrari, B. R., & Melo, G. A. R. (2014). Deceiving colors: Recognition of color morphs as separate species in orchid bees is not supported by molecular evidence. *Apidologie*, 45(5), 641-652. <https://doi.org/10.1007/s13592-014-0280-7>

Ferreira, M. V., Avila, T. L. de, Kuhn, C. R., Toralles, R. P., & Rombaldi, C. V. (2016). Identifying yeast isolated from spoiled peach puree and assessment of its batch culture for invertase production. *Food Science and Technology*, 36(4), 701-708. <https://doi.org/10.1590/1678-457x.15816>

García, A. C., Bossert, S., Quiñonez, A. G. A.-, Zack, R., & Monzón, J. (2023). Las abejas de las orquídeas de Guatemala (Apidae: Euglossini). *Biodiversidad de Guatemala*, 3.

García, A. C. & Monzón, J. (2022). Las abejas de las orquídeas (Apidae: Euglossini) de las faldas sur del volcán Atitlán, Suchitepéquez. *Revisata de la Universidad del Valle de Guatemala*, 44, 24-30.

Gerlach, G., & Schill, R. (1991). Composition of Orchid Scents Attracting Euglossine Bees. *Botanica Acta*, 104(5), 379-384. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1991.tb00245.x>

Gonzalez, V. H., Griswold, T., & Simões, M. (2017). On the identity of the adventive species of *Eufriesea* Cockerell in the USA: Systematics and potential distribution of the *coerulescens* species group (Hymenoptera, Apidae). *Journal of Hymenoptera Research*, 55, 55-105. <https://doi.org/10.3897/jhr.55.12209>

Hanson, P., Otárola, M., Segura, J., Frankie, G., & Coville, R. (2021). *Abejas de Costa Rica* (Vol. 1). Comisión Editorial de la Universidad de Costa Rica.

Henske, J., Saleh, N. W., Chouvenc, T., Ramírez, S. R., & Eltz, T. (2023). Function of environment-derived male perfumes in orchid bees. *Current Biology*, 33(10), 2075-2080.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.03.060>

Hetherington-Rauth, M. C., & Ramírez, S. R. (2016). Evolution and diversity of floral scent chemistry in the euglossine bee-pollinated orchid genus *Gongora*. *Annals of Botany*, 118(1), 135-148. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw072>

Hinojosa-Díaz, I. A. (2008). Male Genitalic Morphology of Orchid Bees of the Genus *Euglossa* (Hymenoptera: Apidae). *Natural History Museum, University of Kansas*, 41, 1-19.

Hinojosa-Díaz, I., Melo, G., & Engel, M. (2011). *Euglossa obrima*, a new species of orchid bee from Mesoamerica, with notes on the subgenus *Dasystilbe* Dressler (Hymenoptera, Apidae). *ZooKeys*, 97, 11-29. <https://doi.org/10.3897/zookeys.97.1106>

Juárez, D. (2021). *Revisión de la tribu Euglossini (Hymenoptera: Apidae) en México y Guía de identificación de la tribu en la Estación de Biología Tropical los Tuxtlas, Veracruz, México*. Universidad Nacional Autónoma de México.

Kass, J.M., Pinilla-Buitrago, G.E, Paz, A., Johnson, B.A., Grisales-Betancur, V., Meenan, S.I., Attali, D., Broennimann, O., Galante, P.J., Maitner, B.S., Owens, H.L., Varela, S., Aiello-Lammens, M.E., Merow, C., Blair, M.E., Anderson R.P. (2022). wallace 2: a shiny app for modeling species niches and distributions redesigned to facilitate expansion via module contributions. *Ecography*, 2023(3): e06547. DOI: [10.1111/ecog.06547](https://doi.org/10.1111/ecog.06547)

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(1), 163-175. <https://doi.org/10.1051/apido:2007046>

Lindquists, N., Whitten, W. M., & Williams, N. (1985). Trans-carvone oxide, a monoterpene epoxide from the fragrance of *Catasetum*. *Phytochemistry*, 24(4), 863-865.

López, M. (2018). Bioprospección del grupo Orchidaceae y su interacción con abejas colectoras de perfume Euglossini (Hymenoptera-Apidae). *Revista Amazónica Ciencia y Tecnología*, 7(3), 132-141.

López-Uribe, M., & Del Lama, M. (2007). *Molecular Identification of Species of the Genus Euglossa Latreille (Hymenoptera: Apidae, Euglossini)*. *Neotropical Entomology*.

Machado, C. A. D. S., Costa, C. P., & Francoy, T. M. (2018). Different Physiognomies and the Structure of Euglossini bee (Hymenoptera: Apidae) Communities. *Sociobiology*, 65(3), 471. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v65i3.2718>

Mazed, M. K., Afroz, M., & Rahman, M. M. (2021). Global Decline of Insects: A Review from Agricultural Perspective. *Agricultural Reviews, Of*. <https://doi.org/10.18805/ag.RF-223>

McCabe, L. M., & Cobb, N. S. (2021). From Bees to Flies: Global Shift in Pollinator Communities Along Elevation Gradients. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 626124. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.626124>

McDonald, E., Podesta, J., Fortuin, C., & Gandhi, K. (2022). *Expanded distribution range of nine orchid bee species (Hymenoptera, Apidae, Euglossini) in Costa Rica* [Preprint]. Biodiversity Data Journal. <https://doi.org/10.3897/arphapreprints.e81667>

Michener, C. (1979). *Biogeography of bees* (3.^a ed., Vol. 66). Annals of the Missouri Botanical Garden.

Michener, C. D. (2007). *The bees of the world* (2nd ed). Johns Hopkins University Press.

Michener, C. D., McGinley, R. J., & Danforth, B. N. (1994). *The bee genera of North and Central America (Hymenoptera:Apoidea)*. Smithsonian Institution Press.

