



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

**ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO DE *BOMBUS* Y  
OTROS GRUPOS DE APOIDEA  
(HYMENOPTERA) DE AMÉRICA. UN ENFOQUE  
PANBIOGEOGRÁFICO-CLADÍSTICO**

## T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**DOCTORA EN CIENCIAS**

P R E S E N T A

**OLIVIA YÁÑEZ ORDÓÑEZ**

DIRECTOR DE TESIS: DR. JORGE ENRIQUE LLORENTE BOUSQUETS

MÉXICO, D. F.

NOVIEMBRE, 2008



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco a los miembros del Comité Tutorial, doctores Jorge E. Llorente Bousquets, Juan José Morrone Lupi y Alfonso Octavio Delgado Salinas por su apoyo en el desarrollo de este trabajo y por sus correcciones al manuscrito final. A los miembros del Jurado, doctores Ricardo Ayala Barajas, Atilano Contreras Ramos, Alfonso Neri García Aldrete y Santiago Zaragoza Caballero por sus correcciones y comentarios que contribuyeron a enriquecer este trabajo.

Este trabajo fue posible gracias al apoyo de CONACyT a través de la beca 117237 para estudios de posgrado, los proyectos PAPIIT IN203509 y CONACyT 83237. La estancia en el Snow Museum, Lawrence, Kansas, USA contó con el soporte económico del Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM.

# CONTENIDO

RESUMEN	1
ABSTRAC	2
INTRODUCCIÓN	3
OBJETIVOS	7
ANTECEDENTES	9
MÉTODO	11
Panbiogeografía	11
Análisis cladístico	13
RESULTADOS	15
Análisis panbiogeográfico	15
Análisis cladístico	65
DISCUSIÓN	70
CONCLUSIONES	75
REFERENCIAS	76
APÉNDICE 1	86
APÉNDICE 2	92

## RESUMEN

Se examinaron los patrones de distribución de 144 especies de abejas (Hymenoptera: Apoidea) de los géneros *Agapostemon*, *Bombus* y *Diadasia* y de las tribus Osirini en América y Meliponini en México bajo las metodologías panbiogeográfica y cladística. Se obtuvieron 3966 puntos de distribución de los cuales 2324 corresponden a localidades únicas.

Para el análisis panbiogeográfico se obtuvieron 108 trazos individuales, 20 trazos generalizados y 23 nodos. Estos resultados son congruentes con lo encontrado en estudios similares con grupos tales como aves y mamíferos entre los vertebrados, y numerosos invertebrados como mariposas, coleópteros, pulgas y decápodos, además de plantas como *Cecropia* (Cecropiaceae), lo que confirma que estos grupos de abejas pertenecieron a biotas ancestrales que ahora se encuentran fragmentadas.

El análisis cladístico bajo la metodología del Análisis de Parsimonia de Brooks (BPA), efectuado con base en las subregiones biogeográficas de América Latina y el Caribe, resultó en un único cladograma general de áreas que muestra una separación clara entre las subregiones de América del Norte y las de América del Sur. Los resultados obtenidos mediante el BPA muestran congruencia con lo encontrado con el método panbiogeográfico, que muestra eventos vicariantes evidentes que dieron como resultado faunas norteñas y sureñas definidas; en éstos, los accidentes geográficos como las Sierras Madre Oriental y Occidental y los Andes constituyeron corredores que permitieron su movimiento, pero que en otros casos como el Eje Volcánico Transversal y los mismos Andes, sirvieron de barreras que promovieron su aislamiento y diversificación.

## ABSTRACT

The distributional patterns of 144 species of bees (Hymenoptera: Apoidea) of the genus *Agapostemon*, *Bombus* and *Diadasia* and of the tribes Osirini in America and Meliponini in Mexico were examined under panbiogeographic and cladistic methodologies. 3966 distribution points were obtained of which 2324 correspond to unique localities.

For the panbiogeographic analysis 108 individual tracks, 20 generalized tracks and 23 nodes were obtained. These results coincide with similar studies applied to diverse groups such as birds and mammals among vertebrates, and numerous invertebrates like butterflies, beetles, fleas and Decapoda, and plants like *Cecropia* (Cecropiaceae), which confirms that these groups of bees belonged to ancestral biotas that are now fragmented.

The cladistic analysis under the methodology of the Brooks Parsimony Analysis (BPA), based on the biogeographic subregions of Latin America and the Caribbean, resulted in a single general cladogram of areas that shows a clear separation between the subregions of North America and those of South America. The results obtained by means of the BPA show congruence with those of the track analysis, which show vicariance events which resulted in discrete northern and southern faunas; in those, the geographic formations such as the Mountain ranges Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental and the Andes constituted corridors which allowed their movement, but in other cases such as the Transmexican Volcanic Belt and The Andes, served as barriers that promoted their isolation and diversification.

## INTRODUCCIÓN

La biogeografía estudia la distribución de los seres vivos en el espacio y a través del tiempo siendo; uno de sus objetivos principales describir y comprender los patrones de distribución de los seres vivos y las causas que los ocasionaron (Morrone, 2001a).

Existen dos fenómenos principales que afectan la distribución de los taxones: la vicarianza y la dispersión. Estos procesos muchas veces se suceden simultáneamente a lo largo de la historia de los organismos y producen patrones generales de distribución que muchas veces no son claros en su origen, por lo que es necesario reconstruir la historia de las áreas involucradas con la ayuda de metodologías diversas. En este sentido, utilizamos el método panbiogeográfico que permite reconocer el origen compuesto de las áreas, así como el método cladístico para formular hipótesis acerca de la secuencia de fragmentación de un conjunto de áreas (Morrone y Crisci, 1995). Los resultados de ambas metodologías aportan información que se integran en un mismo análisis biogeográfico.

**Panbiogeografía.** El método panbiogeográfico tiene como fundamento la aserción de que Tierra y biota evolucionan juntas, es decir, no se trata de dos historias correlacionadas sino en realidad de una sola (Espinosa y Llorente, 1993). Croizat (1952, 1958, 1964) desarrolló este método, que permite representar la geometría espacial de la diversidad biológica representada por las localidades en las que los taxones han sido registrados (Morrone, 2004).

La unión de las distintas localidades (preferentemente no solo discontinuas, sino disyuntas) mediante líneas que representan la distancia mínima entre los puntos a conectar en un mapa se denomina trazo individual; éste permite una correlación espacial con rasgos geológicos o geomorfológicos asociados con la historia de la Tierra como fallas de transformación, zonas de sutura entre diferentes placas tectónicas y plataformas oceánicas, entre otras. Esta correlación no proporciona automáticamente evidencia de conexión histórica entre las áreas involucradas, sino

que provee una hipótesis biogeográfica, análoga a una sinapomorfía en sistemática (Morrone, 2000).

La superposición de trazos individuales de distintos taxones permite definir trazos generalizados que representan disyunciones de biotas ancestrales ampliamente distribuidas en el pasado y fragmentadas por procesos físicos (Morrone y Crisi, 1995; Morrone, 2001a). La intersección o convergencia de trazos generalizados conduce a la postulación de nodos panbiogeográficos que representan áreas complejas con alta riqueza taxonómica, pero sobre todo con diversidad de relaciones geográficas y filogenéticas.

**Biogeografía cladística.** La biogeografía cladística utiliza los datos de ancestría común de los taxones endémicos de las áreas bajo estudio, pues los relaciona con su distribución geográfica para proponer interrelaciones jerárquicas entre áreas de endemismo (Croizat *et al.*, 1974; Platnick y Nelson, 1978; Humphries y Parenti, 1986; Wiley, 1987; Morrone y Crisci, 1995; Morrone, 1997). Es decir, la biogeografía cladística supone que es posible establecer un paralelismo entre las relaciones de ancestría común que guardan los taxones y las que guardan las áreas habitadas por ellos. Su metodología considera los siguientes pasos: 1) construir cladogramas de área a partir de cladogramas taxonómicos de varios taxones distintos y con diferentes capacidades de dispersión, 2) construir un cladograma resuelto de áreas para cada taxón, a partir de su cladograma de áreas, y 3) obtener un cladograma general de áreas a partir de la intersección de los cladogramas resueltos de áreas. Este último cladograma muestra una hipótesis de relación entre las áreas bajo estudio (Morrone, 2000; Zunino y Zullini, 2003).

Estas metodologías en apariencia contradictorias, pueden ser compatibles y convertirse en fases de un mismo estudio biogeográfico. Primero, la panbiogeografía evaluaría el posible origen compuesto de las áreas, para que después y como resultado del análisis cladista, se reconozca la secuencia de la fragmentación de las áreas. Los panbiogeógrafos sugieren que así como la



sistemática puede aportar evidencias para esclarecer los aspectos problemáticos de las interrelaciones de parentesco entre áreas, la panbiogeografía a su vez puede aportar elementos de juicio para la sistemática, en la búsqueda de las interrelaciones de parentesco entre formas en lo que podemos llamar: iluminación recíproca. Esto no quiere decir que el análisis panbiogeográfico sea necesario y suficiente como base para la clasificación filogenética, sino que más bien ambos métodos pueden proveerse recursos y complementarse (Craw, 1988 en Espinosa y Llorente, 1993).

**La distribución de las abejas.** Las abejas (Insecta: Hymenoptera: Apoidea) se originaron a partir de las avispas esfecoides, probablemente en el oeste de Gondwana (África y América del Sur) hace aproximadamente 125 millones de años (Grimaldi y Engel, 2005). A diferencia de muchos taxones, las abejas son más abundantes y diversas en las zonas templadas y xéricas del mundo; la región Madreana de América del Norte (California y las regiones desérticas de suroeste de Estados Unidos y el norte de México) es particularmente rica (Michener, 1979). La fauna de abejas de México presenta su mayor diversidad en las regiones xéricas de los estados de Chihuahua, Sonora y la península de Baja California. Otras áreas xéricas templadas como Chile central tienen faunas menos ricas. En contraste, los trópicos orientales cuentan con una fauna pobre (89 géneros y subgéneros), mientras que el Neotrópico es relativamente rico en abejas al contar con 315 géneros y subgéneros.

La diferencia en la riqueza de las faunas en las grandes regiones de la Tierra puede estar relacionada con el intercambio de taxones entre tales áreas; así, la región Neártica tiene más géneros y subgéneros que la región Paleártica (a pesar de su tamaño mayor). En esta última, las barreras como el Mar Mediterráneo, los desiertos del Sahara y de Arabia y los montes Himalayas han sido más efectivas, que las barreras principalmente climáticas presentes entre el norte de América Central y la parte cálida de América del Norte, lo que ha permitido un intercambio de

taxones entre ambas regiones, siendo uno de los factores que favorece una fauna de gran riqueza específica (Michener, 1979, 2000).

De acuerdo con Michener (1979, 2000), la distribución de muchos grupos (cuyo origen y radiación son relativamente recientes) puede explicarse sin recurrir a la dispersión a grandes distancias o movimientos continentales. La dispersión de nidos en ramas o trozos de madera a través de barreras oceánicas de tamaño moderado puede ocurrir y favorecer el intercambio entre islas como las Antillas o entre América del Norte y del Sur, antes de que se estableciera su conexión. Las distribuciones disyuntas, a su vez, pueden explicarse por el movimiento de los continentes o por dispersión a través del océano, cuando los continentes estaban aún relativamente cerca.

## OBJETIVOS

### Objetivo General

- Conocer los patrones de distribución de los grupos de abejas propuestos mediante la aplicación de los métodos panbiogeográfico y cladístico.

### Objetivos Particulares

- Construir una base de datos que contenga las localidades georreferidas en las que se han registrado los taxones, que sirva de base a éste, y a estudios posteriores.
- Elaborar mapas de distribución en proyección plana para cada una de las especies de abejas.
- Para el análisis panbiogeográfico:
  - Construir los trazos individuales para cada una de las especies estudiadas como una forma de representar su ubicación en el espacio geográfico.
  - Identificar trazos generalizados que representen hipótesis sobre la historia biogeográfica de la biota de la que forman parte los taxones estudiados.
  - Identificar nodos panbiogeográficos que constituyan áreas de convergencia tectónica con riqueza histórica y biológica.
- Para el análisis cladístico
  - Elaborar cladogramas de áreas para *Diadasia*, *Agapostemon*, *Bombus* (subgéneros *Robustobombus* y *Fervidobombus*) a partir de sus cladogramas taxonómicos.
  - Construir una matriz de provincias por componentes para cada uno de los de los cladogramas de áreas de los géneros mencionados.

- Obtener cladogramas generales de áreas a partir de las matrices anteriores mediante el método de Análisis de Parsimonia de Brooks que muestren la relación histórica entre las áreas involucradas.
- Comparar los resultados obtenidos en este trabajo con los de otros grupos biológicos relacionados filogenéticamente (o no) y que hayan sido sometidos a análisis similares tanto panbiogeográficos como cladísticos con el fin de examinar prospectivamente la historia biogeográfica común *v. gr.* coleópteros, dípteros, aves u otros.

## ANTECEDENTES

Los estudios biogeográficos con insectos realizados en América utilizando el método panbiogeográfico incluyen órdenes como Coleoptera (Márquez y Morrone, 2003; Corona y Morrone, 2005), Hymenoptera (Abrahamovich *et al.*, 2004) y Siphonaptera (Morrone y Gutiérrez, 2005). Entre los estudios que abarcan solo el territorio mexicano se encuentran los de Contreras-Medina y Eliosa-León (2001) con plantas, vertebrados e invertebrados; y Ochoa *et al.* (2003) con mariposas. Destaca entre ellos la compilación de Morrone y Llorente (2006), que concentra trabajos referentes a los órdenes Coleoptera, Hymenoptera, Siphonaptera y Lepidoptera. Una constante observada en estos estudios es la coincidencia de resultados en los trazos generalizados y nodos que muestran biotas ancestrales y áreas compuestas con una alta riqueza biológica.

En lo que se refiere a los estudios de biogeografía cladística en el continente americano, en América del Sur destacan el de Crisci *et al.* (1991) con base en coleópteros, dípteros, efemerópteros, hemípteros, mecópteros y varios grupos de plantas; el de Carvalho y Couri (2002) con dípteros y los de Posadas y Morrone (2001, 2003) con coleópteros curculiónidos. Para la Zona de Transición Mexicana (Suroeste de Estados Unidos, México y América del Centro hasta las tierras bajas de Nicaragua) se han desarrollado los trabajos de Liebherr (1994) con coleópteros carábidos y el de Marshall y Liebherr (2000) para insectos, peces, saurios y plantas. Por su parte, Flores-Villela y Goyenechea (2001) trabajaron con reptiles, anfibios y coleópteros carábidos; y Roig-Juñent *et al.* (2003) con artrópodos epigeos. En otras publicaciones de Morrone (2001b, 2006), Carvalho *et al.* (2003) y Soares y Carvalho (2005) se conjuntan ambas metodologías.

Los resultados obtenidos en las publicaciones mencionadas, han servido para proponer una regionalización (del país o de regiones particulares del Continente Americano), que refleja una división natural de las áreas con base en los taxones endémicos que en ellas se presentan.

## MÉTODO

Este trabajo constó de dos partes. La primera consistió en un análisis bajo el método panbiogeográfico donde se analizaron las distribuciones de 144 especies de los géneros *Agapostemon*, *Bombus*, *Diadasia*, y de las tribus Osirini para América y Meliponini para México. La segunda parte se enfocó en un análisis bajo la perspectiva cladista, de modo que se mostrará la relación histórica entre las áreas bajo estudio y que incluyó la comparación de la distribución de *Agapostemon*, *Bombus* y *Diadasia* que son taxones que cuentan con estudios previos que han generado cladogramas de relaciones de ancestría común, que son el requisito previo para iniciar un estudio bajo la metodología cladista (Platnick y Nelson, 1978; Humphries y Parenti, 1986; Wiley, 1987; Wiley, 1988).

**Panbiogeografía.** Los datos geográficos de 108 de los géneros *Agapostemon*, *Diadasia*, Meliponini y Osirini especies fueron obtenidos de las revisiones taxonómicas de estos taxones (Timberlake, 1939, 1940, 1941, 1956; Adlakha, 1969; Roberts, 1972; Shanks, 1986; Roberts y Brooks, 1987; Roig-Alsina, 1989; Ayala, 1999; Yáñez-Ordóñez, 2001; Janjic y Packer, 2003, Hinojosa-Díaz, 2003; Yáñez-Ordóñez e Hinojosa-Díaz, 2004), y de los ejemplares de la colección del Snow Museum, Lawrence, Kansas, USA y de la Colección Himenopterológica del Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM, México. Para el análisis de *Bombus* se utilizaron los datos de Abrahamovich *et al.* (2004) que incluye información de 36 especies de este género.

Para el análisis panbiogeográfico de *Agapostemon* se construyeron 27 trazos individuales para 27 de las 41 especies incluidas en Janjic y Packer (2003) mientras que para el género *Diadasia* se elaboraron 21 trazos individuales de las 28 especies analizadas por Sipes y Wolf (2001), 43 trazos para las 46 especies de Meliponini presente en México examinadas por Ayala (1999), se actualiza esta clasificación considerando la propuesta de Camargo y Pedro (2008).

Para la tribu Osirini se construyeron 17 trazos para igual número de especies. La razón por la que no se elaboraron los trazos para todas las especies, es que para llevar a cabo un análisis panbiogeográfico es necesario contar con al menos tres localidades para poder construir el trazo individual de la especie en cuestión. Muchas de las especies son conocidas para localidades únicas o sus datos de recolecta son tan ambiguos que es imposible georreferirlas, por lo que muchas especies tuvieron que ser eliminadas del estudio panbiogeográfico. Las localidades geográficas fueron georreferidas con el programa GEOLocate (Rios y Bart, 2002), el gacetero mundial electrónico (<http://www.fallingrain.com/world/>) y la página electrónica traveljournal (<http://www.traveljournals.net/explore/>).

Se creó una base de datos por cada una de las especies con los datos de latitud y longitud en formato grado decimales, éstos fueron utilizados para crear mapas puntuales (áreas ocupadas) de distribución utilizando ArcView GIS 3.2 (ESRI, 1998).

Los puntos de distribución de cada taxón se marcaron en un mapa y se conectaron mediante una línea que representó la distancia mínima entre ellos para dar lugar a los trazos individuales. La coincidencia posterior de los trazos individuales resultó en trazos generalizados. Su solapamiento posterior permitió identificar los nodos panbiogeográficos (Morrone y Crisci, 1990, 1992, 1995; Craw *et al.*, 1999, Crisci *et al.*, 2000; Grehan, 2001; Abrahamovich *et al.*, 2004). Los trazos individuales fueron construidos utilizando ArcView GIS 3.2 al aplicar la extensión *Trazos2004* (Rojas, 2007), a través de la herramienta “*Minimum spaning tree*”, que utiliza la teoría de grafos escogiendo un punto a partir del cual mide las distancias entre éste y todos los demás puntos, las compara y traza un árbol de tendido mínimo. Al igual que los trazos generalizados y los nodos, los trazos individuales fueron representados siguiendo las convenciones de Fortino y Morrone (1997). Los nodos fueron nombrados conforme a la geografía y a la regionalización propuesta por Morrone (2006) para América Latina y el Caribe.



**Análisis cladístico.** Una vez concluido el estudio panbiogeográfico, se utilizó el método de Análisis de Parsimonia de Brooks (BPA) para obtener cladogramas de áreas que permitieran conocer la relación histórica entre las áreas estudiadas (Wiley, 1987; Brooks, 1990). Este método compara los cladogramas taxonómicos de áreas de diferentes taxones bajo estudio, que se construyen a partir de la sustitución de los nombres de los taxones por los de las áreas que habitan en los cladogramas taxonómicos, se codifican como variables multiestado y se analizan como caracteres.

El BPA se limitó a América Latina y el Caribe empleando el sistema de regionalización de Morrone (2006). Al carecer de una regionalización similar para América del Norte al norte de México, se crearon dos regiones más, una para los Estados Unidos de América y otra para Canadá de modo que los taxones distribuidos en estos lugares pudieran ser considerados en el Análisis de Parsimonia de Brooks.

Los cladogramas taxonómicos utilizados fueron los correspondientes a los géneros *Diadasia* (Sipes y Wolf, 2001) obtenido con datos moleculares, *Agapostemon* (Janjic y Packer, 2003) construido a partir de datos morfológicos y *Bombus* (subgéneros *Robustobombus* y *Fervidobombus*) (Cameron *et al.*, 2007) resultado de análisis moleculares.

A diferencia del estudio panbiogeográfico, para el análisis cladístico se consideraron todas las especies presentes en los cladogramas taxonómicos mencionados arriba, ya que la presencia de la especie en una localidad es suficiente para construir el cladograma de áreas, por lo que esta parte del análisis incluyó 95 especies; 27 de *Bombus*, 27 de *Diadasia* y 41 de *Agapostemon*.

Se construyeron matrices parciales de ausencia-presencia para cada uno de los cladogramas taxonómicos de áreas con un formato 'r x c' donde los renglones representaron las provincias biogeográficas y las columnas los componentes. Posteriormente se unieron en una única matriz para toda América Latina y el Caribe (54 provincias y 157 componentes). La matriz

se enraizó al codificar la primera fila con ceros. Para el análisis se utilizó el programa Winclada (Nixon, 2002) usando el algoritmo de parsimonia y la herramienta *Heuristics* con los siguientes parámetros: 10000 *maximun trees to sep (hold)*, 50 *Number of replications (mult\*N)*, 100 *Starting trees per rep(hold/)* y *Search strategy [Multiple TBR + TBR (mult\*max\*)]*. Como se obtuvo más de un árbol igualmente parsimonioso, se procedió a construir un nuevo árbol utilizando consenso estricto.

El método anterior se repitió usando matrices parciales para América del Norte (50 provincias y 104 componentes) y América del Sur (32 provincias y 23 componentes). Al final, y a manera de comparación, se utilizaron las subregiones propuestas por Morrone (2006) para construir una nueva matriz (8 subregiones y 132 componentes).

## RESULTADOS

**Análisis panbiogeográfico.** Se obtuvieron 3966 puntos de distribución (2324 corresponden a localidades únicas) para 108 especies de *Agapostemon*, *Diadasia*, Meliponini y Osirini. El análisis panbiogeográfico arrojó los siguientes resultados:

1) *Trazos individuales.* Se obtuvieron 108 trazos individuales del mismo número de especies de abejas (Figs. 1-27) mismos que se describen a continuación. El número entre paréntesis que aparece al final del apartado de distribución indica el total de registros geográficos que fueron considerados para cada especie.

Las especies consideradas en este análisis son las siguientes:

### *Agapostemon*

*Agapostemon (Agapostemon) angelicus* Cockerell (Fig. 1). Distribución: **Estados Unidos de América** (Arizona, Colorado, California, Kansas, Montana, Nebraska, Nevada, Nuevo México, Dakota del Sur, Texas y Utah); **México** (Sonora y Chihuahua); (140).

A. (*A.*) *centratus* (Vachal) (Fig. 1). Distribución: **Haití; República Dominicana** (3).

A. (*A.*) *ochromops* Roberts (Fig. 1). Distribución: **Bahamas** (Cat. I, Concepción, New Providence I) (5).

A. (*A.*) *peninsularis* Roberts (Fig. 1). Distribución: **Estados Unidos de América** (California). **México** (Baja California, Baja California Sur) (7).

A. (*A.*) *swainsonae* Cockerell (Fig. 1). Distribución: **Jamaica** (6).

A. (*A.*) *obliquus* (Provancher) (Fig. 2). Distribución: **Estados Unidos de América** (Arizona, California, Nebraska, New Mexico, Texas, Wyoming); **México** (Puebla, San Luis Potosí, Sonora) (63).

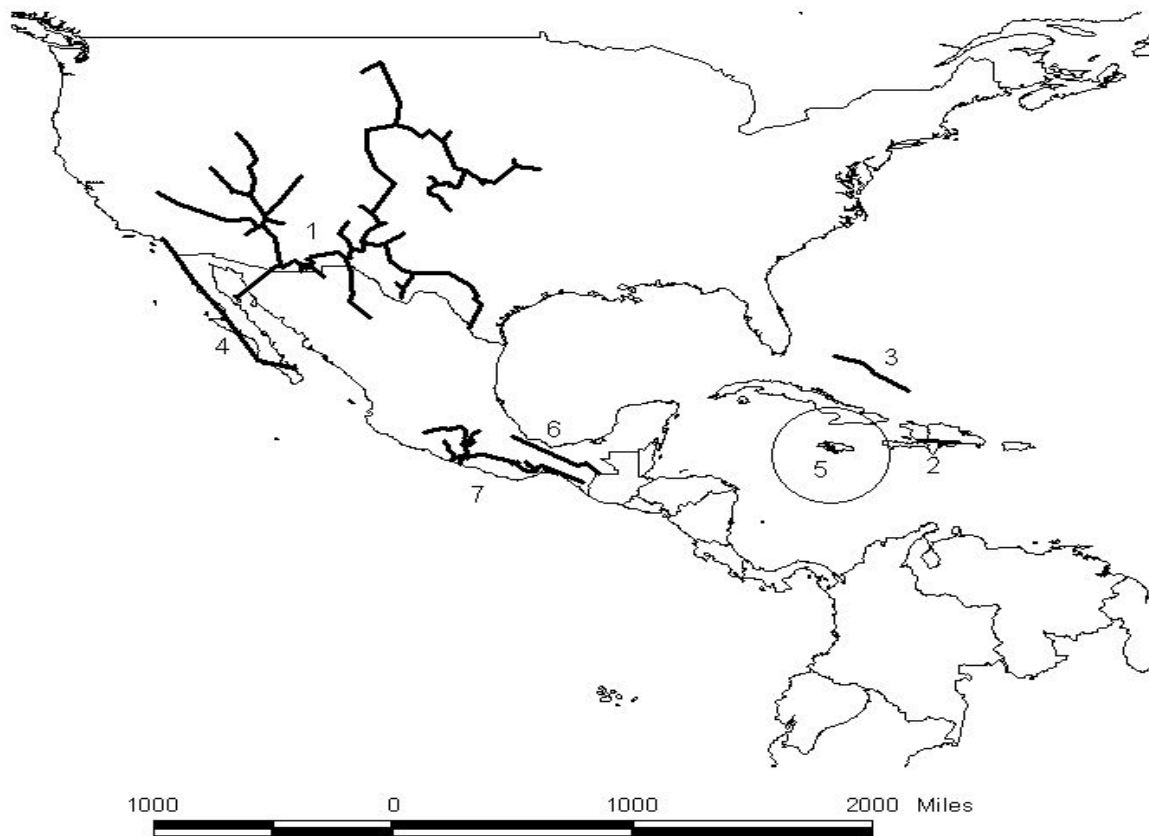


Figura 1. Trazos individuales. **1.** *Agapostemon (A.) angelicus*. **2.** *A. (A.) centratus*. **3.** *A. (A.) ochromops*. **4.** *A. (A.) peninsularis*. **5.** *A. (A.) swainsonae*. **6.** *A. (Notagapostemon) rhopalocerus*. **7.** *Geotrigona acapulconis*.

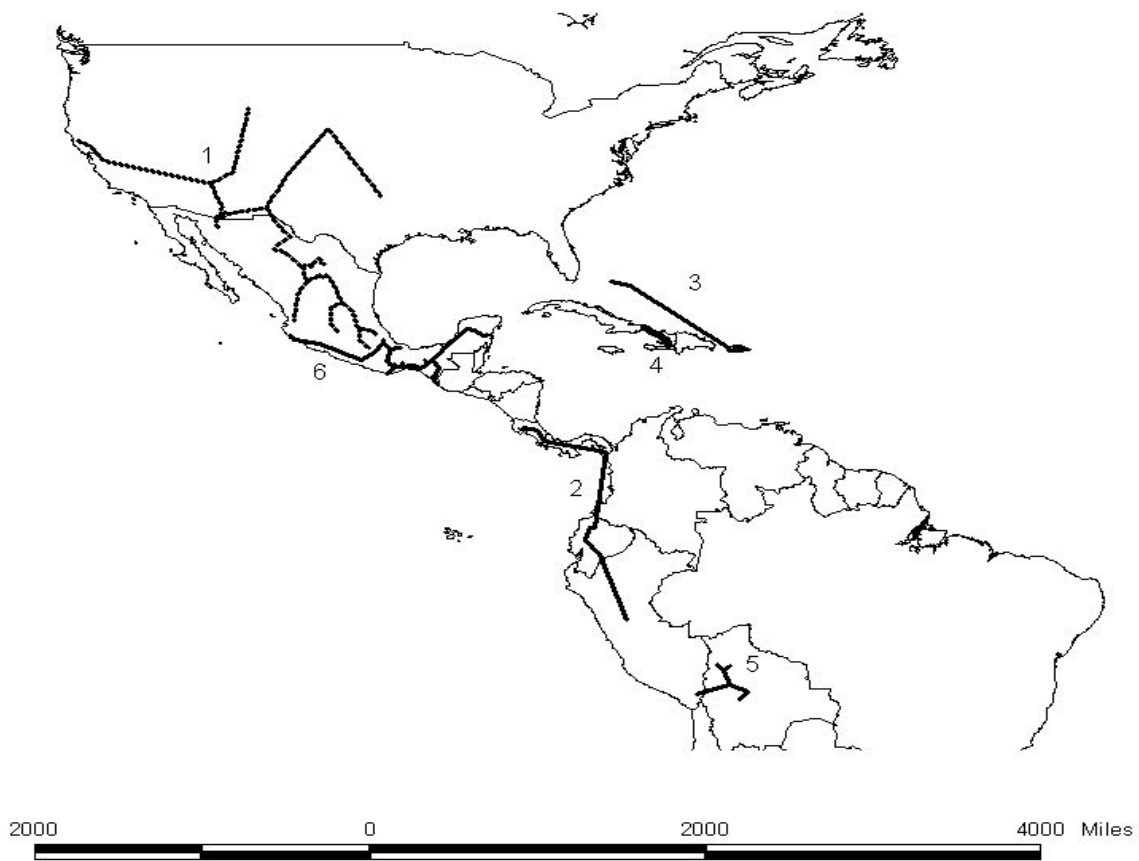


Figura 2. Trazos individuales. **1.** *Agapostemon (A.) obliquus*. **2.** *A. (A.) intermedius*. **3.** *A. (A.) viequesensis*. **4.** *A. (Notagapostemon) kohliellus*. **5.** *A. (N.) mourei*. **6.** *Trigonisca (T.) pipioli*.

- A. (*A.*) *viequesensis* Cockerell (Fig. 2). Distribución: **Bahamas** (New Providence, Cat. I). **Puerto Rico** (15).
- A. (*A.*) *coloradinus* (Vachal) (Fig. 3). Distribución: **Estados Unidos de América** (Colorado, Kansas, New Mexico, Texas, Utah, Wyoming) (28).
- A. (*A.*) *poeyi* (Lucas) (Fig. 3). Distribución: **Cuba** (Guantamano, Habana, Jaruco, Pinar del Río); **México** (Veracruz) (13).
- A. (*A.*) *alayo* Roberts (Fig. 4). Distribución: **Haití; República Dominicana** (4).
- A. (*A.*) *femoratus* Crawford (Fig. 4). Distribución: **Canadá** (British Columbia); **Estados Unidos de América** (California, Colorado, Idaho, Missouri, Montana, Nevada, North Dakota, Oregon, Utah, Washington, Wyoming) (90).
- A. (*A.*) *viridulus* (Fabricius) (Fig. 4). Distribución: **Cuba** (6).
- A. (*A.*) *tyleri* Cockerell (Fig. 4). Distribución: **Estados Unidos de América** (Arizona, Kansas, New Mexico, Texas); **México** (Chihuahua, Coahuila, Hidalgo, Nuevo León, San Luis Potosí, Sonora, Tamaulipas) (57).
- A. (*A.*) *melliventris* Cresson (Fig. 5). Distribución: **Estados Unidos de América** (Arizona, California, Kansas, Maryland, Missouri, Montana, Nevada, New Mexico, Oklahoma, Texas); **México** (Baja California, Baja California Sur, Chihuahua, Coahuila, Durango, Jalisco, Sonora, Tamaulipas) (117).
- A. (*A.*) *sericeus* (Forster) (Fig. 6). Distribución: **Estados Unidos de América** (Kansas, Colorado, Missouri, Wyoming) (36).
- A. (*A.*) *splendens* (Lepeletier) (Fig. 7). Distribución: **Estados Unidos de América** (Colorado, Florida, Kansas, Nebraska, New York, North Carolina, Oklahoma, South Dakota, Texas) (17).

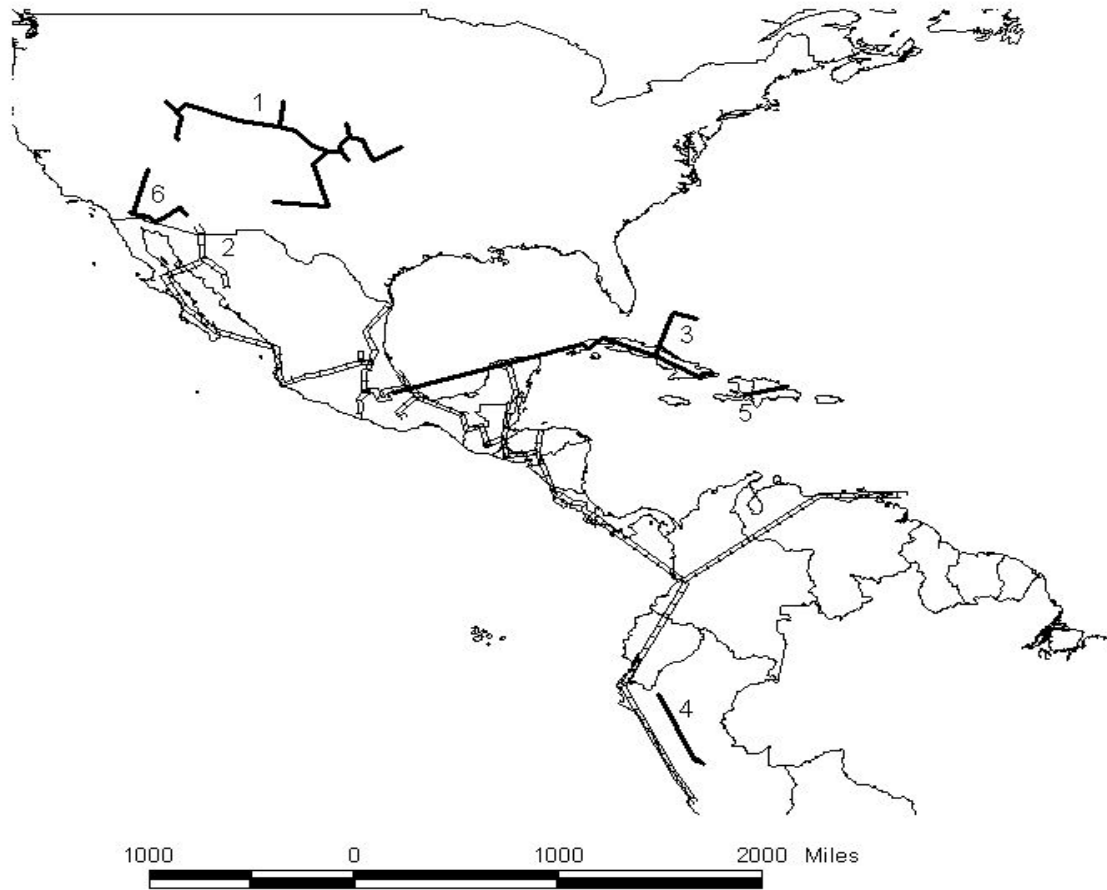


Figura 3. Trazos individuales. **1.** *Agapostemon (A.) coloradinus*. **2.** *A. (Notagapostemon) nasutus*.  
**3.** *A. (A.) poeyi*. **4.** *A. (N.) heterurus*. **5.** *A. (A.) alayoi*. **6.** *Diadasia tuberculifrons*.

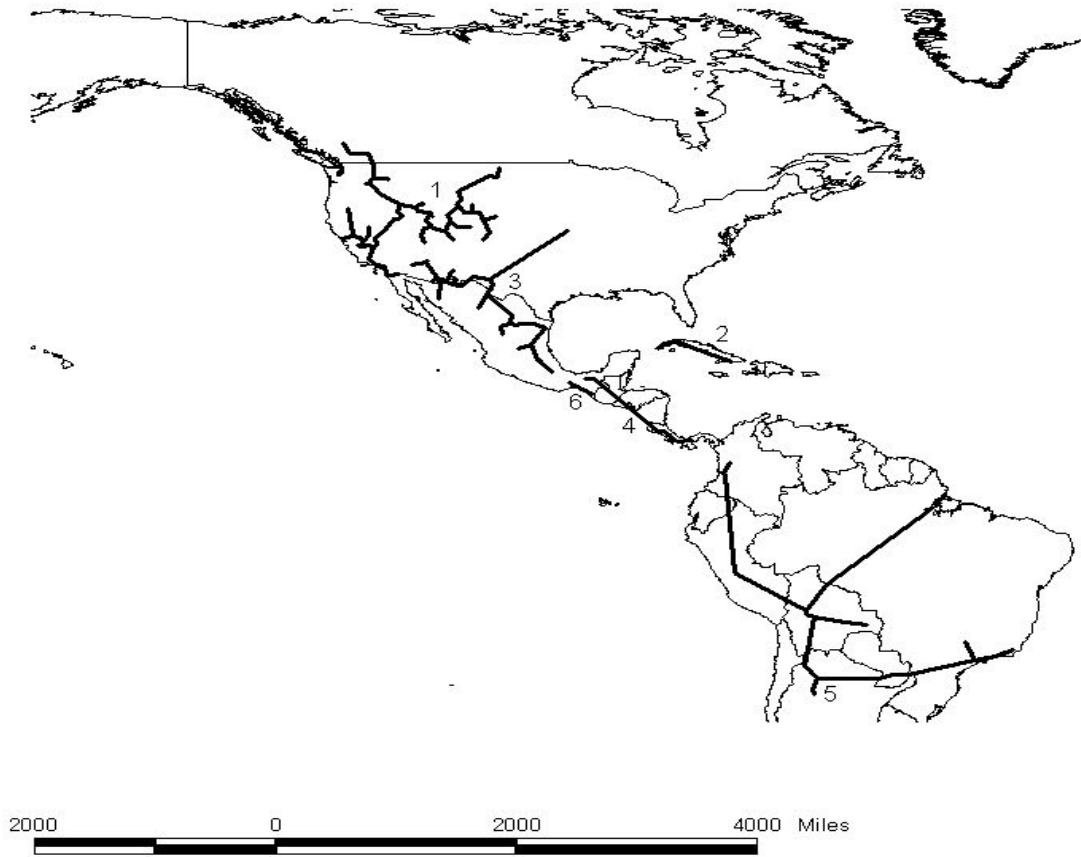


Figura 4. Trazos individuales. 1. *Agapostemon (A.) femoratus*. 2. *A. (A.) viridulus*. 3. *A. (A.) tyleri*  
4. *A. (Notagapostemon) atrocaeruleus*. 5. *A. (N.) semimelleus*. 6. *Trigonisca (Dolichotrigona) schulthessi*.



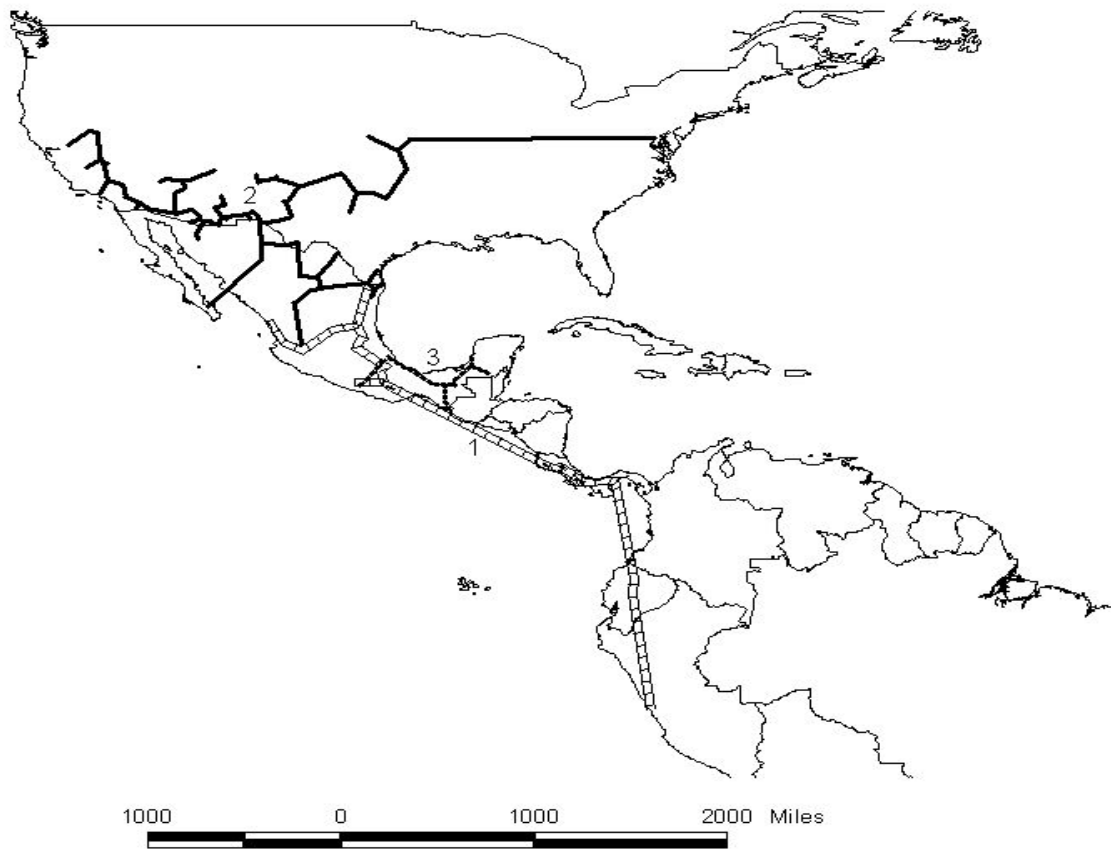


Figura 5. Trazos individuales. **1.** *Agapostemon* (A.) *melliventris*. **2.** *Agapostemon* (*Notagapostemon*) *leunculus*. **3.** *Trigonisca angustula*.

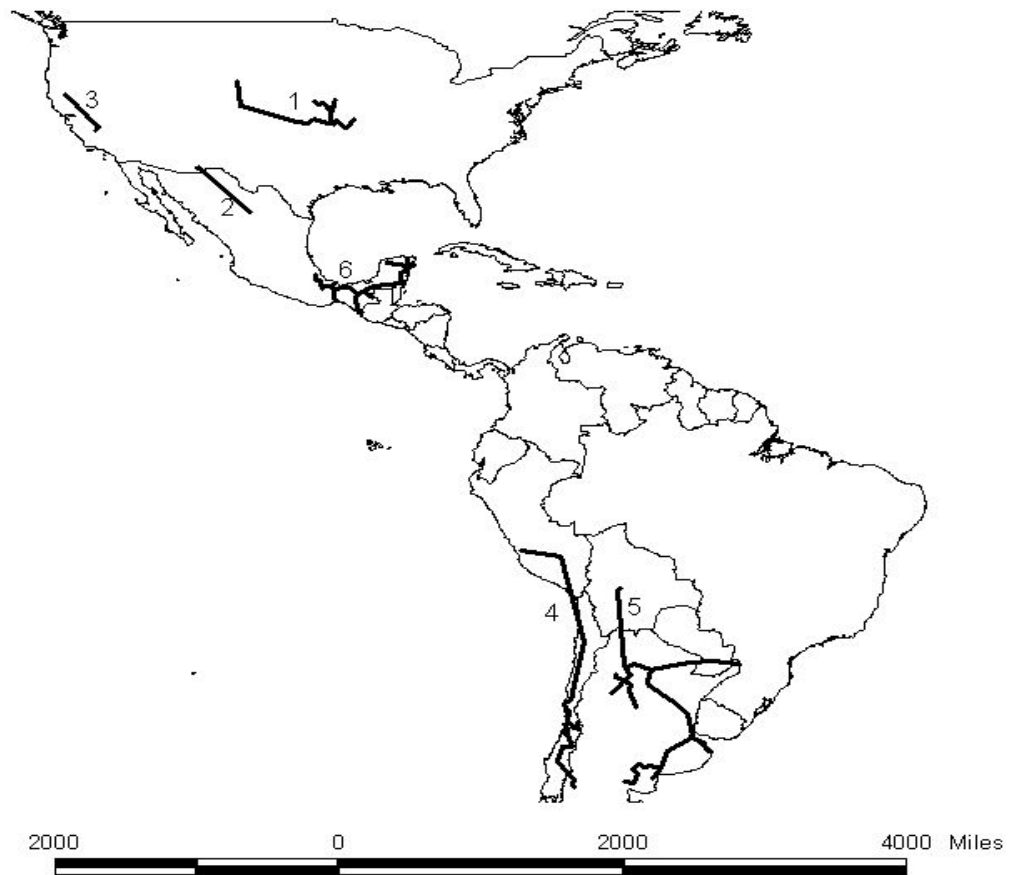


Figura 6. Trazos individuales. **1.** *Agapostemon (A.) sericeus*. **2.** *Diadasia aflicctula*. **3.** *D. angusticeps*. **4.** *D. chilensis*. **5.** *D. pereyrae*. **6.** *Trigona fuscipennis*.