Milet-Pinheiro, P., Pinto, C. E., Navarro, D. M. A. F., Silva, J. B. F., Brandt, K., & Ayasse, M. (2022). Floral Scent Chemistry and Pollinators of a Sexually Dimorphic Neotropical Orchid. *Plants*, 12(1), 17. <https://doi.org/10.3390/plants12010017>

Miranda, E. A., Lima, I. D. N., Oi, C. A., López-Urbe, M. M., Del Lama, M. A., Freitas, B. M., & Silva, C. I. (2021). Overlap of Ecological Niche Breadth of *Euglossa cordata* and *Eulaema nigrita* (Hymenoptera, Apidae, Euglossini) Accessed by Pollen Loads and Species Distribution Modeling. *Neotropical Entomology*, 50(2), 197-207. <https://doi.org/10.1007/s13744-020-00847-x>

Mitko, L., Weber, M. G., Ramirez, S. R., Hedenström, E., Weislo, W. T., & Eltz, T. (2016). Olfactory specialization for perfume collection in male orchid bees. *Journal of Experimental Biology*, 219(10), 1467-1475. <https://doi.org/10.1242/jeb.136754>

Nava-Bolaños, A., Prieto-Torres, D. A., Osorio-Olvera, L., Soberón, J., Arizmendi, M. D. C., & Navarro-Sigüenza, A. G. (2023). Critical areas for pollinator conservation in Mexico: A cross-border priority. *Biological Conservation*, 283, 110119. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110119>

Ollerton, J. (2017). Pollinator Diversity: Distribution, Ecological Function, and Conservation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1), 353-376. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022919>

Orr, M. C., Hughes, A. C., Chesters, D., Pickering, J., Zhu, C.-D., & Ascher, J. S. (2021). Global Patterns and Drivers of Bee Distribution. *Current Biology*, 31(3), 451-458.e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.10.053>

Perkins, J., Hayashi, T., Peakall, R., Flematti, G. R., & Bohman, B. (2023). The volatile chemistry of orchid pollination. *Natural Product Reports*, 40(4), 819-839. <https://doi.org/10.1039/D2NP00060A>

Pinto, A. R., Silveira, G. D. C., Gaglianone, M. C., & Freitas, L. (2019). Abrupt decrease in the diversity of Euglossini bees (Hymenoptera: Apidae) in a montane rainforest. *Journal of Apicultural Research*, 58(5), 682-693. <https://doi.org/10.1080/00218839.2019.1637223>

Porto, D. S., & Almeida, E. A. B. (2021a). Corbiculate Bees (Hymenoptera: Apidae): Exploring the Limits of Morphological Data to Solve a Hard Phylogenetic Problem. *Insect Systematics and Diversity*, 5(3), 2. <https://doi.org/10.1093/isd/ixab008>

Porto, D. S., & Almeida, E. A. B. (2021b). Corbiculate Bees (Hymenoptera: Apidae): Exploring the Limits of Morphological Data to Solve a Hard Phylogenetic Problem. *Insect Systematics and Diversity*, 5(3), 2. <https://doi.org/10.1093/isd/ixab008>

Posada, D. (2008). jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Molecular Biology and Evolution*, 25(7), 1253–1256. doi:10.1093/molbev/msn083

Quezada-Euán, J. J. G., Sheets, H. D., De Luna, E., & Eltz, T. (2015). Identification of cryptic species and morphotypes in male *Euglossa*: Morphometric analysis of forewings (Hymenoptera: Euglossini). *Apidologie*, 46(6), 787-795. <https://doi.org/10.1007/s13592-015-0369-7>

Ramirez, S. R. (2019). Pollinator specificity and seasonal patterns in the euglossine bee-orchid mutualism at La Gamba Biological Station. *Acta ZooBot Austria*, 171-181.

Ramírez, S. R., Roubik, D. W., Skov, C., & Pierce, N. E. (2010). Phylogeny, diversification patterns and historical biogeography of euglossine orchid bees (Hymenoptera: Apidae): PHYLOGENY OF ORCHID BEES. *Biological Journal of the Linnean Society*, 100(3), 552-572. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2010.01440.x>

Ray, H., & Gillett-Kaufman, J. (2022). *By land and by tree: Pollinator taxa diversity of terrestrial and epiphytic orchids*. *Journal of Pollination Ecology*.

Roubik, D., & Hanson, P. (2004). *Abejas de orquídeas de la América tropical* (Primera). INBio.

Sandoval-Arango, S., Branstetter, M. G., Cardoso, C. F., & López-Uribe, M. M. (2023). Phylogenomics reveals within species diversification but incongruence with color phenotypes in widespread orchid bees (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). *Insect Systematics and Diversity*, 7(2), 1. <https://doi.org/10.1093/isd/ixad005>

Silva, D. P., Vilela, B., De Marco, P., & Nemésio, A. (2014). Using Ecological Niche Models and Niche Analyses to Understand Speciation Patterns: The Case of Sister Neotropical Orchid Bees. *PLoS ONE*, 9(11), e113246. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0113246>

Skov, C. (2005). *Resultados del proyecto piloto sobre las abejas euglosinas (Hymenoptera: Apidae: Euglossini) en Honduras*. University of Florida.

Stephens, G. L., O'Brien, D., Webster, P. J., Pilewski, P., Kato, S., & Li, J. (2015). The albedo of Earth: The Albedo of Earth. *Reviews of Geophysics*, 53(1), 141-163. <https://doi.org/10.1002/2014RG000449>

Sydenham, M. A. K., Eldegard, K., Venter, Z. S., Evju, M., Åström, J., & Rusch, G. M. (2022). Priority maps for pollinator habitat enhancement schemes in semi-natural grasslands. *Landscape and Urban Planning*, 220, 104354. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2022.104354>

Sydenham, M. A. K., Venter, Z. S., Eldegard, K., Torvanger, M. S., Nowell, M. S., Hansen, S., Øverland, J. I., Dupont, Y. L., Rasmussen, C., Skringo, A. B., & Rusch, G. M. (2023). The contributions of flower strips to wild bee conservation in agricultural landscapes can be predicted using pollinator habitat suitability models. *Ecological Solutions and Evidence*, 4(4), e12283. <https://doi.org/10.1002/2688-8319.12283>

Viana, T. A., Martins, F. M., & Lourenço, A. P. (2021). The Orchid Bee Fauna (Hymenoptera: Apidae: Euglossini) of a Neotropical Savanna: an Efficient Protocol to Assess Bee Community and Diversity Along Elevational and Habitat Complexity Gradients. *Neotropical Entomology*, 50(5), 748-758. <https://doi.org/10.1007/s13744-021-00899-7>

Von Aderkas, P., Prior, N. A., & Little, S. A. (2018). The Evolution of Sexual Fluids in Gymnosperms From Pollination Drops to Nectar. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1844. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01844>

Yoshimoto, J., Cano, E., & Orellana, S. (2018). *Insectos de Guatemala: Guía de identificación* (segunda edición).