- A. (*A.*) *texanus* Cresson (Fig. 8). Distribución: **Canadá** (Alberta, British Columbia, Saskatchewan); **Estados Unidos de América** (Arizona, California, Colorado, Connecticut, Idaho, Kansas, Michigan, Minnesota, Missouri, Montana, Nebraska, Nevada, New Hampshire, North Dakota, Oklahoma, Oregon, South Dakota, Texas, Utah, Washington, Wisconsin, Wyoming); **México** (Baja California Sur, Chiapas, Coahuila, Distrito Federal, Durango, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas, Tlaxcala, Veracruz) (216).
- A. (*A.*) *virescens* (Fabricius) (Fig. 9). Distribución: **Canadá** (British Columbia). **Estados Unidos de América** (Colorado, Utah, Virginia) (4).
- A. (*Notagapostemon*) *rhopalocerus* Smith (Fig. 1). Distribución: **México** (Chiapas) (4).
- A. (*N.*) *intermedius* Roberts (Fig. 2). Distribución: **Costa Rica** (Puntarenas, Cartago); **Ecuador** (Pichincha); **Panamá** (Darien) (12).
- A. (*N.*) *kohliellus* (Vachal) (Fig. 2). Distribución: **Cuba**. **Haití**.
- A. (*N.*) *mourei* Roberts (Fig. 2). Distribución: **Bolivia** (Beni, Cochabamba, Chapare, del Sara) (13).
- A. (*N.*) *heterurus* Cockerell (Fig. 3). Distribución: **Perú** (Pasco, Junin, Amazonas) (4).
- A. (*N.*) *nasutus* Smith (Fig. 3). Distribución: **Belice**; **Colombia** (Cali, Valle); **Costa Rica** (Cartago, Guanacaste, Puntarenas); **Ecuador** (Esmeraldas); **El Salvador**; **Estados Unidos de América** (Arizona, Texas); **Guatemala**; **Honduras** (Atlántida, Catacamas); **México** (Baja California Sur, Chiapas, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tamaulipas, Veracruz, Yucatán); **Perú** (Lima); **Trinidad y Tobago**; **Venezuela** (Caracas) (111).

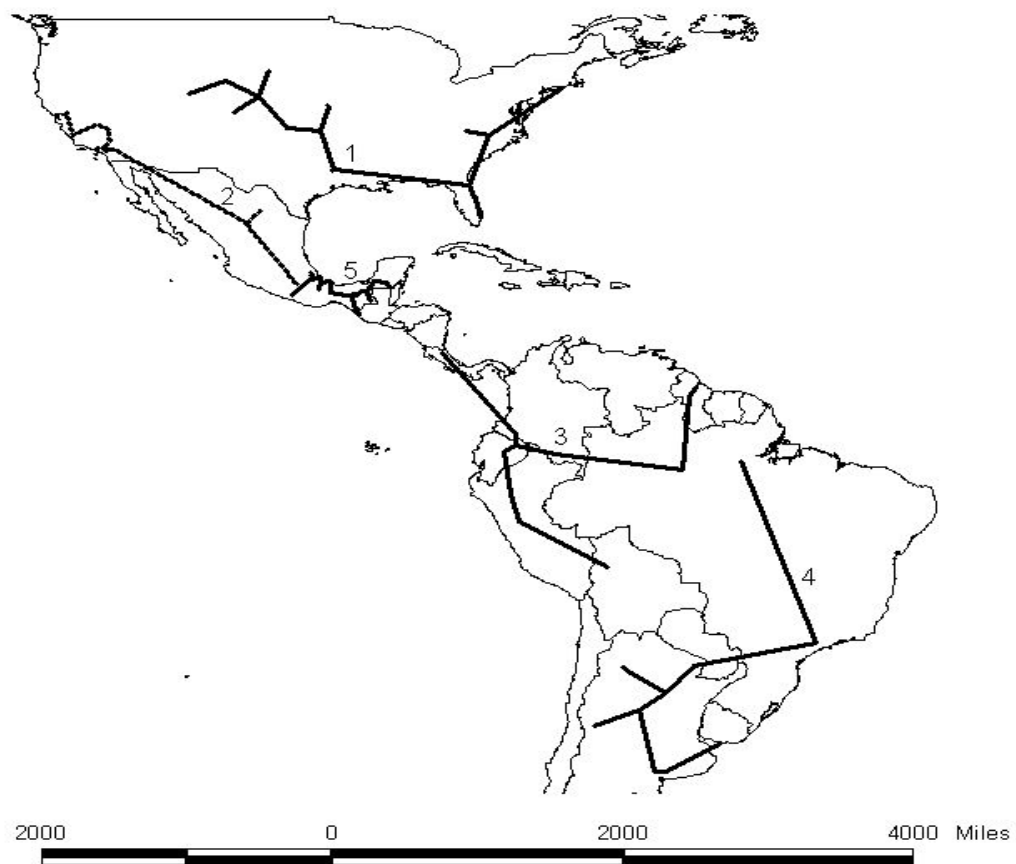


Figura 7. Trazos individuales. **1.** *Agapostemon (A.) splendens*. **2.** *Diadasia australis*. **3.** *Osiris atriventris*. **4.** *Parepeolus aterrimus*. **5.** *Trigona nigerrima*.

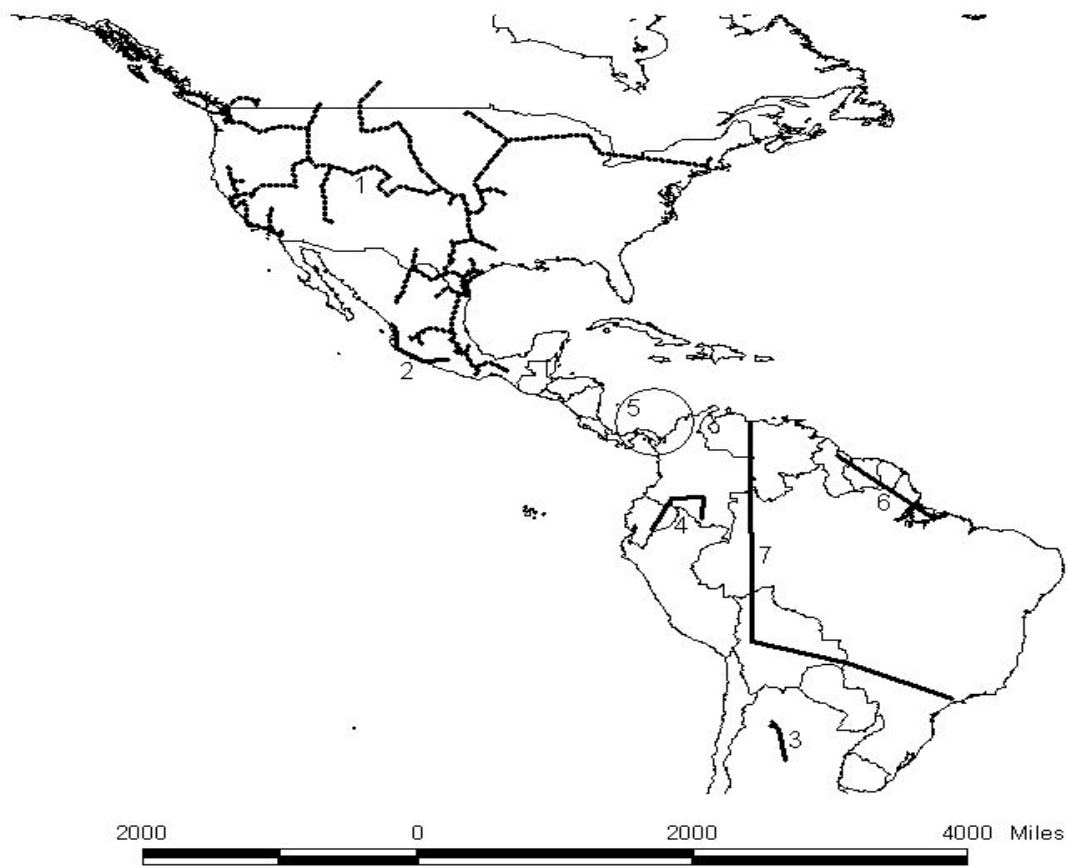


Figura 8. Trazos individuales. 1. *Agapostemon (A.) texanus*. 2. *Lestrimelitta chamelensis*. 3. *Osirinus lemniscatus*. 4. *Osiris analis*. 5. *O. melanothrix*. 6. *O. paraensis*. 7. *O. tricosus*.

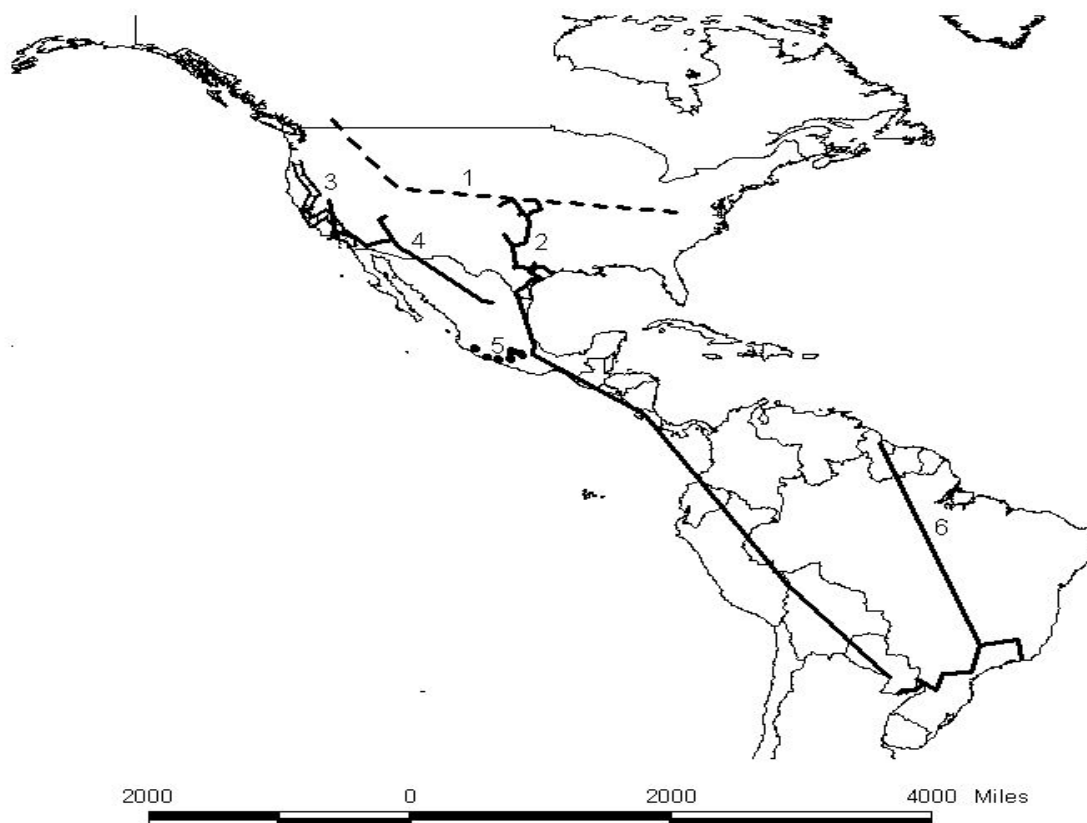


Figura 9. Trazos individuales. 1. *Agapostemon (A.) virescens*. 2. *Diadasia afflicta*. 3. *D. bituberculata*. 4. *D. vallicola*. 5. *Cephalotrigona eburneiventer*. 6. *Osiris variegatus*.

*A. (N.) atrocaeruleus* Friese (Fig. 4) Distribución: **Costa Rica** (Cartago, San José); **México** (Chiapas) (12).

*A. (N.) semimelleus* Cockerell (Fig. 4). Distribución: **Argentina** (Catamarca, Formosa, Misiones, Tucumán); **Bolivia** (Beni, Cochabamba, La Paz, Santa Cruz); **Brasil** (Mato Grosso, Paraná, Río de Janeiro, Sao Paulo); **Colombia** (Provincia Valle, Risaralda); **Paraguay** (Coahuazu); **Perú** (Junin, Pasco) (27).

*A. (N.) leunculus* Vachal (Fig. 5). Distribución: **Costa Rica** (Cartago, Monteverde, San José); **Ecuador**; **Estados Unidos de América** (Texas); **México** (Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Oaxaca, Tamaulipas); **Panamá** (Chiriquí, Panamá) (41).

### ***Diadasia***

*Diadasia tuberculifrons* Timberlake (Fig. 3). Distribución: **Estados Unidos de América** (Arizona, California, Nevada) (10).

*D. afflicctula* Cockerell (Fig. 6). Distribución: **Estados Unidos de América** (New Mexico). **México** (Coahuila, Durango) (4).

*D. angusticeps* Timberlake (Fig. 6). Distribución: **Estados Unidos de América** (California) (3).

*D. chilensis* (Spinola) (Fig. 6). Distribución: **Argentina** (Córdoba, Neuquén, Río Negro). **Chile** (Aconcagua, Choapa, Coquimbo, Limari, Malleco, Metropolitana, Santiago, Valparaíso) (35).

*D. pereyrae* (Holmberg) (Fig. 6). Distribución: **Argentina** (Buenos Aires, Catamarca, Córdoba, Entre Ríos, Formosa, La Rioja, Río Negro, Santiago del Estero, Santa Fe, Tucumán); **Bolivia** (Cochabamba, Tarija); **Paraguay** (46). *D. australis* (Cresson) (Fig. 7). Distribución: **Estados Unidos de América** (California); **México** (Coahuila, Puebla) (20).

- D. afflictata* (Cresson) (Fig. 9). Distribución: **Costa Rica** (Alajuela, Puntarenas); **Estados Unidos de América** (Kansas, Oklahoma, Texas); **México** (Puebla, Veracruz); **Paraguay** (Central); **Perú** (Madre de Dios) (63).
- D. bituberculata* (Cresson) (Fig. 9). Distribución: **Estados Unidos de América** (California Oregon) (24).
- D. vallicola* Timberlake (Fig.9). Distribución: **Estados Unidos de América** (Arizona, California, Nevada, Utah); **México** (Coahuila) (17).
- D. consociata* Timberlake (Fig. 10). Distribución: **Estados Unidos de América** (Arizona, California, Nevada, Oregon, Utah) (18).
- D. megamorpha* Cockerell (Fig. 10). Distribución: **Estados Unidos de América** (Arizona, New Mexico, Texas) (10).
- D. diminuta* (Cresson) (Fig. 11). Distribución: **Canadá** (Alberta); **Costa Rica** (Alajuela); **El Salvador** (Santa Ana); **Estados Unidos de América** (Arizona, California, Colorado, Kansas, Nevada, New Mexico, Texas); **El Salvador** (Santa Ana); **Honduras** (Francisco Morazán); **México** (Chihuahua, Coahuila, Durango, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, México, Oaxaca, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora) (182).
- D. enevata* (Cresson) (Fig. 12). Distribución: **Estados Unidos de América** (Arizona, California, Colorado, Idaho, Kansas, Nebraska, New Mexico); **México** (Chihuahua, Coahuila, Durango, Tamaulipas, Sonora) (34).
- D. laticauda* Cockerell (Fig. 13). Distribución: **Estados Unidos de América** (California) (5).
- D. olivacea* (Cockerell) (Fig. 13). Distribución: **Estados Unidos de América** (New Mexico, Texas); **México** (Chihuahua, Coahuila, Durango, Hidalgo, Puebla, Sonora, Veracruz) (74).





Figura 10. Trazos individuales. 1. *Diadasia consociata*. 2. *D. megamorpha*. 3. *Cephalotrigona oaxacana*. 4. *Trigonisca (T.) maya*. 5. *Osiris boliviensis*. 6. *O. marginatus*. 7. *Parepeolus niger*.

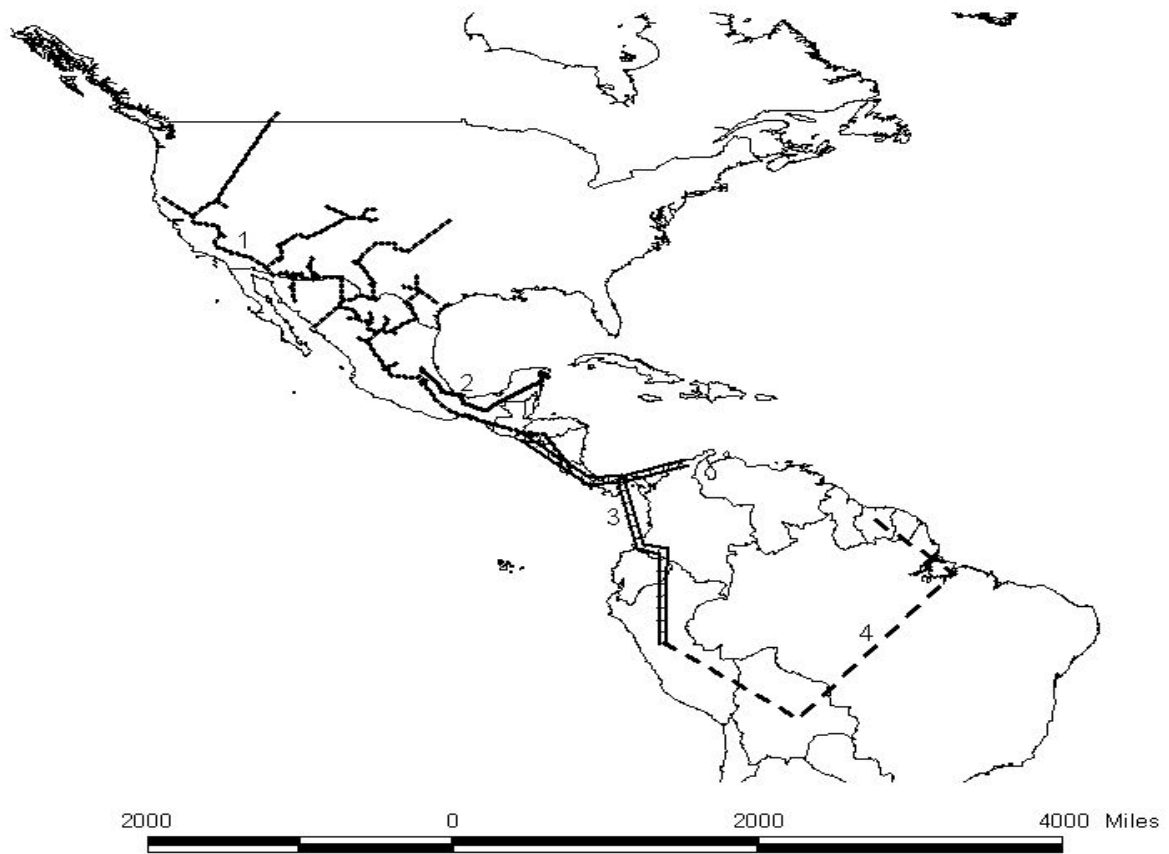


Figura 11. Trazos individuales. 1. *Diadasia diminuta*. 2. *Plebia pulchra*. 3. *Osiris mourei*. 4. *O. tarsatus*.

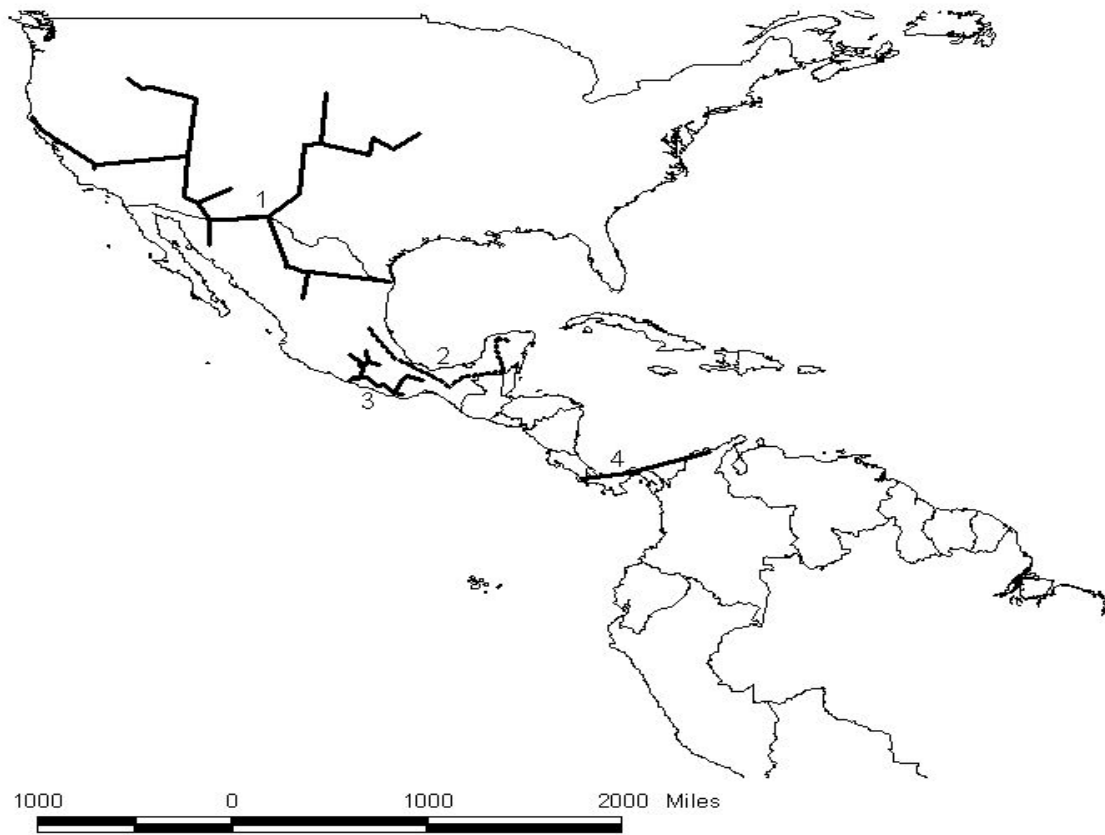


Figura 12. Trazos individuales. **1.** *Diadasia enevata*. **2.** *Lestrimelitta nitkib*. **3.** *Melipona fasciata*. **4.** *Osiris stenolobus*.

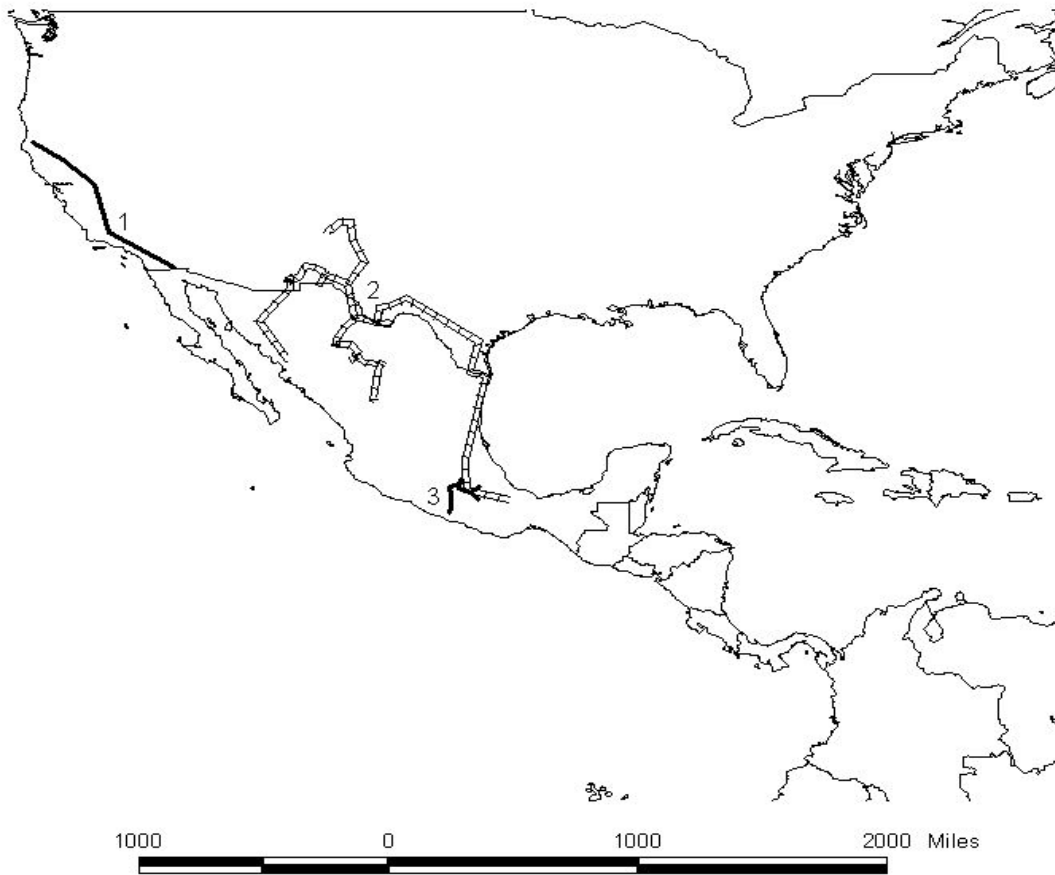


Figura 13. Trazos individuales. **1.** *Diadasia laticauda*. **2.** *D. olivacea*. **3.** *Trigonisca (T.) azteca*.

*D. lutzii* Cockerell (Fig. 14). Distribución: **Estados Unidos de América** (Arizona, California, Nevada, Texas, Wyoming); **México** (Coahuila, Jalisco, Querétaro, San Luis Potosí, Sonora) (53).

*D. martinalis* Timberlake (Fig. 15). Distribución: **Estados Unidos de América** (Arizona, California); **México** (Chihuahua, Jalisco, Sonora) (20).

*D. rinconis* Cockerell (Fig. 16). Distribución: **Canadá** (Alberta); **México** (Coahuila, Durango, Sonora); **Estados Unidos de América** (Arizona, California, Colorado, New Mexico, Texas, Utah) (92).

*D. nigrifrons* (Cresson) (Fig. 17). Distribución: **Estados Unidos de América** (California, Colorado, Idaho, Nevada, New Mexico, Oregon, Utah) (15).

*D. ochracea* (Cockerell) (Fig. 18). Distribución: **Estados Unidos de América** (Arizona, California, Colorado, New Mexico, Texas); **México** (Sonora, Zacatecas) (48).

*D. sphaeralcearum* Cockerell (Fig. 19). Distribución: **Estados Unidos de América** (Arizona, California, New Mexico, Texas); **México** (Chihuahua, Coahuila) (17).

**Meliponini.** Se desarrolló un análisis panbiogeográfico (Yáñez-Ordóñez *et al.*, 2008) en el que se estudiaron las especies de Meliponini presentes en México. Los resultados se presenta en el Apéndice 1 y constituyen el requisito de artículo para la obtención del grado.

*Cephalotrigona eburneiventer* (Schwarz) (Fig. 9). Distribución: **México** (Colima, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Puebla) (29).

*C. oaxacana* Ayala (Fig. 10). Distribución: **México** (Oaxaca) (7).

*C. zexmeniae* (Cockerell) (Fig. 14). Distribución: **México** (Campeche, Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo, San Luis Potosí, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz, Yucatán) (61).

*Lestrimelitta chamelensis* Ayala (Fig. 8). Distribución: **México** (Guerrero, Jalisco, Nayarit) (6).

*L. nitkib* Ayala (Fig. 12). Distribución: (Campeche, Chiapas, San Luis Potosí, Veracruz, Yucatán) (8).

*Melipona fasciata* Latreille (Fig.12). Distribución: **México** (Guerrero, México, Michoacán, Morelos, Oaxaca) (47).

*M. colimana* Ayala (Fig. 14). Distribución: **México** (Colima, Jalisco) (5).

*M. beecheii* Bennett (Fig. 15). Distribución: **México** (Campeche, Chiapas, Jalisco, Nayarit, Oaxaca, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz, Yucatán, Zacatecas) (84).

*M. lupitae* Ayala (Fig. 16). Distribución: **México** (Michoacán) (5).

*M. yucatanica* Camargo, Moure y Roubik (Fig. 16). Distribución: **México** (Campeche, Oaxaca, Yucatán) (9).

*Nannotrigona perilampoides* (Cresson) (Fig. 17). Distribución: **México** (Campeche, Chiapas, Chihuahua, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tabasco, Veracruz) (127).

*Oxytrigona mediorufa* (Cockerell) (Fig. 16). Distribución: **México** (Chiapas) (5).

*Paratrigona guatemalensis* (Fig. 18). Distribución: **México** (Chiapas, Oaxaca, Veracruz) (3).

*Partamona orizabaensis* (Strand) (Fig. 16). Distribución: **México** (Oaxaca, Veracruz) (5).

*P. bilineata* (Schwarz) (Fig. 19). Distribución: **México** (Campeche, Chiapas, Colima, Distrito Federal, Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Tabasco, Veracruz, Yucatán) (306).

*Plebia pulchra* Ayala (Fig. 11). Distribución: **México** (Chiapas, Hidalgo, Puebla, Quintana Roo, San Luis Potosí, Veracruz) (26).

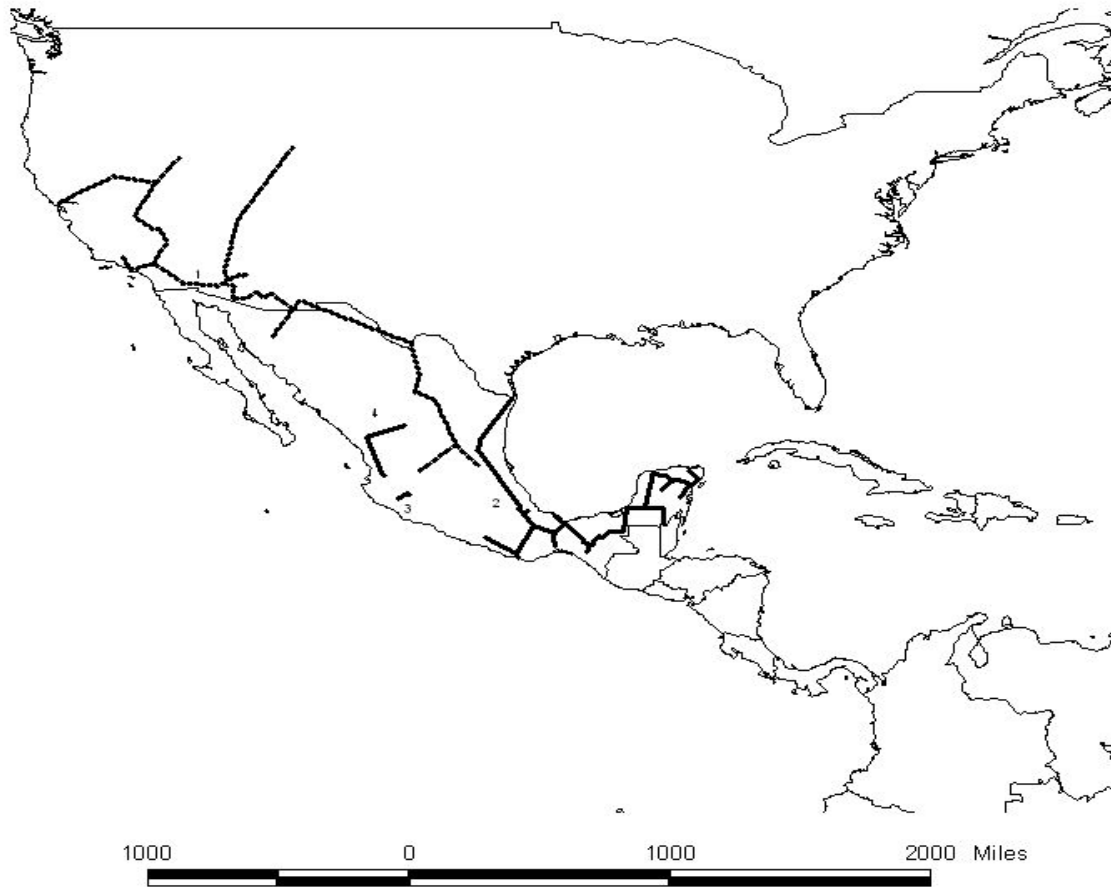


Figura 14. Trazos individuales. **1.** *Diadasia lutzi*. **2.** *Cephalotrigona zexmeniae*. **3.** *Melipona colimana*. **4.** *Plebia cora*.

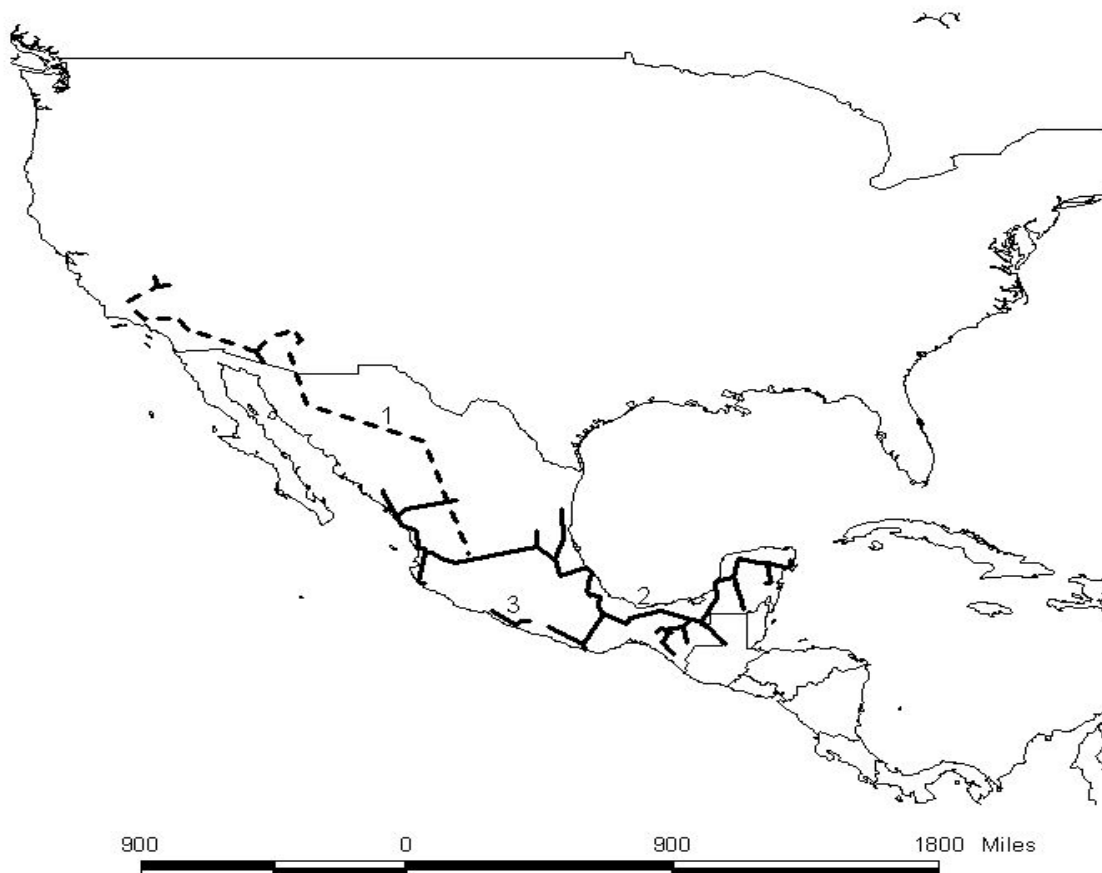


Figura 15. Trazos individuales. 1. *Diadasia martinalis*. 2. *Melipona beecheii*. 3. *Plebeia fulvopilosa*.



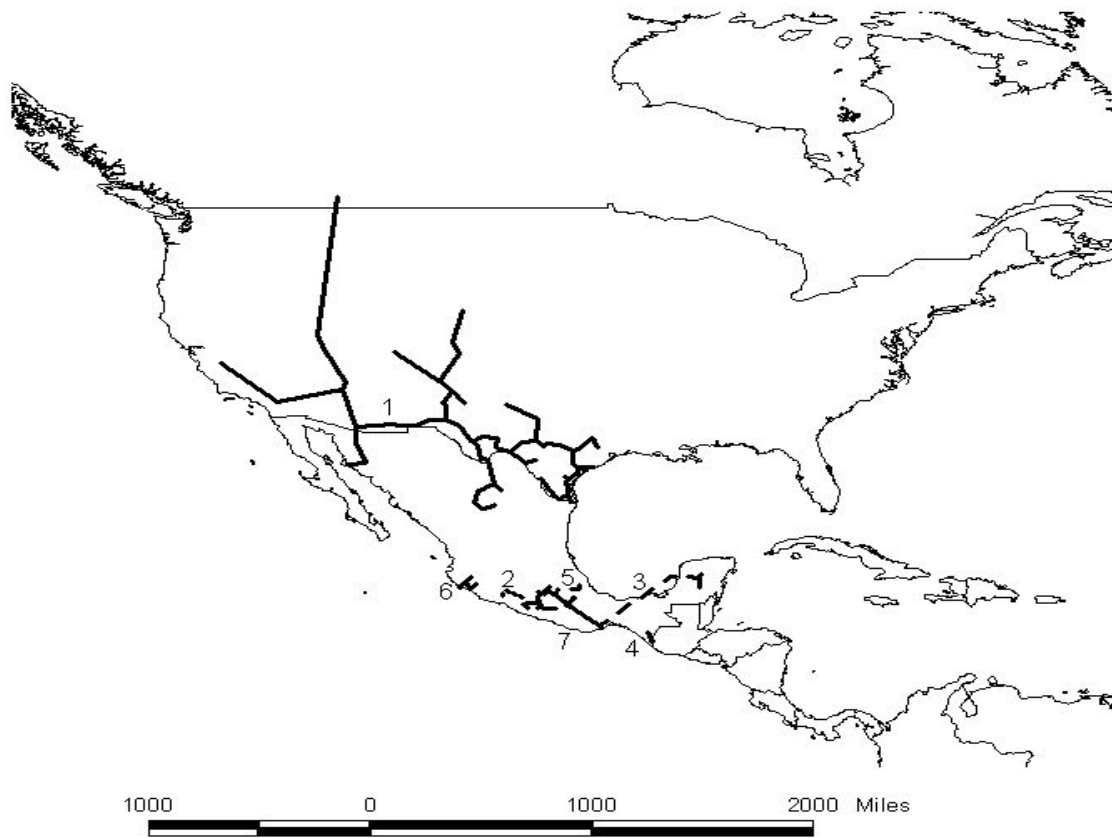


Figura 16. Trazos individuales. 1. *Diadasia rinconis*. 2. *Melipona lupitae*. 3. *M. yucatanica*. 4. *Oxytrigona mediorufa*. 5. *Partamona orizabaensis*. 6. *Plebeia manantlensis*. 7. *P. mexicana*.

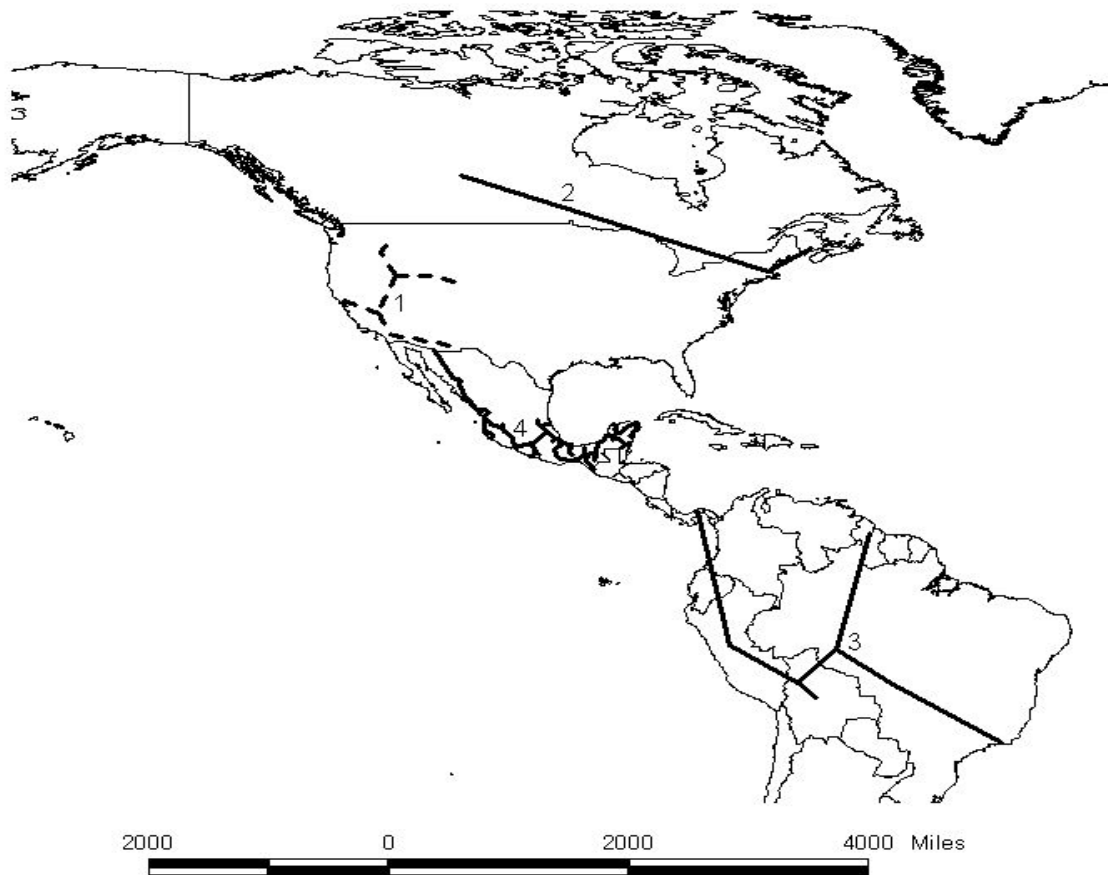


Figura 17. Trazos individuales. **1.** *Diadasia nigrifrons*. **2.** *Epeoloides pilosula*. **3.** *Osiris pallidus*. **4.** *Nannotrigona perilampoides*.

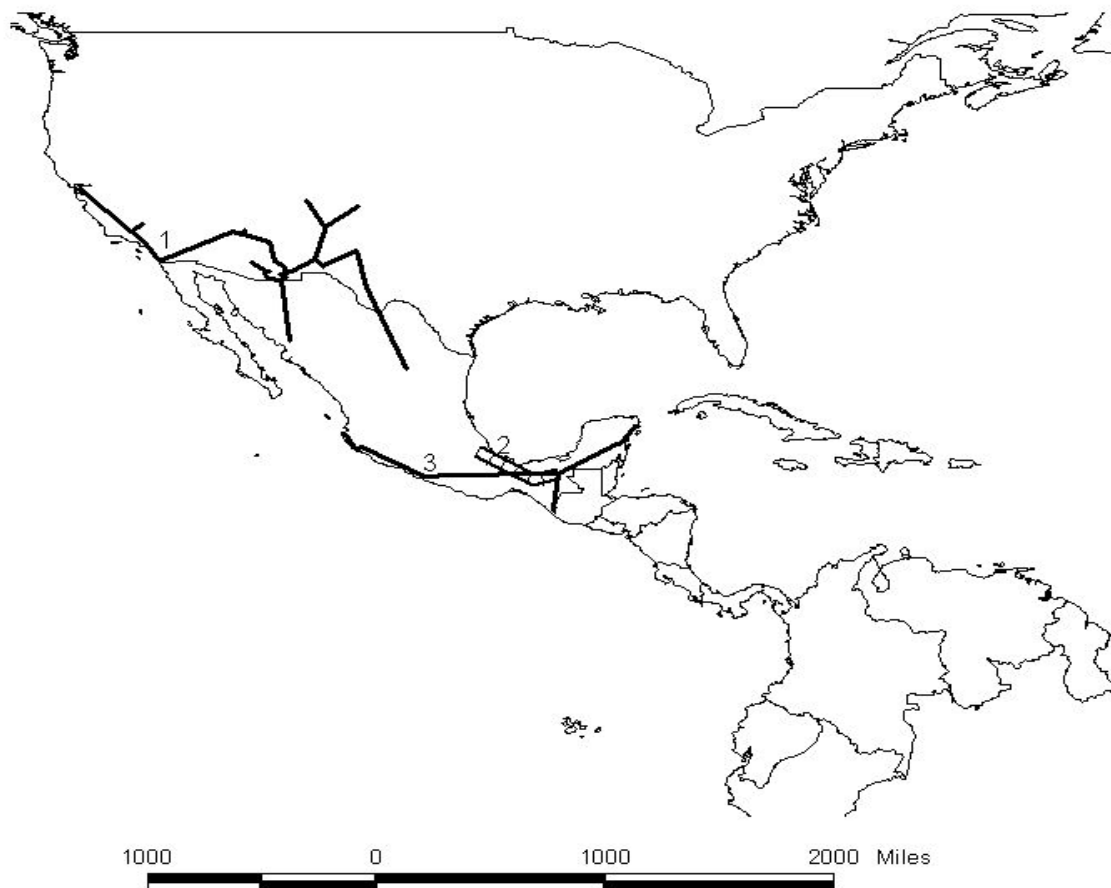


Figura 18. Trazos individuales. **1.** *Diadasia ochracea*. **2.** *Paratrigona guatemalensis*. **3.** *Plebia moureana*.