Zimmermann, Y., Schorkopf, D. L. P., Moritz, R. F. A., Pemberton, R. W., Quezada-Euan, J. J. G., & Eltz, T. (2011). Population genetic structure of orchid bees (Euglossini) in anthropogenically altered landscapes. *Conservation Genetics*, *12*(5), 1183-1194. <https://doi.org/10.1007/s10592-011-0221-1>

XI. ANEXOS

Anexo 1: Listado de especies de abejas de orquídeas en Guatemala	86
Anexo 2: Clave de identificación de la tribu Euglossini en Guatemala.....	88
Anexo 3: Estructuras de la tibia media de <i>Euglossa</i> en Guatemala	95
Anexo 4: Listado de sitios visitados	101
Anexo 5: Licencia de colecta o aprovechamiento de vida silvestre del Laboratorio de Entomología Sistemática de la Universidad del Valle de Guatemala	103
Anexo 6: Licencia de Investigación del Laboratorio de Entomología Sistemática de la Universidad del Valle de Guatemala	104
Anexo 7: Permiso de Exportación de Flora y Fauna silvestre del Departamento de Entomología, Universidad Estatal de Washington.....	105
Anexo 8: Ejemplo de gel de agarosa al 1% con producto de PCR de la región 18S de <i>Euglossa</i>	106

Anexo 1: Listado de especies de abejas de orquídeas en Guatemala

A continuación, se presenta el listado de especies de la tribu Euglossini en Guatemala. El listado incluye departamentos dónde se colectó, altitud, atrayente químico, meses y hora de colecta. Los departamentos se abrevian de la siguiente manera: Alta Verapaz (AV), Baja Verapaz (BV), Chimaltenango (CM), Chiquimula (CQ), Escuintla (ES), Guatemala (GU), Huehuetenango (HU), Izabal (IZ), Jalapa (JA), Jutiapa (JU), Petén (PE), El Progreso (PR), Quiché (QC), Quetzaltenango (QZ), Sacatepéquez (SA), San Marcos (SM), Santa Rosa (SR), Sololá (SO), Suchitepéquez (SU) y Zacapa (ZA).

La distribución altitudinal se presenta en metros sobre el nivel del mar. Los atrayentes químicos se incluyen en el listado de la siguiente forma: clavo (eugenol) (CL), escatol (ES), cineol (eucalipto) (EU), *Gaultheria* sp. (wintergreen, salicilato de metilo) (GP), *Melaleuca alternifolia* (árbol de té) (MA), menta (ME), *Melaleuca quinquinervia* (niouli) (MQ) y vainilla (VA). Por último, los meses del año se incluye según numeración romana de i-xii y la hora de colecta.

***Eufriesea* Cockerell, 1908**

- E. caerulescens* (Lepelletier, 1841) (Roubik & Hanson, 2004)
- E. concava* (Friese, 1899) [AV, SA, SR, SU] [170-1600m] [EU, MQ] [vii, vii, ix, x] [6:30-11:00]
- E. engeli* (Gonzalez & Griswold, 2017) [AV] [1507m] [EU] [vi-vii]
- E. mexicana* (Mocsáry, 1897) [AV, BV, IZ] [226-1680m] [TL] [iv, vi, vii, ix]
- E. mussitans* (Fabricius, 1787) [BV, ES] [640-1160m] [EU] [ix, xi] [8:45-9:15]
- E. rugosa* (Friese, 1899) [AV, BV, SO] [226-2258m] [EU] [v, vi, vii, viii, x] [11:00-15:00]
- E. schmidtiana* (Friese, 1925) [AV] [170m] [EU] [vii] [6:20-6:30]
- E. surinamensis* (Linnaeus, 1758) [AV, CQ] [226-1782] [vi, ix]

***Euglossa* Latreille, 1802**

- E. allosticta* (Moure, 1969) [AV] [170-1416m] [ES] [vi, vii] [9:00-10:00]
- E. atroveneta* (Dressler, 1978) [AV, CQ, ES, HU, JU, QZ, SA, SO, SU] [500-2258m] [CL, EU, GP, MA, ME, MQ, VA] [iv-x] [8:30-14:30]
- E. championi* (Cheesman, 1929) (Roubik & Hanson 2004)
- E. cybelia* (Moure, 1968) [IZ] [540-1200m] [vii]
- E. dilemma* (Bembé & Eltz, 2011) [AV, BV, ES, GU, IZ, JU, PE, QC, QZ, SR, SU, ZA] [245-2728m] [ES, EU, CL, MA, ME, MQ GP, VA] [ii-x, xii] [07:30-13:30]
- E. dressleri* (Moure, 1968)
- E. hansonii* (Moure, 1965) [AV, IZ] [226-802m] [ES] [i, ii, vi]
- E. hemichlora* (Cockerell, 1917) (Roubik & Hanson 2004) [AV] [1500m] [11:50] [x]
- E. heterosticta* (Moure, 1968) [AV, IZ] [130-170m] [EU, MQ] [vii, ix] [6:20-15:00]

E. ignita (Smith, 1874) [AV, IZ, QC] [349-440m] [ES, EU, VA] [iv-vi][07:00]
E. imperialis (Cockerell, 1922) [AV, CQ, IZ, PE, SU, ZA] [0-1600m] [CL, EU, GP, MA, MQ] [vii, ix-xi] [6:30-15:00]
E. mixta (Friese, 1899) [AV, IZ] [0-1507m] [ES, EU, GP] [iv, vi, vii, ix] [6:30-12:00]
E. obrima (Hinojosa-Díaz, Melo & Engel, 2011) [AV, ES, IZ, SU] [201-1500m] [ii-vi, viii, ix, xi, xii] [09:30-15:30]
E. obtusa (Dressler, 1978) [AV, BV, IZ, SU] [130-1650m] [EU, MQ] [iv-vi, ix, xi, xii] [11:00-12:00]
E. purpurea (Friese, 1899) [AV, IZ] [130-1507m] [ES, EU, MI] [iv, vi, vii, ix] [8:00-12:40]
E. townsendi (Cockerell, 1904) [AV, QZ, SU] [790-1600m] [CL, EU, MA, MQ] [iv, vi, viii] [8:30-12:40]
E. tridentata (Moure, 1970) [AV, ES, IZ, QZ, SA, SR, SU] [130-1600m] [CL, EU, MA, MQ, VA] [iv, vi-xi] [6:30-12:00]
E. variabilis (Friese, 1899) [AV, BV, ES, GU, IZ, PE, QZ, SA, SR, SU] [35-1600m] [CL, EU, MA, MQ, VA] [ii-iv, vi-x] [8:00-14:30]
E. villosa (Moure, 1968) [AV] [1415m] [viii - x] [11:00-14:00]
E. viridissima (Friese, 1899) [AV, BV, CQ, ES, GU, IZ, SA, SO, SU] [130-1980m] [CL, ES, EU, GP, MA, ME, MQ] [iii-xii] [08:50-12:50]

***Eulaema* Lepeletier, 1841**

E. cingulata (Fabricius, 1804) [AV, BV, ES, GU, IZ, PE, RE, SR, SU] [0-1768m] [BA, ES, EU, GP] [i, iii,-x] [06:30-16:00]
E. meriana (Oliver, 1789) [AV, BV, CQ, ES, GU, IZ, QZ, RE, SA, SU] [200-1700] [BA, CL, EU, GP, MI, VA] [iii-x] [07:00 – 13:30]
E. meriana flavescens (Friese, 1899) (Enríquez *et al.* 2012)
E. polychroma (Mocsáry, 1899) [AV, CM, ES, GU, HU, IZ, JU, PE, PR, QZ, SA, SO, SR, SU, ZA] [120-2400m] [i-xii] [05:00-11:30]
E. seabrai (Moure, 1960) [AV, IZ, SU] [600-1088m] [vi-vii]