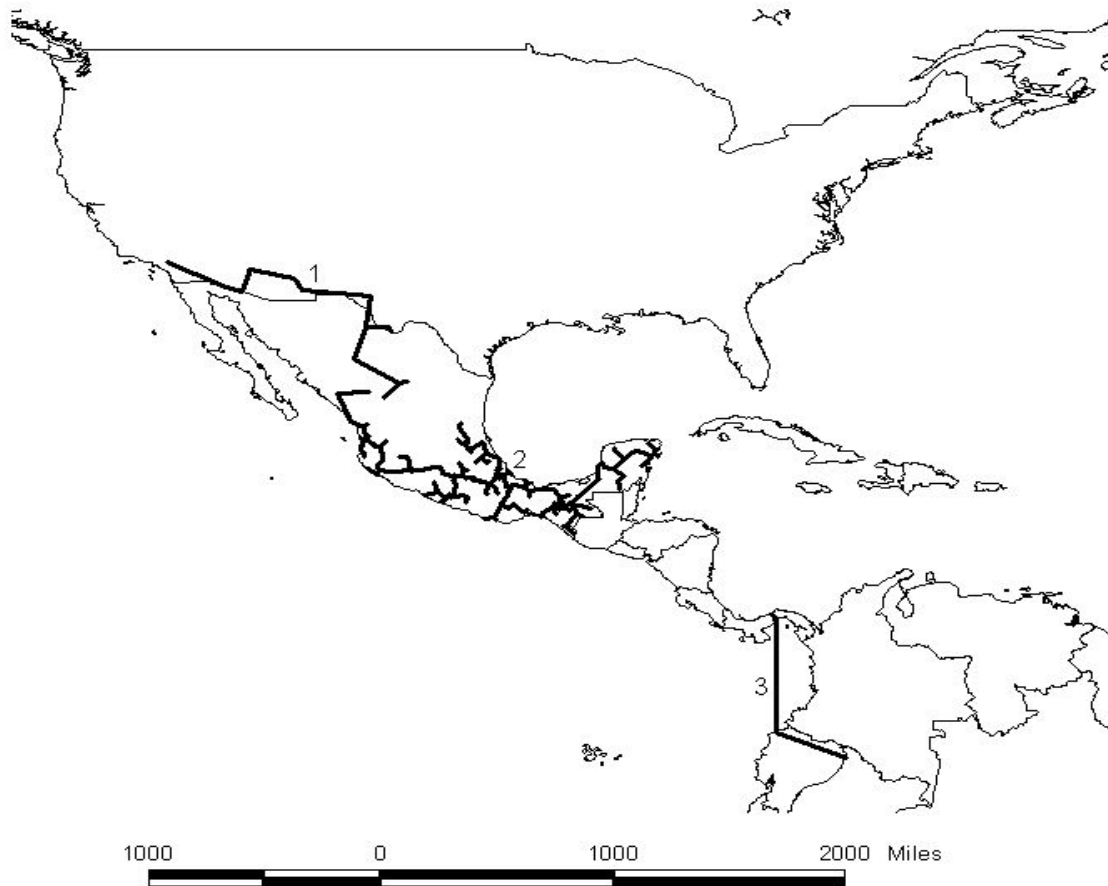


Figura 19. Trazos individuales. 1. *Diadasia sphaeralcearum*. 2. *Partamona bilineata*. 3. *Osiris panamensis*.

- P. cora* Ayala (Fig. 14). Distribución: **México** (Nayarit, Sinaloa, Zacatecas) (5).
- P. fulvopilosa* Ayala (Fig. 15). Distribución: **México** (Guerrero) (7).
- P. manantlensis* Ayala (Fig. 16). Distribución: **México** (Jalisco) (9).
- P. mexicana* (Schwarz) (Fig. 16). Distribución: **México** (Guerrero, México, Morelos, Oaxaca, Puebla) (71).
- P. moureana* Ayala (Fig. 18). Distribución: **México** (Chiapas, Colima, Guerrero, Jalisco, Quintana Roo) (15).
- P. frontalis* (Friese) (Fig. 20). Distribución: **México** (Campeche, Chiapas, Colima, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Tamaulipas, Veracruz, Yucatán) (112).
- P. jatiformis* (Cockerell) (Fig. 21). Distribución: **México** (Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo, Veracruz) (6).
- P. parkeri* Ayala (Fig. 21). Distribución: **México** (Chiapas, Hidalgo, Oaxaca, Quintana Roo, San Luis Potosí, Veracruz) (20).
- P. llorentei* Ayala (Fig. 23). Distribución: **México** (Chiapas, Oaxaca, Veracruz) (10).
- P. melanica* Ayala (Fig. 24). Distribución: **México** (Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo, San Luis Potosí, Veracruz) (14).
- Scaura argyrea* (Cockerell) (Fig. 24). Distribución: **México** (Campeche, Chiapas, Veracruz) (8).
- Scaptotrigona hellwegeri* (Friese) (Fig. 22). Distribución: **México** (Colima, Durango, Guerrero, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Puebla, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Sinaloa) (68).

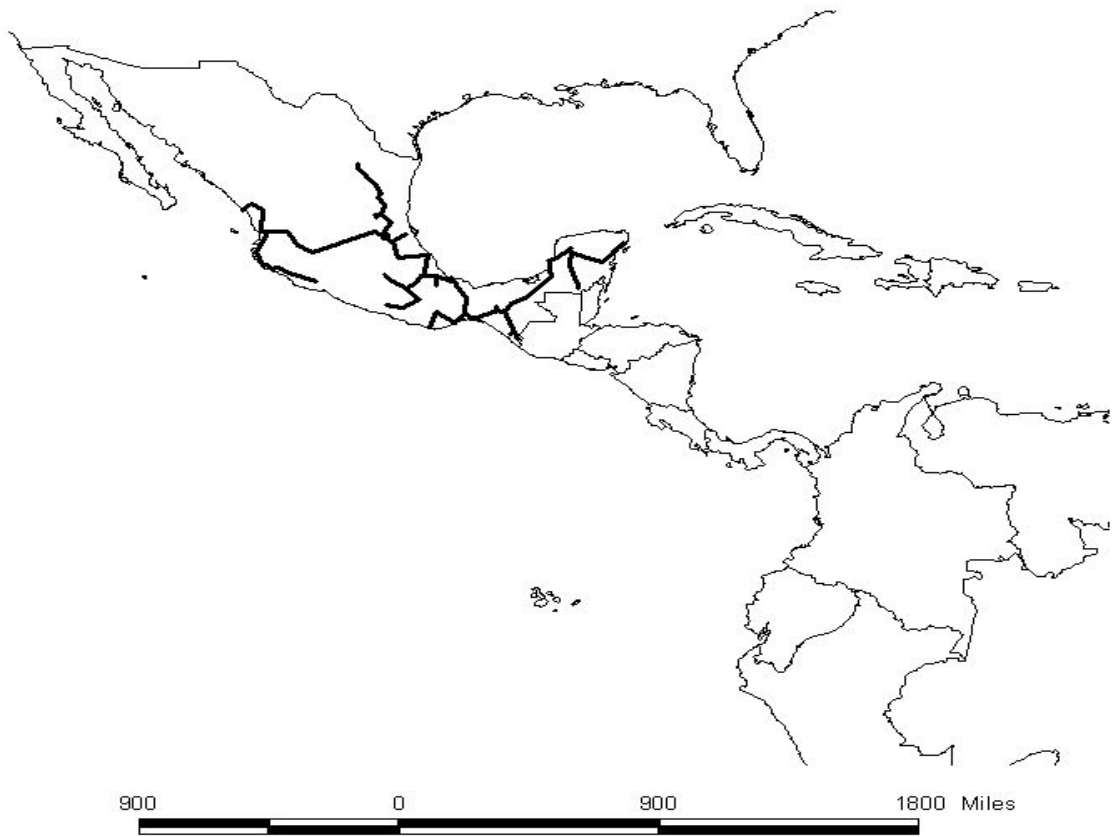


Figura 20. Trazo individual de *Plebeia frontalis*.

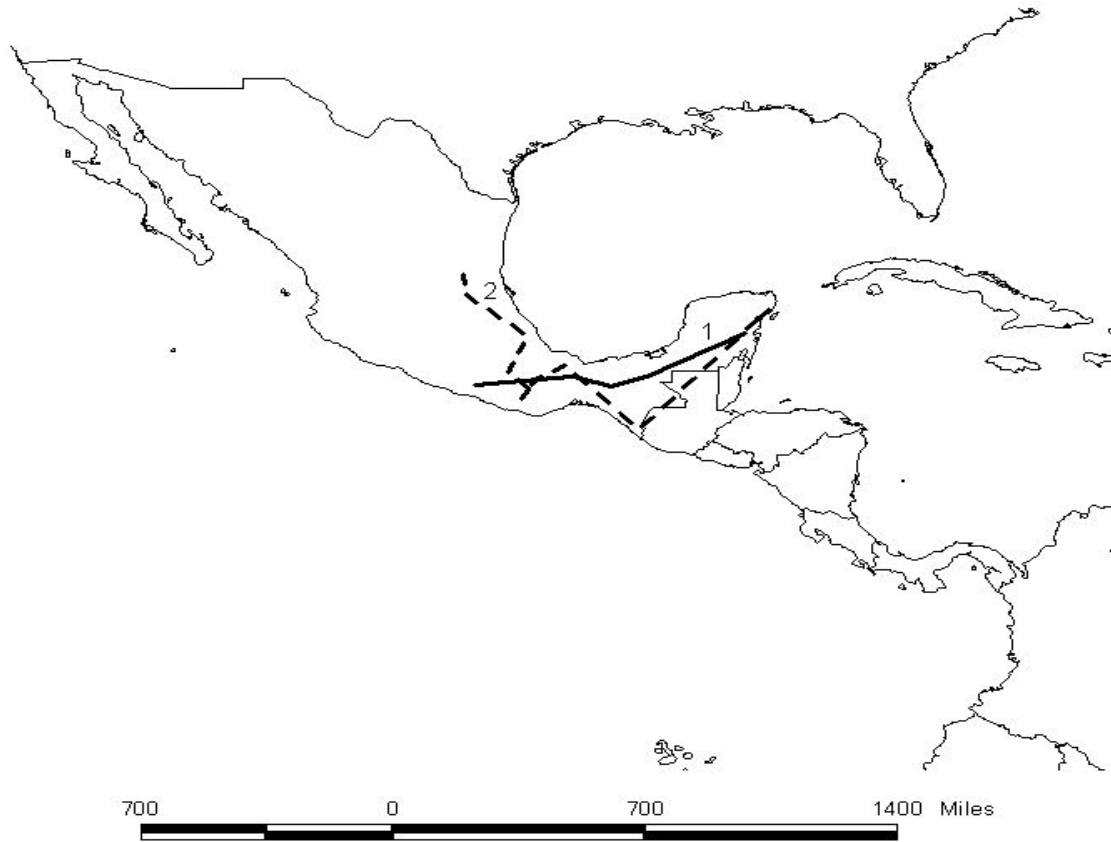


Figura 21. Trazos individuales. **1.** *Plebeia jatiformis*. **2.** *P. parkeri*.

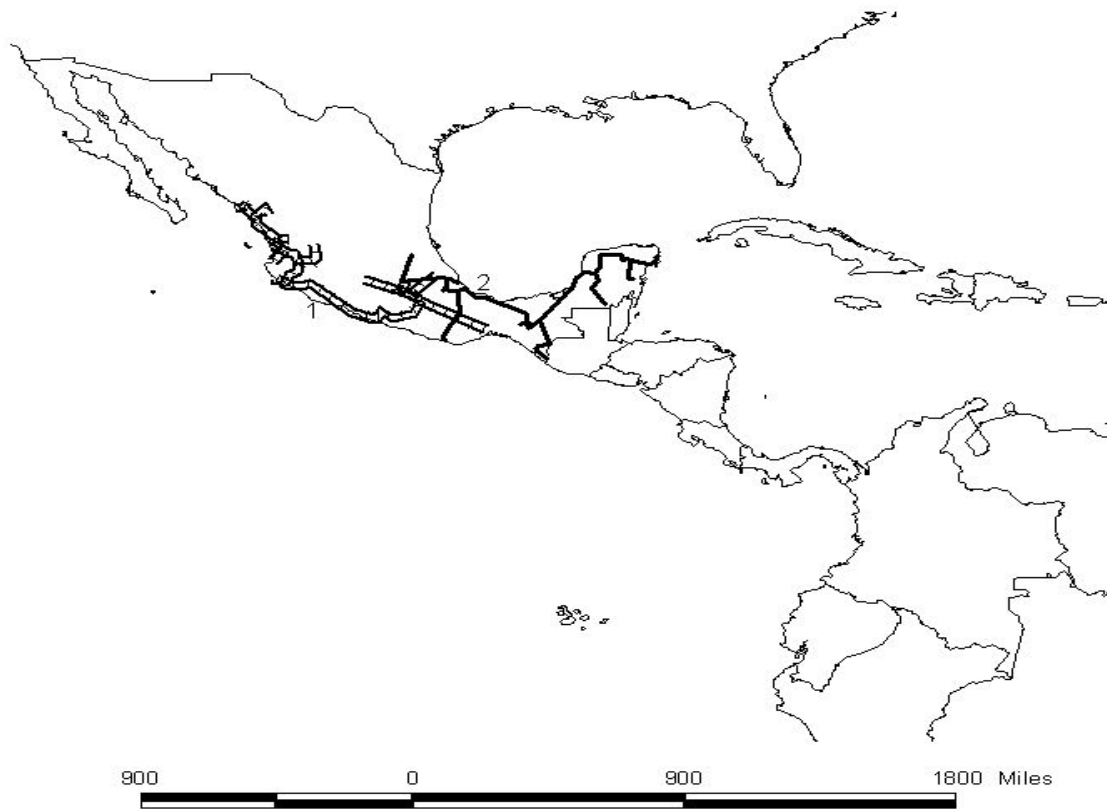


Figura 22. Trazos individuales. **1.** *Scaptotrigona hellwegeri*. **2.** *S. pectoralis*.



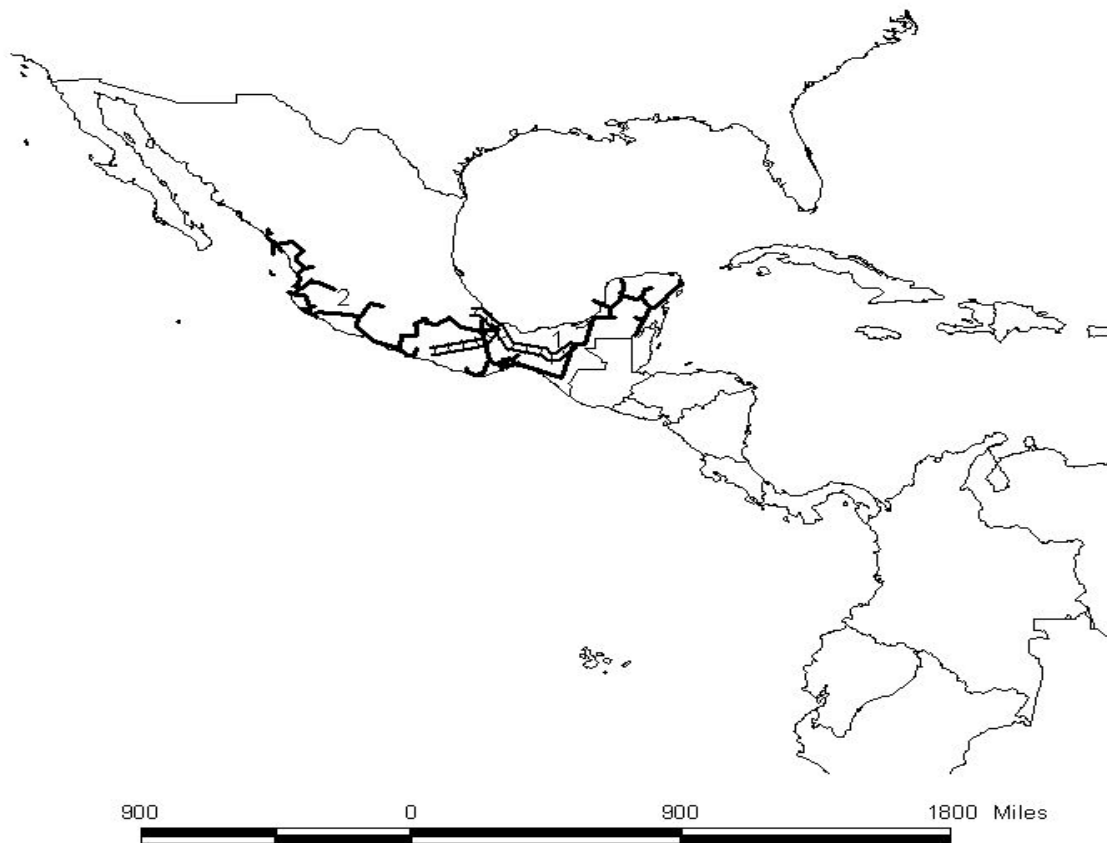


Figura 23. Trazos individuales. **1.** *Plebeia llorentei*. **2.** *Frieseomelitta nigra*.

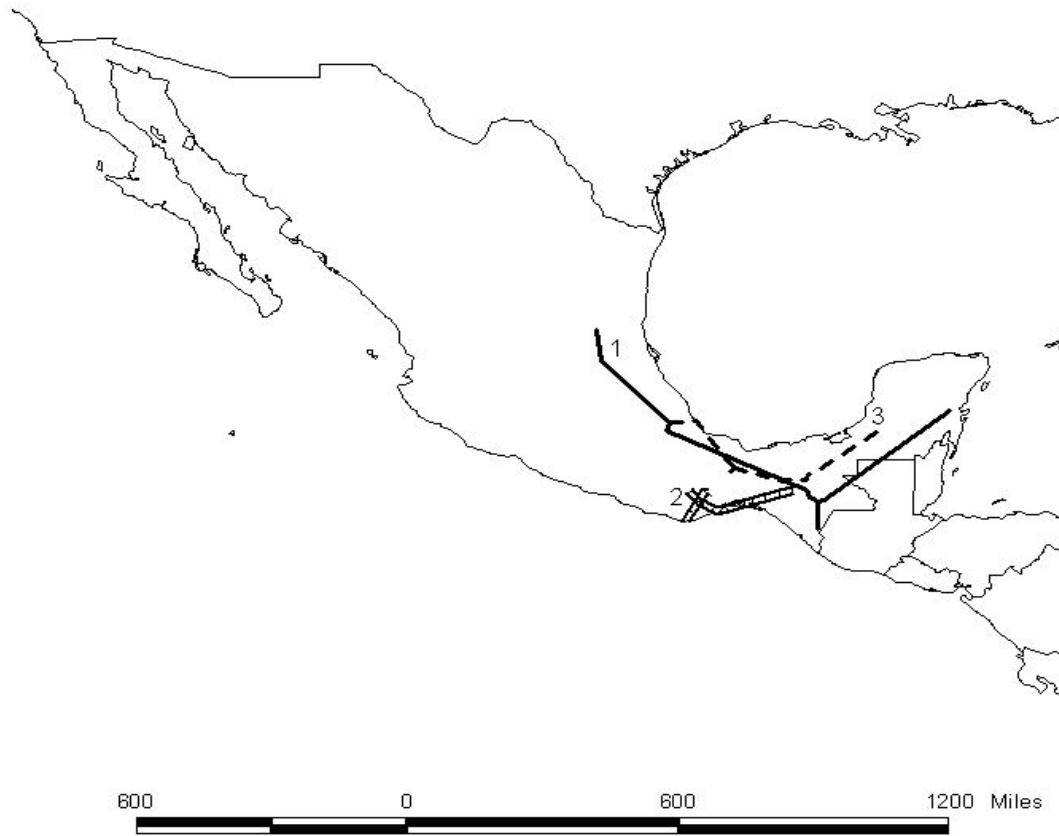


Figura 24. Trazos individuales. 1. *Plebeia melanica*. 2. *Trigonisca (T.) mixteca*. 3. *Scaura argyrea*.

- S. pectoralis* (Dalla Torre) (Fig. 22). Distribución: **México** (Campeche, Chiapas, Distrito Federal, Hidalgo, Oaxaca, Quintana Roo, Veracruz, Yucatán) (75).
- S. mexicana* (Guérin) (Fig. 25). Distribución: **México** (Chiapas, Guerrero, Hidalgo, México, Morelos, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Tamaulipas, Veracruz) (73).
- Trigonisca angustula* (Lepeletier) (Fig. 5). Distribución: **México** (Campeche, Chiapas, Veracruz) (13).
- Geotrigona acapulconis* Strand (Fig. 1). Distribución: **México** (Chiapas, Guerrero, México, Michoacán, Morelos, Oaxaca) (102).
- Frieseomelitta nigra* (Cresson) (Fig. 23). Distribución: **México** (Campeche, Chiapas, Colima, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, Sinaloa, Tabasco, Veracruz, Yucatán) (154).
- Trigona fuscipennis* Friese (Fig. 6). Distribución: **México** (Campeche, Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco, Veracruz, Yucatán) (64).
- T. nigerrima* Cresson (Fig. 7). Distribución: **México** (Campeche, Chiapas, Oaxaca, Tabasco, Veracruz) (52).
- T. corvina* Cockerell (Fig. 26). Distribución: **México** (Campeche, Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco, Veracruz) (60).
- T. fulviventris* Guérin (Fig. 27). Distribución: **México** (Campeche, Chiapas, Colima, Distrito Federal, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco, Veracruz, Yucatán) (219).
- Tetragona mayarum* (Cockerell) (Fig. 25). Distribución: **México** (Chiapas, Tabasco) (4).
- Trigonisca. (Trigonisca) pipioli* Ayala (Fig. 2). Distribución: **México** (Chiapas, Jalisco, Michoacán, Oaxaca, Quintana Roo, Veracruz, Yucatán) (40).
- T. (T.) azteca* Ayala (Fig. 13). Distribución: **México** (Guerrero, México, Morelos, Puebla) (20).