***Exaerete* Hoffmannsegg, 1817**

E. azteca (Moure, 1964) [IZ] [600m] [vi]
E. frontalis (Guérin-Méneville, 1845) [IZ, CQ, QZ, SU] [400-1176m] [CL, EU, MQ, VA] [iv-vi, ix] [9:00-12:50]
E. smaragdina (Guérin-Méneville, 1845) [AV, IZ, PE, PR, QZ, SA, SR, SU, ZA] [130-1500m] [CL, EU, MQ, VA, GP] [ii-iv, vi-viii, ix, x, xii] [6:30- 12:20]

Anexo 2: Clave de identificación de la tribu Euglossini en Guatemala

A continuación, se presenta la clave de identificación para las 35 especies de abejas de orquídeas en Guatemala. La clave se divide por géneros, para mayor facilidad. Se acompaña de ilustraciones de las características diferenciadoras. Para *Euglossa* se incluye una ilustración o fotografía tomada del penacho de la tibia media que facilita la identificación por especie.

Clave de identificación de géneros de la tribu Euglossini

- 1) Tibia posterior de ambos sexos hasta 1.5 veces más ancha (Fig. 23.A), hembras sin corbícula y alas uniformemente negras *Exaerete*
Tibia posterior de ambos sexos más de 2 veces más ancha (Figs. 23.B, 23.C), hembras con corbícula, alas variables 2
- 2) Labro blanco generalmente con dos manchas oscuras, tibia posterior del macho con hendidura corta sin alcanzar el margen apical (Fig. 23.B). Cuerpo suele ser completamente metálico *Euglossa*
Labro negro, tibia posterior del macho con hendidura larga que suele alcanzar el margen apical (Fig. 23.C). Cuerpo de color variable, generalmente negro ligeramente metálico.....3
- 3) Rostro con coloración metálica y sin marcas de color marfil *Eufriesea*
Rostro café o negro, puede tener marcas de color marfil
Eulaema

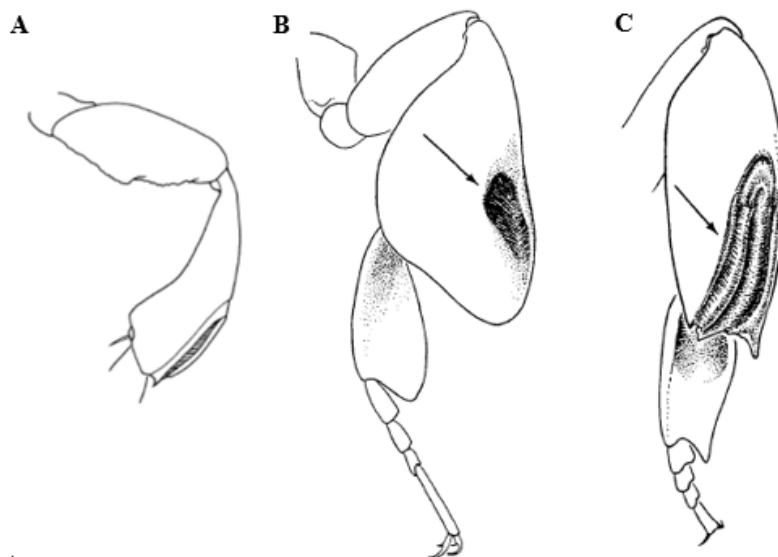


FIGURA 23. Tibia posterior *Exaerete* (A), *Euglossa* (B), *Eulaema* y *Eufriesea* (C)
Ilustración tomada de Roubik & Hanson (2004)

Clave de identificación *Eufriesea*

- 1) Cabeza, mesosoma y metasoma del mismo color, azul-verde metálico 2
 Cabeza y mesosoma negro con tonos metálicos y metasoma cubierto con vellosidades amarillas-naranja, con integumento metálico 3
- 2) Glosa alcanza el esternito II, clípeo sin crestas sublaterales *E. engeli*
 Glosa no alcanza el esternito II, clípeo con crestas sublaterales débiles que forman una depresión longitudinal *E. caerulescens*
- 3) Metasoma con bandas alternas negro y amarillo, ala anterior con mitad basal negra y mitad apical blanca *E. schmidtiana*
 Metasoma sin bandas alternas, ala anterior teñida uniformemente café 4
- 4) Lengua larga, palpos labiales alcanzan el esternito II 5
 Lengua más corta, palpos labiales no alcanzan el esternito II 6
- 5) Ala anterior con celda medial más oscura *E. surinamensis*
 Ala anterior con celda medial del mismo color *E. mexicana*
- 6) Clípeo sin dos fuertes surcos sublaterales y tibia posterior rojiza *E. rugosa*
 Clípeo con dos fuertes surcos sublaterales y tibia posterior negra 7
- 7) Clípeo con línea elevada en el medio que alcanza las antenas *E. mussitans*

Clípeo sin línea elevada en el medio, no alcanza las antenas *E. concava*

Clave de identificación *Euglossa*

- 1) Lengua casi tan larga o más larga que el cuerpo 2
Lengua más corta que el cuerpo, en algunas especies se extiende hasta el esternito IV 4
- 2) Esternito II sin dos filas de pelos, escutelo sin ancha depresión, cuerpo generalmente más pequeño y verde, penacho circular y bandas oculares color marfil completas..... *E. allosticta*
Esternito II con dos filas de pelos (Fig. 23.B), escutelo generalmente con una ancha depresión longitudinal, cuerpo de hasta 15 mm y de color variable, penacho no circular y bandas oculares color marfil completas..... 3
- 3) Cuerpo completamente verde, penachos distales y basales fusionados *E. imperialis*
Mesosoma verde y metasoma dorado metálico, penacho distal grande, a menudo ambos penachos se tocan..... *E. ignita*
- 4) Bandas oculares color marfil completamente ausentes; clípeo azul a púrpura 5
Bandas oculares marfil presentes, aunque a veces incompletas en la parte de abajo, clípeo de color variable 7
- 5) Labro con una mancha negra, cuerpo dorado o verde metálico y área frontal de la cabeza y clípeo azul..... *E. championi*
Labro con dos manchas negras y un espacio blanco en el medio, a veces con una línea negra que lo divide, cuerpo no como el anterior..... 6
- 6) Cuerpo verde-azul oscuro y con manchas triangulares blancas en la parte inferior de la cara *E. cybelia*
Cuerpo verde o dorado metálico y sin manchas triangulares blancas en la parte inferior de la cara *E. dressleri*
- 7) Metasoma y mesosoma de los siguientes colores: azul oscuro, azul-morado, dorado metálico o dorado rojizo..... 8
Metasoma y mesosoma predominantemente verde, pocas veces con tonalidades doradas 10