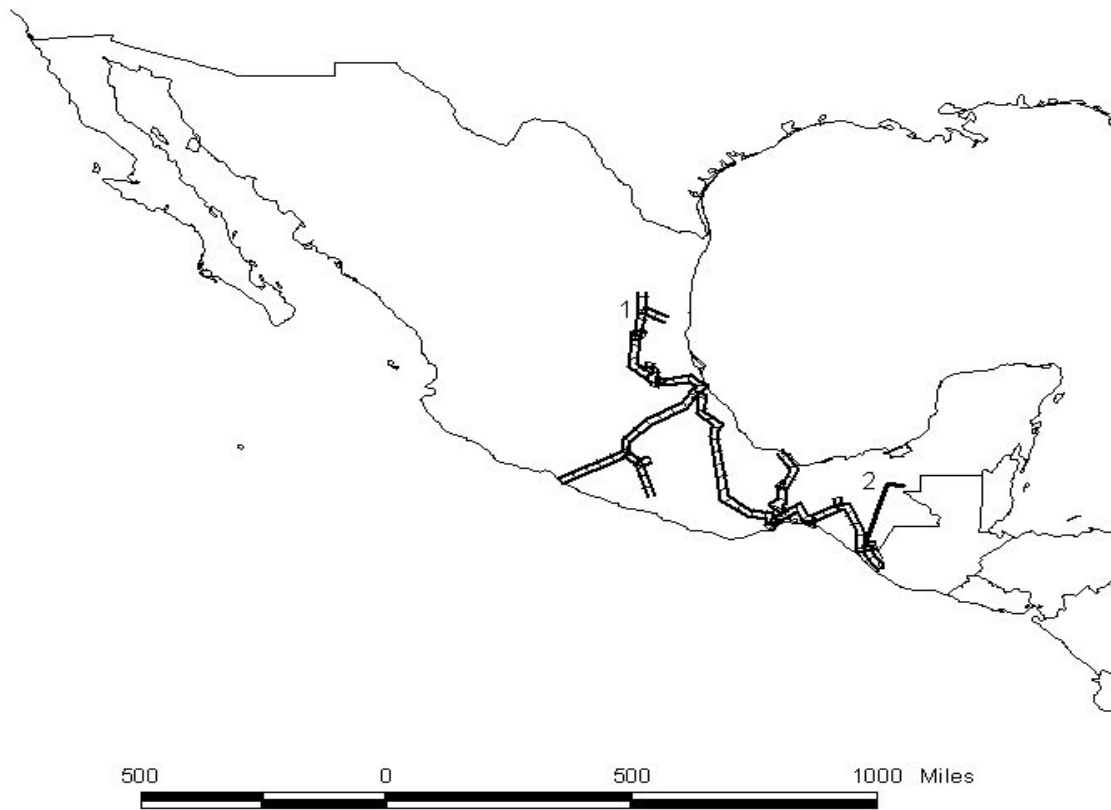


Figura 25. Trazos individuales. 1. *Scaptotrigona mexicana*. 2. *Tetragona mayarum*.

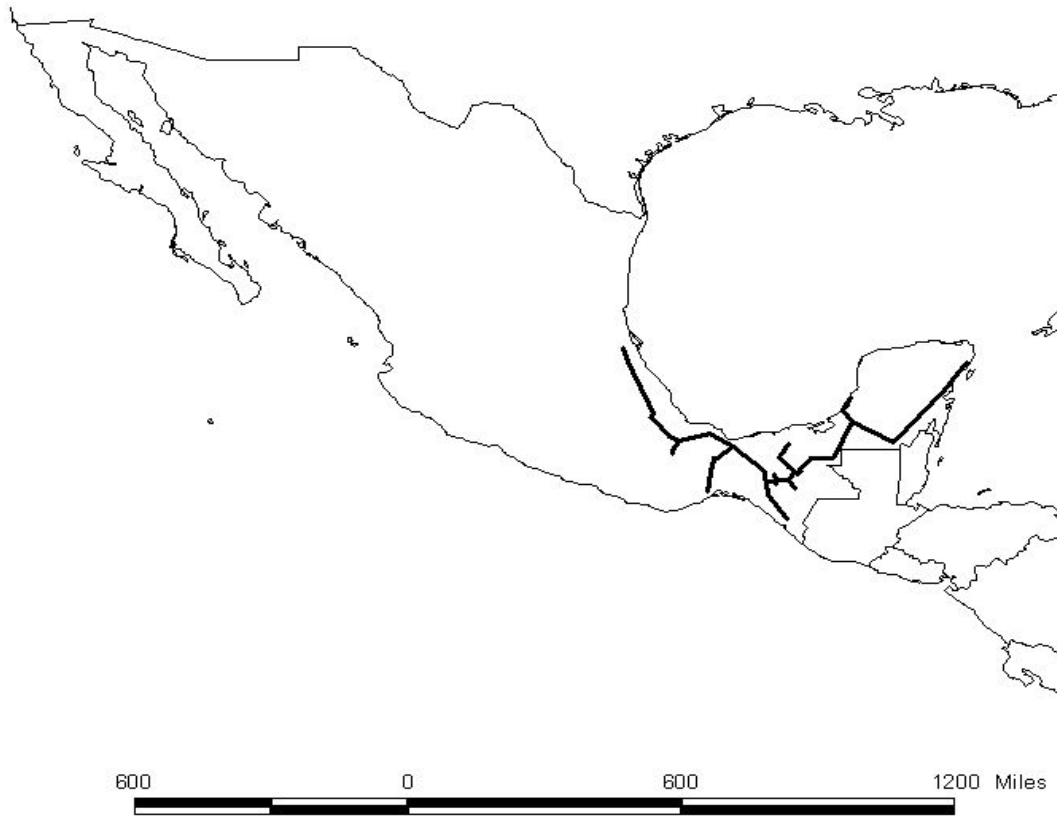


Figura 26. Trazo individual de *Trigona corvina*.

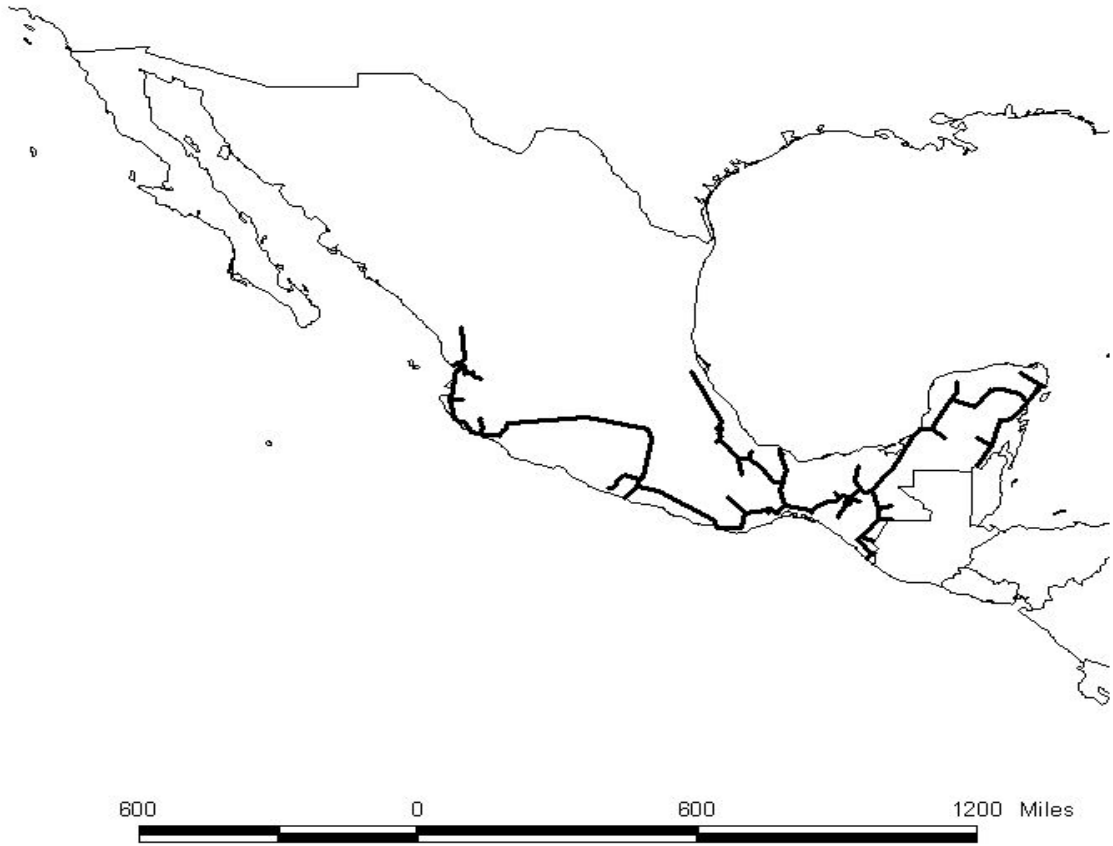


Figura 27. Trazo individual de *Trigona fulviventris*.

*T. (T.) maya* Ayala (Fig. 10). Distribución: **México** (Quintana Roo, Yucatán) (7).

*T. (T.) mixteca* Ayala (Fig. 24). Distribución: **México** (Chiapas, Oaxaca) (12).

*T. (Dolichotrigona) schulthessi* (Friese) (Fig. 4). Distribución: **México** (Chiapas, Oaxaca) (5).

## **Osirini**

*Epeoloides pilosula* (Cresson) (Fig. 17). Distribución: **Canadá** (Nova Scotia, Saskatchewan);  
**Estados Unidos de América** (Massachusetts) (3).

*Osirinus lemniscatus* Roig-Alsina (Fig. 8). Distribución: **Argentina** (Tucumán, Córdoba) (7).

*Osiris analis* Friese (Fig. 8). Distribución: **Colombia** (Amazonas, Caqueta, Putumayo); **Ecuador**  
(Santiago) (4).

*O. atriventris* Friese (Fig. 7). Distribución: **Bolivia** (La Paz); **Brasil** (Amazonas); **Colombia**  
(Amazonas, Putumayo); **Costa Rica** (Cartago); **Ecuador** (Napó, Oriente); **Guyana**  
(Mazaruni-Potaro); **Perú** (Huánuco, San Martín) (13).

*O. melanothrix* Shanks (Fig. 8). Distribución: **Panamá** (Panamá) (3).

*O. paraensis* Friese (Fig. 8). Distribución: **Brasil** (Pará); **Guyana** (Bartica) (3).

*O. tricosus* Shanks (Fig. 8). Distribución: **Bolivia** (La Paz); **Brasil** (São Paulo); **Venezuela** (4).

*O. variegatus* Smith (Fig. 9). Distribución: **Argentina** (Corrientes, Misiones); **Brasil** (Minas Gerais,  
Paraná, Rio de Janeiro, Santa Catarina, São Paulo); **Guyana** (Bartica); **Paraguay** (Alto  
Paraná, Itapúa) (12).

*O. boliviensis* Friese (Fig. 10). Distribución: **Bolivia** (Beni); **Brasil** (Rio de Janeiro); **Colombia**  
(Meta); **Guyana Francesa**; **Guyana**; **Perú** (Huánuco) (7).

*O. marginatus* Cresson (Fig. 10). Distribución: **Colombia** (Meta); **Costa Rica** (Heredia); **México**  
(Chiapas, Oaxaca, San Luis Potosí, Tabasco, Veracruz); **Panamá**; **Perú** (Huánuco, San  
Martín) (15).

*O. mourei* Michener (Fig. 11). Distribución: **Colombia** (Caqueta, Magdalena, Narina); **Costa Rica** (Puntarenas); **El Salvador**; **México** (Veracruz); **Panamá** (Colón, Panamá); **Perú** (Loreto, Huánuco) (13).

*O. tarsatus* Smith (Fig. 11). Distribución: **Bolivia** (Santa Cruz); **Brasil** (Pará); **Perú** (Huánuco); **Surinam** (4).

*O. stenolobus* Shanks (Fig. 12). Distribución: **Colombia** (Magdalena); **Costa Rica**; **Panamá** (Canal) (3).

*O. pallidus* Smith (Fig. 17). Distribución: **Bolivia** (Beni, Cochabamba); **Brasil** (Mato Grosso, Rio de Janeiro, Rondônia); **Guyana** (Mazaruni-Potaro); **Panamá** (Colón, Panamá); **Perú** (Loreto) (15).

*O. panamensis* Cockerell (Fig. 19). Distribución: **Ecuador** (Esmeralda, Guayas); **Panamá** (Chiriquí, Panamá) (4).

*Parepeolus aterrimus* (Friese) (Fig. 7). Distribución: **Argentina** (Buenos Aires, Córdoba, Formosa, Salta, Santa Fe, Mendoza); **Brasil** (Pará, São Paulo); **Uruguay** (Montevideo) (12).

*P. niger* Roig-Alsina (Fig.10). Distribución: **Argentina** (Córdoba, Tucumán, Jujuy); **Paraguay** (Canindeyu); **Brasil** (Paraná, São Paulo) (10).

Para el estudio panbiogeográfico se consideraron los datos del género *Bombus* ya que este estudio se publicó durante el desarrollo del trabajo de tesis. Los 36 trazos individuales obtenidos por Abrahamovich *et al.* (2004) se describen a continuación:

*Bombus* (*Brachycephalibombus*) *brachycephalus* Handlirch. Distribución: **Guatemala** (Chimaltenango, Guatemala, San Marcos, Zacapa); **El Salvador** (Chalatenango); **Honduras** (Tegucigalpa); **México** (Chiapas, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Veracruz).

*B. (B.) haueri* Handlirsch. Distribución: **México** (Coahuila, Chihuahua, Distrito Federal, Durango, México, Guanajuato, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nuevo León).



- B. (Coccineobombus) baeri* Vachal. Distribución: **Argentina** (Catamarca, Jujuy, La Rioja, Salta, Tucumán); **Bolivia** (La Paz y Potosí); **Perú** (Arequipa, Cusco, Puno)
- B. (C.) coccineus* Friese. Distribución: **Perú** (Ancash, Apurímac, Cusco, Junín, Lima, Pasco).
- B. (Cullumanobombus) rufocinctus* Cresson. Distribución: **México** (Distrito Federal, Hidalgo, México, Michoacán, Morelos, Sonora).
- B. (Fervidobombus) atratus* Franklin. Distribución: **Argentina** (Buenos Aires, Catamarca, Chaco, Córdoba, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, Jujuy, La Rioja, Neuquén, Mendoza, Misiones, Río Negro, Salta, Santa Fe, Santiago del Estero, Tucumán); **Bolivia** (Beni, Cochabamba, La Paz, Santa Cruz); **Brasil** (Bahía, Espírito Santo, Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Paraná, Rio de Janeiro, Rio Grande do Sul, Rondônia, Santa Catarina); **Colombia** (Antioquia, Bolívar, Boyacá, Cundinamarca, Distrito Federal, Magdalena, Nariño, Quindío, Santander, Valle del Cauca); **Ecuador** (Azuay, Guayas); **Paraguay** (Alto Paraná, Caaguazú, Caazapá, Central, Concepción, Cordillera, Guairá, Itapúa, San Pedro, Villa Hayes); **Perú** (Cusco, San Martín); **Uruguay** (Artigas, Canelones, Colonia, Durazno, Florida, Maldonado, Montevideo, Paysandú, Rivera, San José, Tacuarembó); **Venezuela** (Carabobo, Distrito Capital, Mérida).
- B. (F.) bellicosus* Smith. Distribución: **Argentina** (Buenos Aires, Córdoba, Corrientes, Chubut, Entre Ríos, La Pampa, Misiones, Río Negro, San Luis, Santa Fe, Santiago del Estero); **Brasil** (Paraná, Rio Grande do Sul); **Uruguay** (Artigas, Colonia, Durazno, Flores, Florida, Lavalleja, Maldonado, Montevideo, Paysandú, San José, Soriano).
- B. (F.) brasiliensis* Lepeletier. Distribución: **Argentina** (Misiones); **Brasil** (Espírito Santo, Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Paraná, Rio de Janeiro, Santa Catarina, São Paulo); **Paraguay** (Alto Paraná, Caaguazú, Central, Cordillera, Guairá, Itapúa, Paraguari, San Pedro); **Uruguay** (Maldonado).

- B. (F.) brevivillus* Franklin. Distribución: **Brasil** (Alagoas, Amapá, Bahía, Ceará, Espírito Santo, Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Pará, Paraíba, Pernambuco, Rio de Janeiro, Rio Grande do Norte).
- B. (F.) dahlbomii* Guérin-Méneville. Distribución: **Argentina** (Buenos Aires, Chubut, Mendoza, Neuquén Río Negro, Santa Cruz); **Chile** (Región Metropolitana, Maule, Bío-Bío, Valparaíso, Magallanes, Los Lagos, Araucanía, Aisén).
- B. (F.) digressus* (Milliron). Distribución: **Costa Rica** (Puerto Limón, Cártago); **Guatemala** (Escuintla).
- B. (F.) diligens* Smith. Distribución: **Guatemala** (Guatemala, Sololá); **México** (Distrito Federal, México, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Sinaloa, Veracruz).
- B. (F.) excellens* Smith. Distribución: **Bolivia** (Cochabamba, La Paz); **Colombia** (Cauca, Magdalena); **Perú** (Piura, Junín, Huánuco); **Venezuela** (Mérida, Distrito Capital, Falcón).
- B. (F.) fervidus* (Fabricius). Distribución: **México** (Chihuahua, Distrito Federal, Durango, Guanajuato, México, Morelos, Puebla).
- B. (F.) medius* Cresson. Distribución: **Guatemala** (Guatemala, San Marcos); El Salvador (San Salvador); **Honduras** (Comayagua, Cortés, El Paraíso, Morazán, Yoro); **México** (Campeche, Chiapas, Durango, México, Hidalgo, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, San Luis Potosí, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz, Yucatán); **Nicaragua** (Nueva Segovia); **Panamá** (Chiriquí).
- B. (F.) mexicanus* Cresson. Distribución: **Colombia**; **Costa Rica** (Cartago, Guanacaste, Heredia, Puerto Limón, Puntarenas, San José); **Ecuador**; **El Salvador** (La Libertad, La Paz, Morazán, San Salvador); **Guatemala** (Chimaltenango, Escuintla, Guatemala, Quetzaltenango, Retalhuleu, San Marcos, Sololá, Suchitepéquez); **Honduras** (Choluteca, Francisco Morazan); **México** (Chiapas, Jalisco, Michoacán, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Veracruz); **Nicaragua** (Carazo, Jinotega, Managua, Rivas); **Panamá** (Chiriquí).

- B. (F.) morio* (Swederus). Distribución: **Argentina** (Catamarca, Chaco, Corrientes, Formosa, Jujuy, Misiones, Salta, Santa Fe, Santiago del Estero, Tucumán); **Bolivia** (Beni, Cochabamba, La Paz, Potosí, Santa Cruz, Tarija); **Brasil** (Bahía, Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Paraná, Rio de Janeiro, Rio Grande do Sul, Santa Catarina, São Paulo, Espírito Santo); **Colombia** (Santander); **Ecuador** (Pichincha, Tungurahua); **Paraguay** (Alto Paraná, Caaguazú, Caazapá, Central, Cordillera, Guairá, Itapúa, Paraguari); **Perú** (Cusco, Lima, San Martín); **Uruguay** (Montevideo); **Venezuela** (Carabobo).
- B. (F.) opifex* Smith. Distribución: **Argentina** (Catamarca, Córdoba, Jujuy, La Rioja, Mendoza, Misiones, Salta, San Juan, San Luis, Santiago del Estero, Tucumán, Formosa); **Bolivia** (Cochabamba, La Paz); **Ecuador** (Tungurahua); **Paraguay** (Cordillera, Guairá); **Perú** (Arequipa, Puno).
- B. (F.) pennsylvanicus* (DeGeer). Distribución: **Guatemala** (Izabal); **México** (Aguascalientes, Baja California, Baja California Sur, Chiapas, Chihuahua, Coahuila, Distrito Federal, Durango, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Sonora, Tamaulipas, Veracruz, Zacatecas)..
- B. (F.) pullatus* Franklin. Distribución: **Colombia** (Boyáca, Caldas, Chocó, Cundinamarca, Distrito Capital, Huila, Magdalena, Meta, Santander, Tolima, Valle del Cauca); **Costa Rica** (Alajuela, Cartago, Guanacaste, Heredia, Puerto Limón, Puntarenas, San José); **Ecuador** (Guaya); **Honduras** (Atlántida, Cortés, Santa Bárbara); **México** (Oaxaca); **Nicaragua** (Atlántico Norte, Atlántico Sur); **Panamá** (Bocas del Toro, Chiriquí, Coclé, Panamá); **Venezuela** (Aragua, Carabobo, Miranda, Sucre, Mérida, Zulia).
- B. (F.) steindachneri* Handlirsch. Distribución: **México** (Colima, Chihuahua, Distrito Federal, Durango, México, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Sinaloa, Sonora, Veracruz).