- 8) Cuerpo azul-morado oscuro, últimos esternitos rosados-rojos *E. mixta*
 Cuerpo completamente dorado-rojizo 9
- 9) Cuerpo rojo-dorado metálico, clípeo azul, parte superior de la cabeza rojo- dorado metálico *E. hansonii*
 Cuerpo rojo metálico, clípeo oscuro, parte superior de la cabeza predominantemente roja *E. purpurea*
- 10) Esternito II con una almohadilla de vellos (Fig. 24.A), tres dientes (Fig. 25.A).....11
 Esternito sin una almohadilla de vellos, en su mayoría únicamente dos dientes, excepto *E. tridentata* (Fig. 25.C) 12
- 11) Tres dientes con la misma distancia entre ellos (Fig. 25.A) *E. dilemma*
 Dos o tres dientes, si tiene tres dientes el diente distal más distante del central (Fig. 25.B, 25.C) *E. viridissima*
- 12) Clípeo verde, pocas veces con tonos azulados en el medio 13
 Clípeo azul- oscuro 18
- 13) Esternito II con áreas elevadas con vellosidades, cuerpo muy peludo (Fig. 24.A) 14
 Esternito II sin áreas elevadas, cuerpo menos peludo 15
- 14) Cuerpo suele ser dorado metálico y verde, clípeo verde *E. villosa*
 Cuerpo completamente verde, clípeo verde-azulado *E. obrima*
- 15) Lengua casi tan larga como el cuerpo, alcanza el esternito IV, penacho basal inconspicuo *E. obtusa*
 Lengua mucho más corta que el cuerpo, penacho basal bien desarrollado 16
- 16) Mandíbula con 3 dientes, bandas oculares color marfil completas *E. tridentata*
 Mandíbula con dos dientes, bandas oculares variables, pero pueden estar incompletas y ser angostas 17
- 17) Lóbulo del penacho distal con una muesca y un ángulo de 90°, delgado*E. variabilis*
 Lóbulo del penacho distal con una muesca y un ángulo menor de 90°, ovalar y/o circular *E. hemichlora*

- 18) Lengua casi tan larga como el cuerpo, bandas oculares angostas e incompletas *E. atrovoneta*
 Lengua mucho más corta que el cuerpo, bandas oculares completas 19
- 19) Penacho distal de tibia media es cóncavo en el margen, parecen dos penachos separados *E. heterosticta*
 Penacho distal de tibia media recto sin margen, no parecen dos penachos separados *E. townsendi*

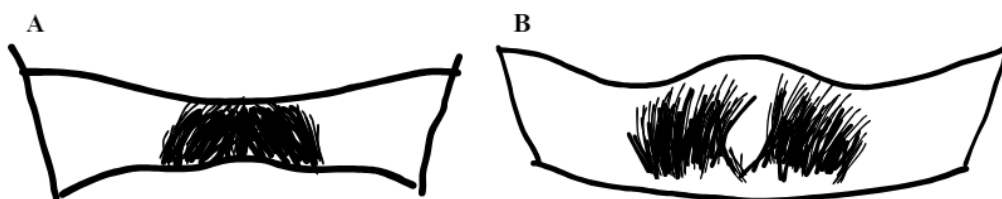


FIGURA 24. Vellosidades esternito II de *Euglossa*, lóbulos elevados (A), surcos diagonales (B)

Ilustración basada en imagen de Roubik & Hanson (2004)

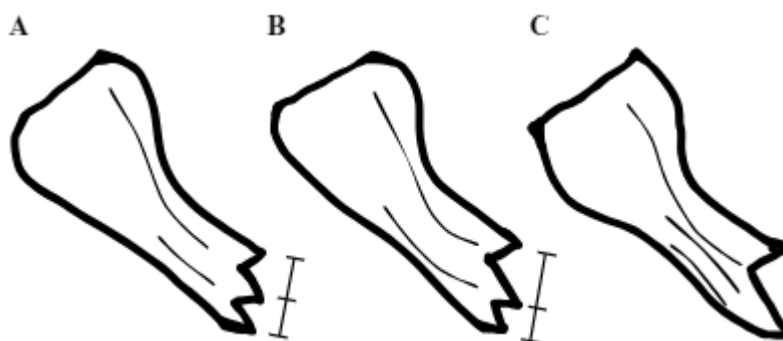


FIGURA 25. Mandíbulas con tres (A, B) y dos (C) dientes de *Euglossa*, *E. dilemma* (A), *E. viridissima* (B, C)

Ilustración basada en imagen de Roubik & Hanson (2004)

Clave de identificación *Eulaema*

- 1) Mesosoma uniformemente negro, metasoma con tergito I negro, el resto cremas, amarillos o anaranjados *E. polychroma*

- Mesosoma uniformemente negro y metasoma con tergitos variables y con bandas oscuras y claras alternadas..... 2
- 2) Metasoma con tergito II claro, tergito III negro y el resto claros *E. cingulata*
 Metasoma con más de un tergito negro 3
- 3) Margen del esternito V casi recto (Fig. 26.A), borde posterior sin pelos largos. Distancia entre el ojo y la parte inferior del cípeo corta (Fig. 27.B) *E. seabrai*
 Margen del esternito V ligeramente cóncavo (Fig. 26.B), borde posterior con pelos largos. Distancia entre el ojo y la parte inferior del cípeo ancha (Fig. 27.A) *E. meriana*

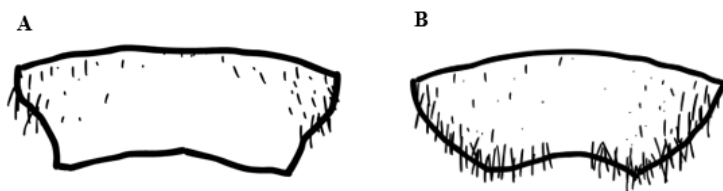


FIGURA 26. Esternito V, *E. seabrai* (A), *E. meriana* (B)
 Ilustración basada en imagen de Roubik & Hanson (2004)

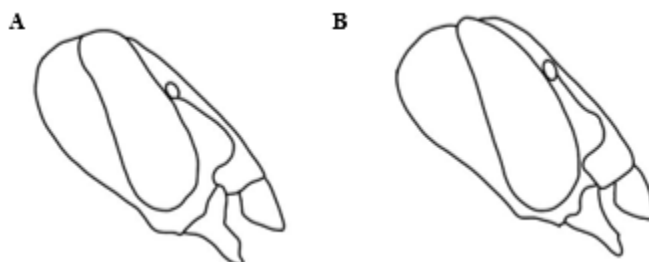


FIGURA 27. Distancia entre la parte inferior del cípeo y el ojo, *E. meriana* (A), *E. seabrai* (B)
 Ilustración basada en imagen de Roubik & Hanson (2004)