- B. (F.) transversalis* (Olivier). Distribución: **Bolivia** (Beni, Cochabamba, La Paz, Santa Cruz); **Brasil** (Acre, Amapá, Amazonas, Mato Grosso, Pará, Rondônia); **Colombia** (Amazonas, Distrito Capital); **Guyana**; **Guyana Francesa** (Saint-Laurent-du Maroni); **Perú** (Huánuco, Junín, Loreto, Madre de Dios, Pasco, Ucayalli); **Surinam** (Maropwijnje); **Venezuela** (Bolívar).
- B. (F.) weisi* Friese. Distribución: **Costa Rica** (Cartago, San José); **Guatemala** (Chimaltenango, Escuintla, Huchuetenango, Jutiapa, Quetzaltenango, Quiché, San Marcos); **México** (Chiapas, Chihuahua, Distrito Federal, Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Sinaloa, Tlaxcala, Veracruz).
- B. (Funebribombus) funebris* Smith. Distribución: **Bolivia** (Cochabamba, La Paz); **Colombia** (Cundinamarca, Nariño); **Ecuador** (Azuay, Guayas, Loja, Los Ríos, Pastaza, Piura, Puno).
- B. (F.) rohweri* Frison. Distribución: **Colombia** (Distrito Capital); **Perú** (Ancash); **Venezuela** (Mérida, Trujillo).
- B. (Pyrobombus) ephippiatus* Say. Distribución: **Costa Rica** (Alajuela, Cartago, Guanacaste, Heredia, Irazá, Puerto Limón, Puntarenas, San José); **El Salvador** (Ahuachapán, La Libertad, Morazán); **Guatemala** (Alta Verapaz, Chimaltenango, Chiqué, Escuintla, Guatemala, Huehuetenango, Quetzaltenango, Quiché, Sacatepéquez, San Marcos, Sololá); **Honduras**; **México** (Chiapas, Chihuahua, Distrito Federal, Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Sinaloa, Tabasco, Veracruz, Zacatecas); **Panamá** (Chiriquí).
- B. (P.) huntii* Greene. Distribución: **México** (Coahuila, Chihuahua, Distrito Federal, México, Jalisco, Michoacán, Nuevo León, Veracruz).
- B. (Psithyrus.) variabilis* (Cresson). Distribución: **Guatemala** (Sololá, Guatemala); **Honduras**; **México** (Puebla, Oaxaca).
- B. (Robustobombus) ecuadorius* Meunier. Distribución: **Bolivia** (Cochabamba, La Paz); **Ecuador** (Bolívar, Chimborazo, Pichincha); **Perú** (Arequipa, Ayacucho, Cusco, Piura).

*B. (R.) hortulanus* Friese. Distribución: **Colombia** (Bolívar, Cundinamarca, Magdalena); **Ecuador** (Guayas, Tungurahua); **Venezuela** (Mérida).

*B. (R.) melaleucus* Handlirsch. Distribución: **Bolivia** (Cochabamba, La Paz); **Colombia** (Cauca, Magdalena, Meta); **Costa Rica** (Alajuela, Cartago, Puntarenas, San José); **Ecuador** (Esmeraldas, Tungurahua); **Panamá** (Chiriquí); **Perú** (Ancash, Ayacucho, Cusco, Huánuco, Ica, Lima, Piura); **Venezuela** (Amazonas).

*B. (R.) robustus* Smith. Distribución: **Colombia** (Distrito Capital, Magdalena, Meta, Nariño, Putumayo); **Ecuador** (Azuay, Manabí, Pichincha, Tungurahua); **Venezuela** (Mérida).

*B. (R.) tucumanus* Vachal. Distribución: **Argentina** (Catamarca, Jujuy, Salta, Tucumán); **Bolivia** (Cochabamba, La Paz).

*B. (Rubicundobombus) rubicundus* Smith. Distribución: **Bolivia** (Cochabamba); **Colombia** (Bolívar, Boyacá, Cundinamarca, Nariño); **Ecuador** (Azuay, Pichincha, Tungurahua); **Perú** (Ancash, La Libertad); **Venezuela** (Amazonas, Trujillo).

*B. (Dasybombus) macgregori* Labougle y Ayala. Distribución: **Guatemala** (Quetzaltenango); **México** (Jalisco, Guerrero).

*B. (D.) handlirschi* Friese. Distribución: **Bolivia** (La Paz); **Ecuador**; **Perú** (Ayacucho, Cusco, Junín, Piura, Puno); **Venezuela** (Amazonas).

2) *Trazos generalizados*. La comparación de los trazos individuales dio como resultado 20 trazos generalizados (Fig. 28-30) incluidos los de Abrahamovich *et al.* (2004) ya que algunas especies de este trabajo pertenecen a los trazos encontrados por ellos y se detallan a continuación:

**1. Mexicano de montaña.** De acuerdo con Abrahamovich *et al.* (2004) definido por *Bombus fervidus*, *B. haueri*, *B. hunti*, *B. rufocinctus*

**2. Mesoamericano septentrional.** De acuerdo con Abrahamovich *et al.* (2004) definido por *Bombus brachycephalus*, *B. diligens*, *B. macgregori*, *B. steindachneri*.

3. **Mesoamericano meridional.** De acuerdo con Abrahamovich *et al.* (2004) definido por *Bombus digresus*, *B. variabilis*. Se encontró que además participan de él *Agapostemon rhopalocerus*, *A. atrocaerulus*.
4. **Mesoamericano amplio.** De acuerdo con Abrahamovich *et al.* (2004) definido por *B. ephippiatus*, *B. medius*, *B. mexicanus*, *B. pennsylvanicus* y *B. weisi*.
5. **Andino septentrional.** De acuerdo con Abrahamovich *et al.* (2004) definido por *Bombus coccineus*, *B. ecuadorius*, *B. excellens*, *B. funebris*, *B. handlrischi*, *B. hortulanus*, *B. melaleucus*, *B. pullatus*, *B. robustus*, *B. rohweri*, *B. rubicundus* con la participación de *Agapostemon intermedius* y *A. heterurus*.
6. **Yungas.** De acuerdo con Abrahamovich *et al.* (2004) definido por *Bombus baeri* y *B. tucumanus*.
7. **Brasileño austral.** De acuerdo con Abrahamovich *et al.* (2004) definido por *Bombus bellicosus* y *B. brasiliensis*.
8. **Sudamericano amplio.** De acuerdo con Abrahamovich *et al.* (2004) definido por *Bombus atratus*, *B. morio*, *B. opifex* y *B. transversalis*.
9. **Sudamericano 2.** Lo definen *Osiris variegatus*, *Parepeolus aterrimus*, *P. niger*, *Diadasia pereyrae*.
10. **Grandes Llanuras.** Definido por *Agapostemon virescens*, *A. sericius*, *A. coloradinus*, *A. splendens*.
11. **Norte Americano Central** Está definido por *Diadasia australis*, *D. martinalis*, *D. vallicola*, y *D. tuberculifrons*.
12. **Sierra Nevada.** Está definido por *Diadasia laticauda*, *D. angusticeps*, *D. consociata*, *D. bituberculata* y *D. nigrifrons*.
13. **Ecuatorial.** Definido por *Osiris mourei*, *O. pallidus*, *O. atriventris* y *Agapostemon semimelleus*.
14. **Costero del Golfo.** Lo definen *Agapostemon texanus*, *Diadasia afflicta*, *D. olivacea*, *A. leunculus*, *Cephalotrigona zexmeniae*.

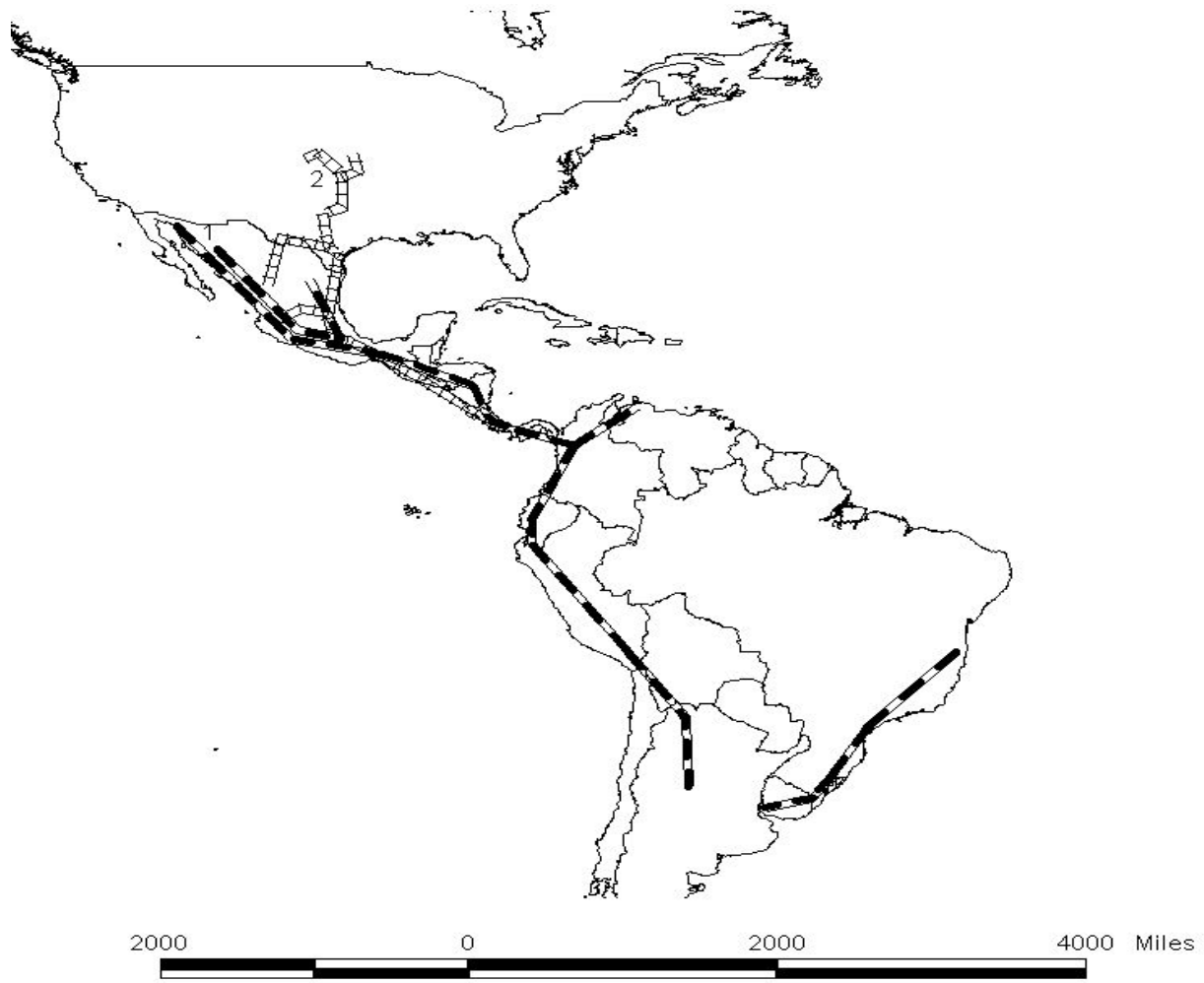


Figura 28. Trazos generalizados. 1. Trazos de *Bombus* (Tomado de Abrahamovich, 2004). 2. Costero del Golfo.



Figura 29. Trazos generalizados. **1.** Grandes Llanuras. **2.** Sierra Nevada. **3.** Componente Neotropical. **4.** Caribeño 1. **5.** Caribeño 2. **6.** Caribeño 3. **7.** Ecuatorial. **8.** Sudamericano 2.



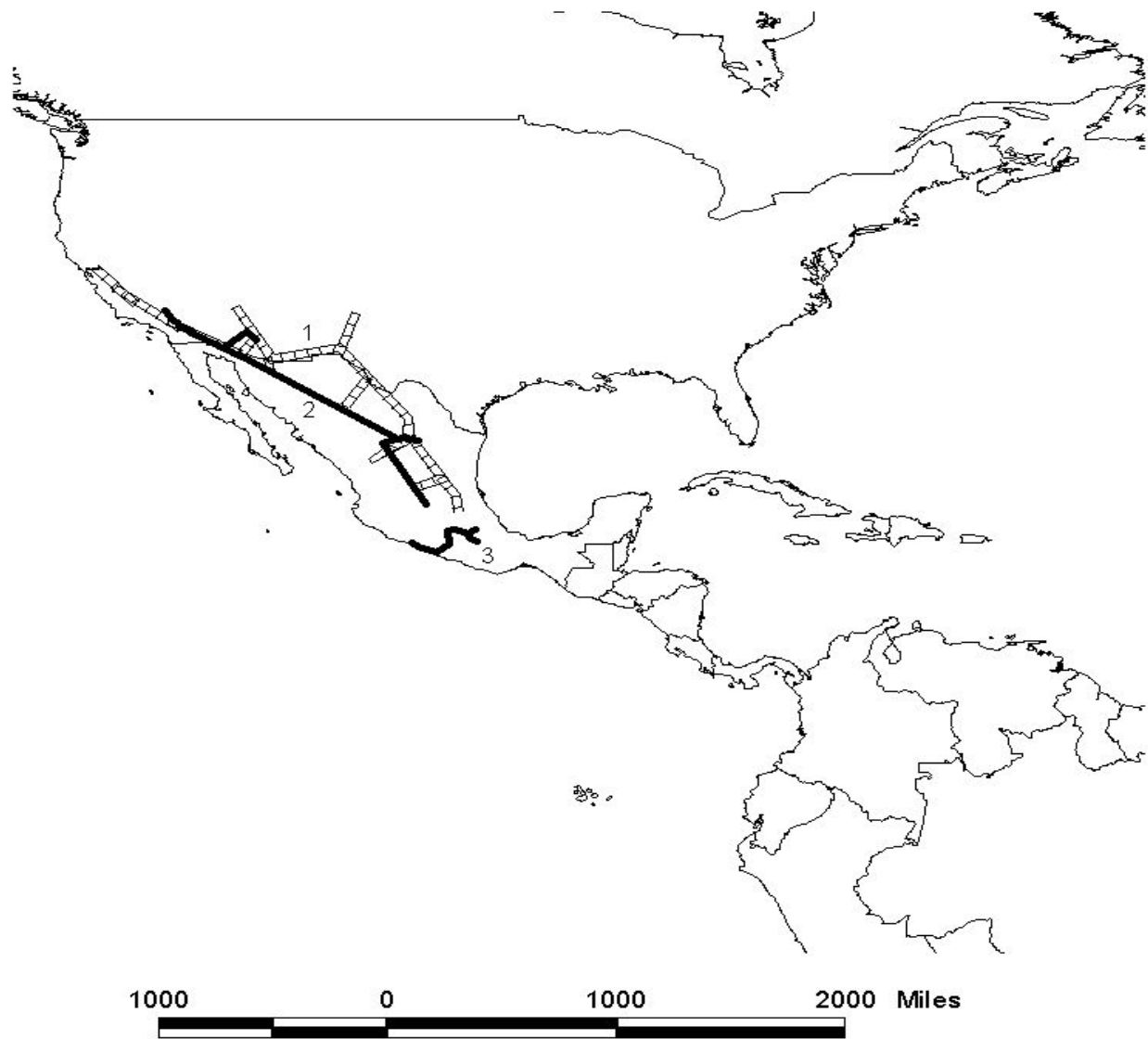


Figura 30. Trazos generalizados. **1.** Altiplano. **2.** Norte Americano Central. **3.** Balsas.

- 15. Altiplano.** Definido por *Agapostemon obliquus*, *A. tyleri*, *A. melliventris*, *A. angelicus*, *Diadasia lutzii*, *D. rinconis*, *D. ochracea*, *D. sphaeralceum*, *D. enevata*, *D. diminuta*.
- 16. Caribeño 1.** Definido por *Agapostemon viridulus* y *A. poeyi*.
- 17. Caribeño 2.** Determinado por *Agapostemon centratus* y *A. alayoi*.
- 18. Caribeño 3.** Originado por *Agapostemon viequensis* y *A. ochromops*.
- 19. Balsas.** Dado por la intersección de *Cephalotrigona eburneiventer*, *Melipona fascista*, *Plebeia fulvopilosa*, *P. mexicana*, *Geotrigona acapulconis* y *T. azteca*.
- 20. Componente neotropical.** Es un trazo totalmente Neotropical soportado por la distribución de 25 taxones *Cephalotrigona zexmeniae*, *Lestrimelitta chamelensis*, *Nannotrigona perilampoides*, *Paratrigona guatemalensis*, *Partamona bilineata*, *Plebeia frontalis*, *P. llorentei*, *P. melanica*, *P. moureana*, *P. parkeri*, *P. pulchra*, *Scaura argyrea*, *Scaptotrigona hellwegeri*, *S. mexicana*, *S. pectoralis*, *Frieseomelitta nigra*, *Trigonisca angustula*, *Trigona corvina*, *T. fulviventris*, *T. fuscipennis*, *T. nigerrima*, *Trigonisca maya*, *T. mixteca*, *T. pipioli* y *T. schulthessi*.

3) *Nodos*. Como resultado de la intersección de los trazos generalizados se obtuvieron 23 nodos panbiogeográficos que representan zonas compuestas tanto histórica como biológicamente (Fig. 31), mismos que se describen a continuación:

**Nodo 1.** Intersección de los trazos generalizados Sierra Nevada y Altiplano

**Nodo 2.** Intersección de los trazos generalizados Sierra Nevada, Altiplano y Norteamericano Central.

**Nodo 3.** Intersección de los trazos generalizados Altiplano y Norteamericano Central.

**Nodo 4.** Intersección de los trazos generalizados Altiplano y Norteamericano Central.

- Nodo 5.** Intersección de los trazos generalizados Costero del Golfo y Grandes Llanuras.
- Nodo 6.** Intersección de los trazos generalizados Costero del Golfo y Grandes Llanuras.
- Nodo 7.** Intersección de los trazos generalizados Grandes Llanuras y Altiplano.
- Nodo 8.** Intersección de los trazos generalizados Componente Neotropical y Mesoamericano del Norte.
- Nodo 9.** Intersección de los trazos generalizados Altiplano y Norteamericano Central.
- Nodo 10.** Intersección de los trazos generalizados Componente Neotropical y Mexicano de Montaña.
- Nodo 11.** Intersección de los trazos generalizados Componente Neotropical, Mexicano de Montaña, Costero del Golfo y Altiplano.
- Nodo 12.** Intersección de los trazos generalizados Componente Neotropical y Mexicano de Montaña.
- Nodo 13.** Intersección de los trazos generalizados Mesoamericano del Norte y Componente Neotropical.
- Nodo 14.** Intersección de los trazos generalizados Balsas, Componente Neotropical y Mexicano de Montaña.
- Nodo 15.** Corresponde al nodo Istmo de Tehuantepec de Abrahamovich (2004) más la intersección con el trazo generalizado Componente Neotropical
- Nodo 16.** Intersección de los trazos generalizados Componente Neotropical y Mesoamericano del Sur.
- Nodo 17.** Intersección de los trazos generalizados Componente Neotropical y Costero del Golfo.
- Nodo 18.** Intersección de los trazos generalizados Componente Neotropical y Mesoamericano del Sur.
- Nodo 19.** Intersección de los trazos generalizados Ecuatorial y Andino del Norte.

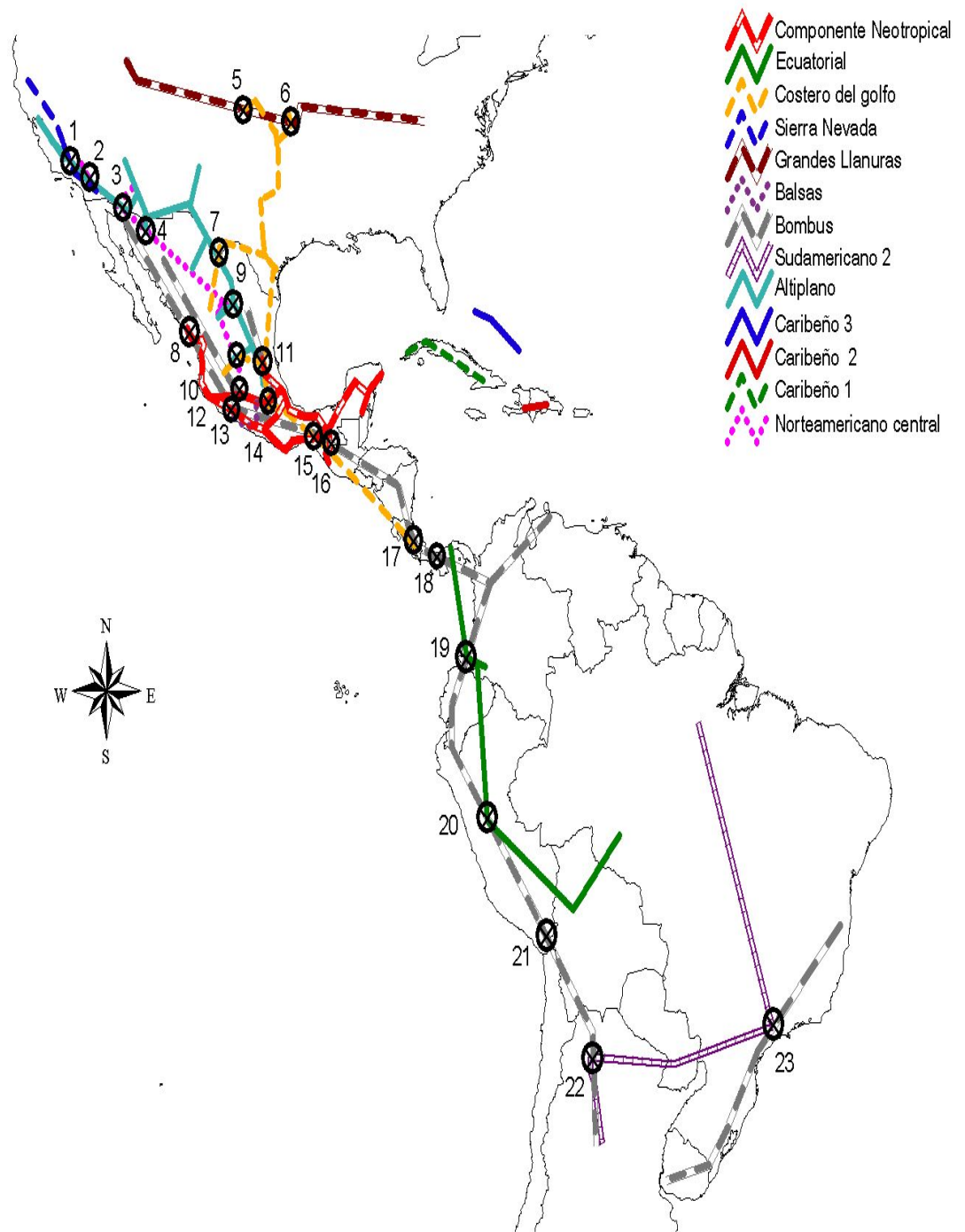


Figura 31. Nodos panbiogeográficos.