Clave de identificación *Exaerete*

- 1) Hipoepimerón sin protuberancia, margen anterior del escutelo punteado ... *E. azteca*

Hipoepimerón con protuberancia (Fig. 28), escutelo ligeramente punteado 2

- 2) Frente con protuberancia en el centro, escutelo sin línea vertical.....*E. frontalis*
Frente sin protuberancia en el centro, escutelo con línea vertical . *E. smaragdina*

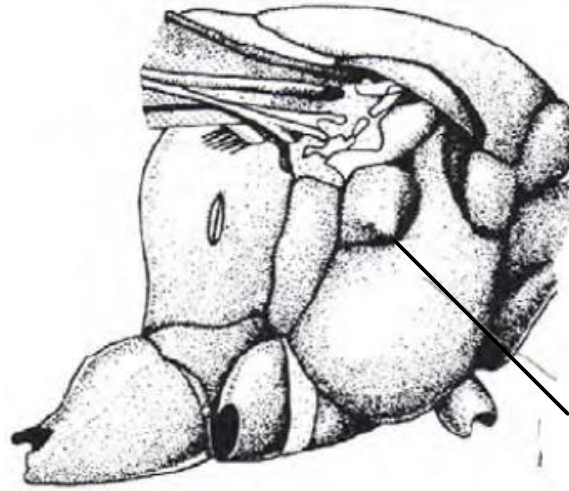


FIGURA 28. Hipermenón con protuberancia de *Exaerete*
Ilustración tomada de Roubik & Hanson (2004)

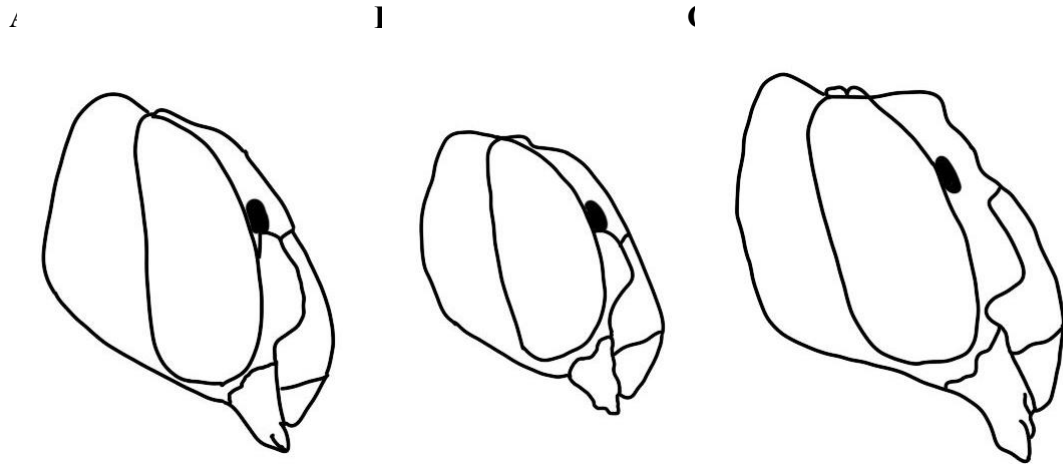


FIGURA 29. Frente desde la vista lateral de *Exaerete*, *E. smaragdina* (A), *E. azteca* (B), *E. frontalis* (C)
Ilustración basada en imagen de Roubik & Hanson (2004)

Anexo 3: Estructuras de la tibia media de *Euglossa* en Guatemala

Se presentan figuras del penacho de la tibia media para cada especie de *Euglossa* en Guatemala. Esta característica es única para cada especie y es determinante para la separación de taxones. Esta guía de figuras complementa la clave de identificación anterior, pues se confirma la identificación hasta nivel de especie por la presencia, ausencia, forma y tamaño del penacho distal y basal.



FIGURA 30. Penacho de tibia media *E. allosticta*
Ilustración tomada de Roubik & Hanson (2004)

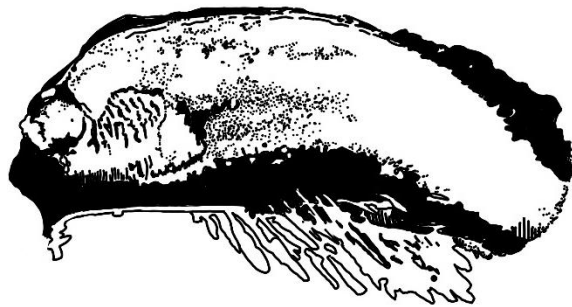


FIGURA 31. Penacho de tibia media *E. atrovirens*
Ilustración realizada por Nicole Tenenbaum (2023)

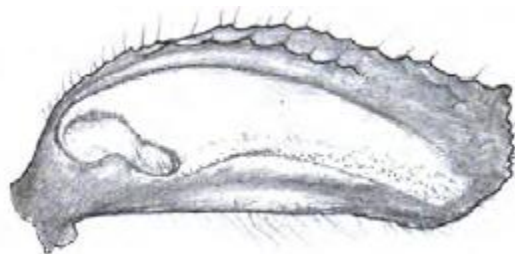


FIGURA 32. Penacho de tibia media *E. championi*
Ilustración tomada de Roubik & Hanson (2004)



FIGURA 33. Penacho de tibia media *E. cybelia*
Ilustración tomada de Roubik & Hanson (2004)



FIGURA 34. Penacho de tibia media *E. dilemma*
Fotografía por Ana Cristina Garcia (2023)



FIGURA 35. Penacho de tibia media *E. dressleri*
Ilustración tomada de Roubik & Hanson (2004)



FIGURA 36. Penacho de tibia media *E. hansonii*
Ilustración tomada de Roubik & Hanson (2004)



FIGURA 37. Penacho de tibia media *E. hemichlora*
Ilustración realizada por Nicole Tenenbaum (2023)

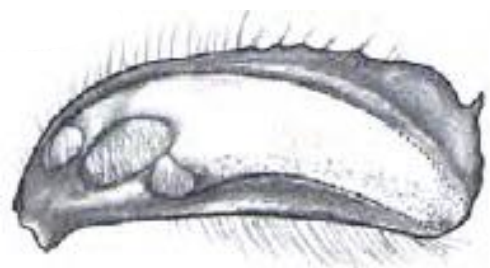


FIGURA 38. Penacho de tibia media *E. heterosticta*
Ilustración tomada de Roubik & Hanson (2004)

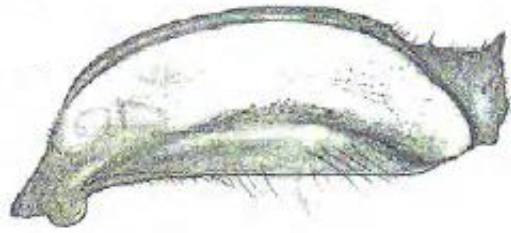


FIGURA 39. Penacho de tibia media *E. ignita*
Ilustración tomada de Roubik & Hanson (2004)

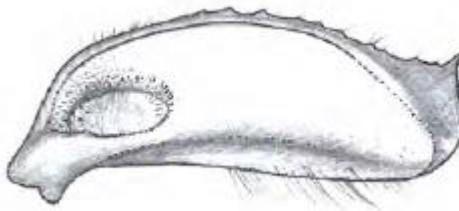


FIGURA 40. Penacho de tibia media *E. imperialis*
Ilustración tomada de Roubik & Hanson (2004)

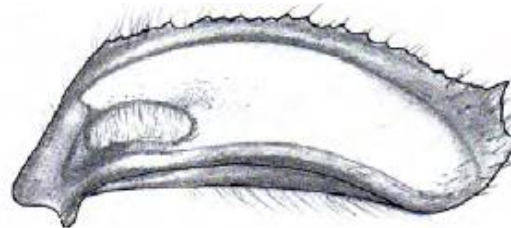


FIGURA 41. Penacho de tibia media *E. mixta*
Ilustración tomada de Roubik & Hanson (2004)



FIGURA 42. Penacho de tibia media *E. obrima*
Ilustración realizada por Nicole Tenenbaum (2023)

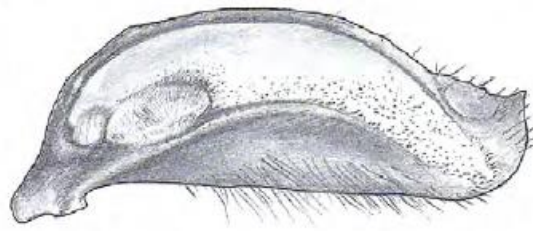


FIGURA 43. Penacho de tibia media *E. obtusa*
Ilustración tomada de Roubik & Hanson (2004)



FIGURA 44. Penacho de tibia media *E. purpurea*
Ilustración tomada de Roubik & Hanson (2004)



FIGURA 45. Penacho de tibia media *E. townsendi*
Ilustración tomada de Roubik & Hanson (2004)



FIGURA 46. Penacho de tibia media *E. tridentata*
Ilustración tomada de Roubik & Hanson (2004)

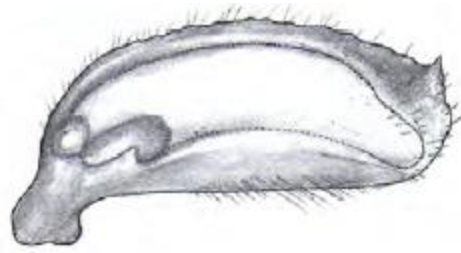


FIGURA 47. Penacho de tibia media *E. variabilis*
Ilustración tomada de Roubik & Hanson (2004)

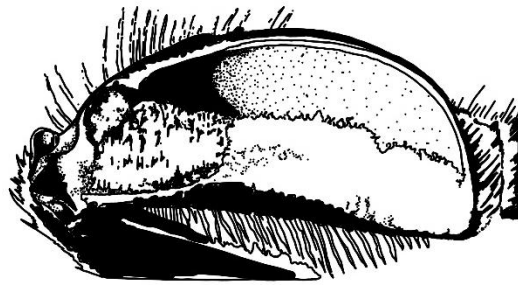


FIGURA 48. Penacho de tibia media *E. villosa*,
Ilustración realizada por Nicole Tenenbaum (2023)

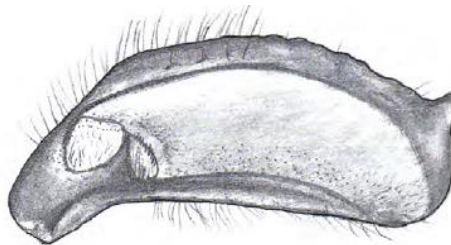


FIGURA 49. Penacho de tibia media *E. viridissima*
Ilustración tomada de Roubik & Hanson (2004)

Anexo 4: Listado de sitios visitados

A continuación, se presenta un listado de los sitios de muestreo, según su departamento. Únicamente se incluyen los sitios donde se realizaron las colectas para esta investigación.

- a. Alta Verapaz
 - i Parque Nacional Cuevas de Candelaria
 - ii Parque Natural las Conchas
 - iii Reserva Natural Privada de Hidroeléctrica Renace
 - iv Reserva Natural Privada Orquigonia
 - v Reserva Natural Privada Sankil Che
- b. Chiquimula
 - i Finca Chinchilla Morales
- c. Escuintla
 - i Finca Camino los Pocitos
- d. Izabal
 - i Finca el Paraíso, Cascadas Calientes
 - ii Parque Regional Municipal Montaña Chiclera
 - iii Reserva Hídrica y Forestal “Sierra Caral” FUNDAECO
- e. Petén
 - i Parque Nacional Ixpanpajul
- f. Quetzaltenango
 - i Reserva Natural Finca el Patrocinio
 - ii Finca los Chicharros
- g. Sacatepéquez
 - i Parque Ecoturístico Astillero de San Juan Alotenango
- h. Santa Rosa
 - i Parque Ecológico Erhco Park la Aventura
 - ii Parque Nacional Laguna del Pino
- i. Suchitepéquez
 - i Reserva Natural Privada Refugio del Quetzal
 - ii Finca Panamá

j. Zacapa

- i Reserva Natural para la Conservación del Heloderma y el Bosque Seco

Anexo 5: Licencia de colecta o aprovechamiento de vida silvestre del Laboratorio de Entomología Sistemática de la Universidad del Valle de Guatemala

Forma LCA

CONSEJO NACIONAL DE ÁREAS PROTEGIDAS (CONAP)
GUATEMALA, C. A.

Serie B No. 01026

LICENCIA DE COLECTA O APROVECHAMIENTO DE VIDA SILVESTRE

1. Nombre o razón social: Shichiro Yoshimoto
 Dirección: Universidad del Valle de Guatemala
 Teléfono: 23640482 Ext. 21568 Identificación: Pasaporte TZ1254871
2. Tipo de colecta: comercial _____ científica XXXX aficionada _____
3. No. de registro: I-DRP-001-2021
4. Especies a coleccionar:

ESPECIES	CANTIDAD	FORMA
Clase Insecta	Indefinido	Individuos vivos
Clase Arachnida	Indefinido	Individuos vivos
Clase Myriapoda	Indefinido	Individuos vivos

5. Ubicación de la colecta o aprovechamiento: A nivel nacional.
6. Número de registro de la propiedad: _____
7. Técnicas de colecta autorizadas:
Colecta manual, trampa de luz, trampa de pitfall, trampa de Malaise, golpeo y red entomológica.

B. Nombre de colector (es) autorizado (s) e identificación: Shichiro Yoshimoto, I-DRP-001-2021, Pasaporte TZ1254871
Jose Soto, I-DRP-001-2021, Pasaporte 280253231, José Soto, I-019-07, DNI 2011 21579 41911 María Bertha Álvarez, I-DRP-002-2021, DNI 1812 16436 0181Waldemar López, I-DRP-003-2021,
DNI 1892 37320 01820Ornela Arriaga, I-0-0054, DNI 2001 70166 91914Luis Bar, 7014-0202, DNI 1984 46669 01810Miguel Ángel Escobar, 1494-2008, DNI 1928 91907 01917Gabriela
Mora, 1499-2013, DNI 1838 33687 01850Freddy Hernández, I-DRP-007-2021, DNI 2633 50280 01851Luis Jón, 1403-2013, DNI 1878 47067 01810Ana Lucía Dubán, 2018-2001, DNI 2802 39227 01821


9. Localidad de traspaso de material colectado:
Laboratorio de Entomología Sistemática de la Universidad del Valle de Guatemala
- Lugar y fecha de emisión: Guatemala, 29 de junio 2021
- Válido hasta: 31 de mayo 2024

(f) 
 José Luis Escobar, M.Sc.
 Dirección de Valoración y
 Conservación de la Diversidad Biológica



Anexo 6: Licencia de Investigación del Laboratorio de Entomología Sistemática de la Universidad del Valle de Guatemala

Forma Li


CONSEJO NACIONAL DE AREAS PROTEGIDAS
CONAP
 PRESIDENCIA DE LA REPUBLICA
 GUATEMALA, C. A.

Nº 00731 -B

LICENCIA DE INVESTIGACION

No. DVCB 11-2021

Nombre: Jichiro Yoshimoto No. Reg. I-DRP-001-2021
 Nacionalidad: japonés Identificación: Pasaporte TZ1264871
 Institución: Universidad del Valle de Guatemala
 Si existe contrato administrativo que ampara esta Licencia, especificar referencia: No aplica

Título de la Investigación: Investigación entomológica y ecológica de artrópodos de Guatemala


Institución nacional que avala la investigación: Laboratorio de Entomología Sistemática de la Universidad del Valle de Guatemala


Nombre e identificación de otros investigadores participantes:


1. Jichiro Yoshimoto, I-DRP-001-2021, Pasaporte TZ1264871/Jack Streeter, I-002-05, Pasaporte P506063011/José Blasón, I-015-07, DPI 2371 31579 0101/Mara René Álvarez, I-DRP-002-2021, DPI 1512 15433 0101/Zaid López, I-DRP-003-2021, DPI 1095 17130
2. 0101/Daniel Ariazo, I-15-2004, DPI 2331 73366 0101/Luis Ríos, I-014-2002, DPI 1584 489603 0101/Alejandra Zanora, I-015-2016,
3. DPI 1836 91057 0101/Gabriela Añón, I-016-2013, DPI 1838 33601 0101/Ana Maccheri, I-DRM-007-2017, DPI 2635 50305 0101/
4. 0101/
5. Eda Ajo, I-013-2011/DPI 1575 47507 0101/Ros Lucía Dobos, I-016-2011, DPI 2353 19627 0101/

Fecha de Emisión: Guatemala, 29 de junio de 2021

Fecha de Vencimiento: 31 de mayo de 2024



 José Luis Boteyría Tello, M.Sc.
 Delegado de CONAP
 Director de Valoración y Conservación de la Diversidad Biológica


 DVCDB


 Firma de Recibido

Anexo 7: Permiso de Exportación de Flora y Fauna silvestre del Departamento de Entomología, Universidad Estatal de Washington

FORMA VS-PEFYFS


CONSEJO NACIONAL DE AREAS PROTEGIDAS
CONAP
REPUBLICA DE GUATEMALA
PERMISO DE EXPORTACIÓN
DE FLORA Y FAUNA SILVESTRES
 (Nativas de Guatemala)

Nº 027260

Permiso No. 0960/2021 Fecha de Vencimiento 20/08/2021

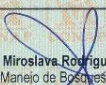
TITULAR DEL PERMISO. (Nombre, dirección, país.) José Monzón Sierra Vista Hermosa III, Z 15 Universidad del Valle de Guatemala Guatemala, G.A.		DESTINATARIO (Nombre, dirección, país.) DR. Richard Zack Department of Entomology, Washington State University Pullman WA 99164-6394 Estados Unidos	
NI 1191800-4	No. Registro CONAP I-015-97	OBJETIVO DE LA EXPORTACION Investigación	

ESPECIE	NOMBRE COMÚN	DESCRIPCIÓN	CANTIDAD/UNIDAD DE MEDIDA
<i>Familia Scarabaeidae</i>	Escarabajo	En seco	200 Docientos
<i>Familia Hydrophilidae</i>	Escarabajo acuático	En seco	100 Cien
<i>Familia Dytiscidae</i>	Escarabajo acuático	En seco	100 Cien
<i>Familia Chrysomelidae</i>	Come hojas	En seco	200 Docientos
<i>Familia Membracidae</i>	Tortito	En seco	50 Cincuenta
<i>Familia Cydnidae</i>	Chinches	En seco	100 Cien
<i>Familia Cicadellidae</i>	Salta hojas	En seco	200 Docientos
<i>Familia Lygaeidae</i>	Chinche	En seco	100 Cien
<i>Familia Apidae</i>	Abejas	En seco	100 Cien

OBSERVACIONES:

AUTORIZADO POR

Guatemala, 20 de mayo de 2021
 LUGAR Y FECHA


Licda. Miroslava Rodríguez Ordoñez
 Directora de Manejo de Bosques y Vida Silvestre a.i.
 Consejo Nacional de Áreas Protegidas
 FIRMA AUTORIZADA

Comprobación de la Exportación.	Puerto de Exportación.	Este DOCUMENTO será válido solamente si está el sello y la firma oficial del Inspector de Embarques del CONAP.
Total Embarque: cajas, recipientes, bultos o paquetes		

Original: para incluir en los documentos de exportación • Duplicado: Ventanilla del CONAP • Triplicado: Ventanilla COMBEX

Anexo 8: Ejemplo de gel de agarosa al 1% con producto de PCR de la región 18S de *Euglossa*

El siguiente gel de electroforesis presenta las bandas del producto amplificado de ADN. Se observan las bandas de un peso aproximado de 800pb. La identificación indica la escalera 1kb DNA Ladder Promega (E), el número de identificación de las muestras y el blanco (B).