**Nodo 20.** Intersección de los trazos generalizados Ecuatorial y Andino del Norte.

**Nodo 21.** Intersección de los trazos generalizados Andino del Norte y Yungas.

**Nodo 22.** Intersección de los trazos generalizados Yungas y Sudamericano 2.

**Nodo 23.** Intersección de los trazos generalizados Brasileño del Sur y Sudamericano 2.

**Análisis cladístico.** El Análisis de Parsimonia de Brooks (BPA) para América Latina y el Caribe resultó en 320 árboles igualmente parsimoniosos ( $L = 484$ ,  $Ci = 32$ ,  $Ri = 74$ ) y un árbol de consenso estricto ( $L = 749$ ,  $Ci = 20$ ,  $Ri = 53$ ) (Fig. 32, consultar el significado de las abreviaturas en el Apéndice 2). Al ser éste un árbol no resuelto se procedió a hacer los análisis por separado considerando primero a las especies con distribución en América del Norte principalmente. Para esta región se obtuvieron 128 árboles ( $L = 256$ ,  $Ci = 40$ ,  $Ri = 77$ ) y un árbol de consenso estricto ( $L = 271$ ,  $Ci = 38$ ,  $Ri = 75$ ) (Fig. 33). El árbol de consenso estricto presentó una mejor resolución que el anterior.

Por lo que respecta al análisis para las especies con distribución mayormente en América del Sur, se generaron 745 árboles ( $L = 51$ ,  $Ci = 45$ ,  $Ri = 80$ ). Al generar el árbol de consenso estricto ( $L = 139$ ,  $Ci = 16$ ,  $Ri = 20$ ) (Fig. 34). Se encontró una politomía casi total.

Ante la poca resolución obtenida en los ejercicios anteriores, se decidió trabajar a nivel de subregiones, tratando de encontrar asociaciones más antiguas que las obtenidas al usar con las provincias. Este análisis para las subregiones de América Latina y el Caribe arrojó un solo árbol ( $L = 180$ ,  $Ci = 73$ ,  $Ri = 73$ ) (Fig. 35), que muestra dos clados bien definidos que separan a las subregiones de América del Norte y el Caribe de las de América del Sur. El primer clado muestra a las Antillas como grupo hermano de las subregiones Neártica y Mesoamericana y el segundo clado muestra la asociación de las subregiones de América del Sur.

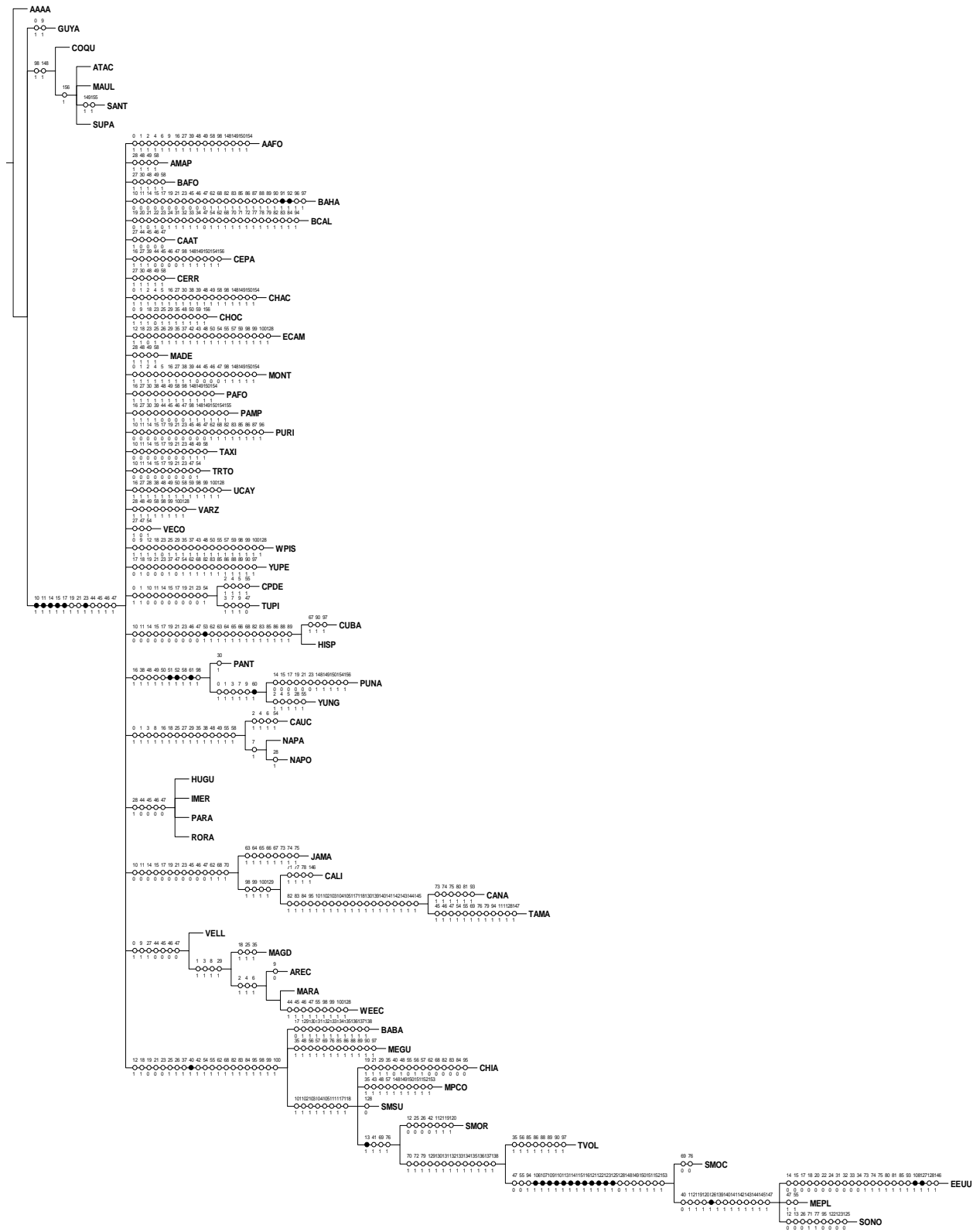


Figura 32. Árbol de consenso estricto para América Latina y el Caribe construido mediante BPA.

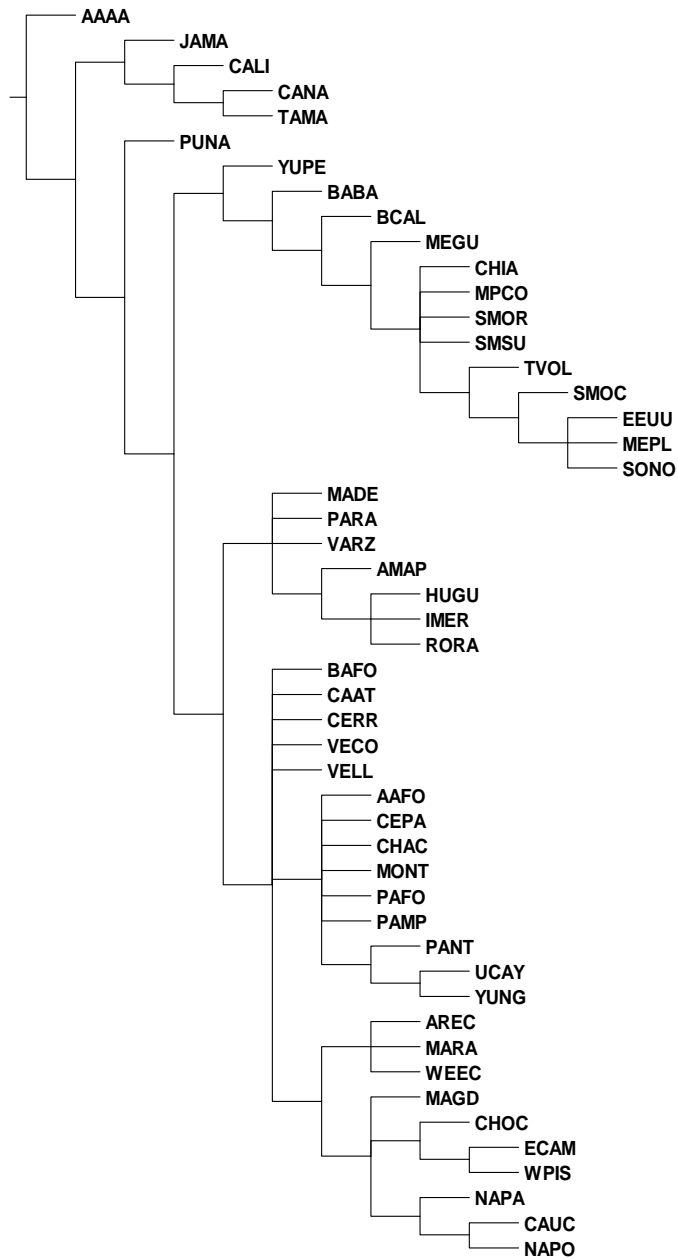


Figura 33. Árbol de consenso estricto para América del Norte construido mediante BPA.

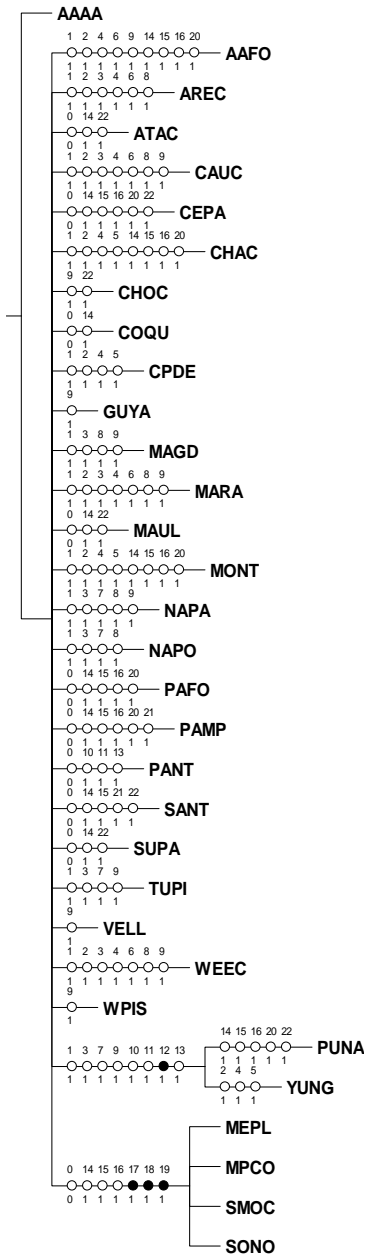


Figura 34. Árbol de consenso estricto para América del Sur construido mediante BPA.



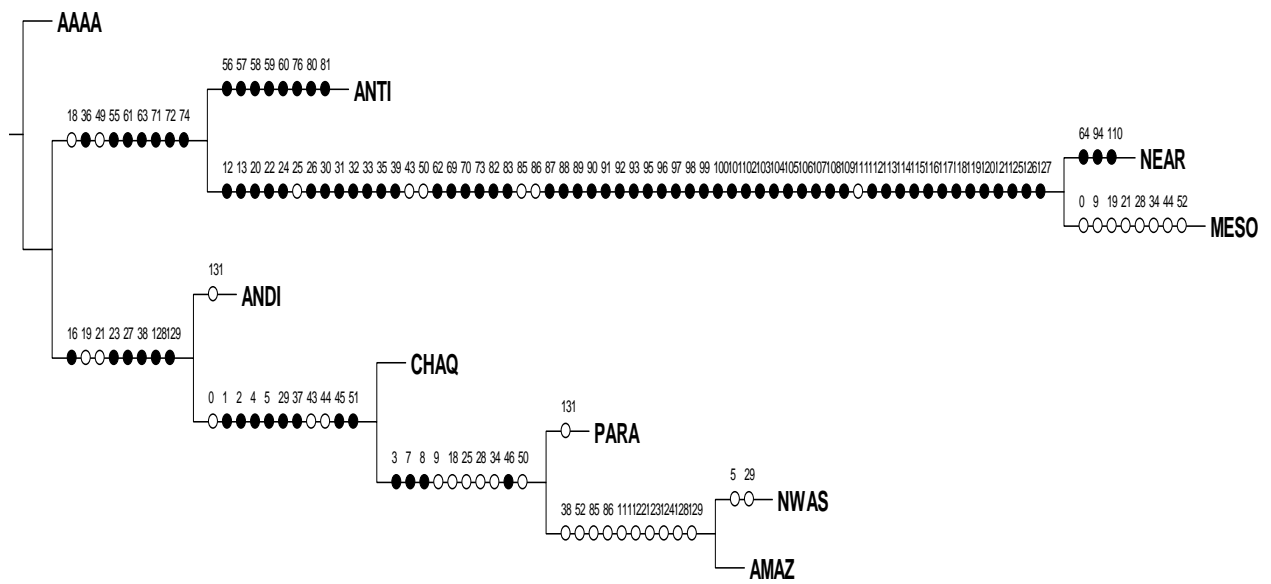


Figura 35. Cladograma general de áreas para las subregiones de América Latina y el Caribe construido mediante BPA.

## DISCUSIÓN

La exploración panbiogeográfica puede ser la base para encontrar patrones de distribución que permita vislumbrar congruencias espaciales en la distribución de los taxones bajo estudio. La construcción de trazos generalizados permite reconocer los taxones que formaban una biota ancestral ahora fragmentada, por lo que el hecho de que algunas de las especies de este trabajo formen parte de los trazos encontrados previamente para *Bombus*, refuerza las hipótesis previas.

Una cualidad del método panbiogeográfico es que permite encontrar congruencias en la distribución espacial de taxones que no tienen relación filogenética, pudiendo así comparar los resultados con otros estudios diferentes.

A continuación se muestran las coincidencias de los trazos generalizados encontrados aquí con los hallados en otras investigaciones. De esta forma el trazo generalizado Mesoamericano Septentrional de Abrahamovich *et al.* (2004) para *Bombus*, corresponde con una parte del trazo Norteamericano Occidental de Contreras-Medina y Eliosa-León (2001) que consideró plantas, reptiles, aves, mamíferos y elementos de la entomofauna. Adicionalmente, los trazos 4 y 11 para el género *Lampetis* (Corona y Morrone, 2005) muestran coincidencia geográfica. También forman parte del trazo generalizado Mesoamericano Septentrional, los trazos 1 y 2 de Corona y Toledo (2006) para coleópteros bupréstidos, los trazos 1, 3 y 4 para la familia Cerambycidae (Toledo y Corona, 2006) así como los trazos I, III y V para la familia Papilionidae (Oñate-Acaña *et al.*, 2006) y los trazos I y VI para Pieridae (Llorente-Bousquets *et al.*, 2006). Los trazos I, IV, XIV y XV para taxones de Nymphalidae (*partim*) (Luis-Martínez *et al.*, 2006) también forman parte de este trazo Septentrional, al igual que los trazos I, II, IX, XI de Vargas-Fernández *et al.* (2006) para mariposas Nymphalidae (*partim*).

En relación con el trazo Mesoamericano Meridional, éste muestra concordancia con el trazo Sudamericano de Contreras-Medina y Eliosa-León (2001), el trazo 13 para *Lampetis* de Corona y Morrone (2005) y el trazo 8 para *Cecropia* de Franco (2001).

El trazo Sierra Nevada aquí encontrado, está incluido en la base de la región más norteña del trazo Norteamericano Occidental de Contreras-Medina y Eliosa-León (2001), mientras que una parte de nuestro trazo Altiplano muestra coincidencia en esta misma zona, lo que confirma la continuidad biológica entre el norte de México y la costa Oeste de los Estados Unidos de América y Canadá (Morrone, 2001b).

El trazo Costero del Golfo muestra amplia coincidencia con el trazo Norteamericano Oriental de Contreras-Medina y Eliosa-León (2001), con los trazos 6, 7 y 11 de Corona y Toledo (2006) para coleópteros bupréstidos, los trazos 7, 8, 9 y 10 para la familia Cerambycidae (Toledo y Corona, 2006) así como los trazos I, II y III para la familia Papilionidae (Oñate-Acaña *et al.*, 2006) y los trazos I y II para Pieridae (Llorente-Bousquets *et al.*, 2006). Los trazos I, III, IV, V, XXIV para taxones de Nymphalidae *-partim-* (Luis-Martínez *et al.*, 2006), también forman parte de este trazo Septentrional, al igual que los trazos I, II, V, XIII de Vargas-Fernández *et al.* (2006) para otras Nymphalidae (*partim*).

En América del Sur podemos observar la presencia del trazo Andino Septentrional que muestra una correspondencia amplia con el trazo Sudamericano de Contreras-Medina y Eliosa-León (2001) y los trazos 1, 2 y 3 para las especies de *Cecropia* (Franco, 2001). Por su parte, tanto el trazo 7 para el género *Cecropia* (Franco, 2001) como el trazo Paraense para decápodos de la familia Trichodactylidae (Morrone, 2003) coinciden parcialmente con el trazo Brasileño Austral de Abrahamovich *et al.* (2004). Adicionalmente, nuestro trazo Sudamericano 2 también se superpone parcialmente, con el trazo Yungas de Abrahamovich *et al.* (2004).

En la región del Caribe se observa que nuestro trazo Caribeño 1 concuerda con el trazo 9 para el género *Lampetis* de Corona y Morrone (2005).

La coincidencia de resultados entre diversos estudios, muestra que algunas de las especies de abejas aquí estudiadas, formaban parte de biotas ancestrales que por eventos tectónicos e incluso paleoclimáticos, se han fragmentado y, a consecuencia de ello, han seguido historias evolutivas particulares.

Por lo que respecta a los nodos panbiogeográficos, su importancia radica en la posibilidad de encontrar sitios donde la riqueza tanto de taxones como de orígenes históricos es alta (Morrone y Espinosa, 1998; Crisci *et al.*, 2000).

Croizat (1958) definió cinco nodos mayores (Caribeño, Africano, Altai, Flores-Soemba y Nueva Caledonia) como zonas de gran interés biogeográfico, por tratarse de intersecciones de nodos interoceánicos y sugiriendo que representaban la confluencia de diferentes biotas ancestrales (Grehan, 2001). Como parte del nodo Caribeño se encuentra la subregión de Mesoamérica donde encontramos los nodos 15 a 18. Esta subregión ha sido reconocida por su valor histórico y biológico (Cabrera y Willink, 1973; Rzedowski, 1978; Morrone y Márquez, 2001) tanto como zona transicional como de conexión entre América del Norte y del Sur permitiendo el intercambio de biotas.

Con base en plantas, vertebrados e invertebrados, Contreras-Medina y Eliosa-León (2001), reportan el nodo Oriental, el cual coincide con el nodo 8 del presente estudio. El nodo 11 se encuentra en una región compleja donde se localizan un conjunto de nodos asociados al llamado “Sierra Madre Oriental” para aves (Álvarez, 2001), mamíferos neárticos (Escalante *et al.*, 2003), pulgas (Gutiérrez y Acosta, 2004) y mariposas (Trujano, 2004).

El Istmo de Tehuantepec (nodo 15) es otra zona compleja en la que previamente han sido reconocidos nodos panbiogeográficos (Morrone y Márquez, 2001; Márquez y Morrone, 2003;

Abrahamovich *et al.*, 2004, Corona y Morrone, 2005). Por su parte, el nodo 16 se corresponde con el nodo C para aves (Álvarez, 2001). Estos datos corroboran la tesis de Halffter (2003) quien resalta la importancia del Istmo de Tehuantepec como una zona de alta riqueza biológica e histórica, como barrera biogeográfica o área de sustracción.

Por lo que respecta a los nodos localizados en América del Sur, el nodo 20 concuerda con el nodo b encontrado en el análisis de *Cecropia* (Franco, 2001).

Los resultados anteriores confirman la aseveración de Janjic y Packer (2003) que postulan el origen de *Agapostemon* en el puente centroamericano, con posteriores colonizaciones hacia América del Norte, del Sur y el Caribe. Por su parte Michener (1979) y Simpson y Neff (1985) consideran que *Diadasia* tuvo su origen en América del Sur, con dos eventos de dispersión hacia América del Norte. Adicionalmente, las Meliponini, de origen gondwánico, presentan el patrón de dispersión Neotropical Típico, de penetraciones mínima y media de acuerdo con Halffter (1978, 2003).

El cladograma general de áreas obtenido mediante el BPA muestra claramente la separación de la fauna de abejas de América del Norte de la de América del Sur. Se esperaría que la subregión Antillana estuviera más relacionada con la Mesoamericana, pero el resultado puede ser un artificio provocado por el hecho de que sólo *Agapostemon* presenta especies en el Caribe, no pudiendo establecer relación con ninguna otro taxón y por lo cual este grupo de especies se constituirían en una rama separada.

Los estudios filogenéticos de *Diadasia* (Sipes y Wolf, 2001), *Agapostemon* (Janjic y Packer, 2003) y *Bombus* (subgéneros *Robustobombus* y *Fervidobombus*) (Cameron *et al.*, 2007) muestran clados separados y bien soportados por información geográfica donde las especies de América del Norte, del Sur y, en el caso de *Agapostemon*, el Caribe, constituyen grupos definidos. En América del Sur se ha reconocido la importancia de la cordillera Andina como

elemento de separación de biotas (Morrone, 2001b), esto es congruente con nuestro cladograma general de áreas, en el que la subregión Andina aparece como el área hermana del resto de las subregiones.

Los resultados obtenidos mediante el BPA muestran congruencia con lo encontrado con el método panbiogeográfico, donde se aprecian de forma evidente los eventos vicariantes que dieron como resultado faunas norteñas y sureñas definidas, y en los que los accidentes geográficos como las sierras madre Oriental y Occidental y los Andes constituyeron corredores que permitieron su dispersión, pero que, en otros casos como el Eje Volcánico Transversal y los mismos Andes, sirvieron de barreras que promovieron su aislamiento y diferenciación.

Los resultados obtenidos se presentan a manera de hipótesis, que deben ser confrontadas con lo que se encuentre para otros organismos para los cuales se cuenta con datos de distribución de buena calidad, como algunos grupos de mariposas diferentes a los presentados aquí o algunos dípteros. Por otro lado, es necesario aumentar el esfuerzo de recolecta tanto para abejas como para otros grupos de insectos, ya que muchas regiones de América son desconocidas aún. Una buena cantidad de datos de distribución, de buena calidad (confiables), permitirían confirmar o afinar los patrones encontrados.

## CONCLUSIONES

El análisis biogeográfico es necesario para conocer los patrones de distribución a los que pertenecen los grupos tanto de plantas como de animales. La elección de la metodología a utilizar es un punto determinante ya que los requisitos previos de cada método determinarían los alcances de la investigación. En el caso de la biogeografía cladista, el que se tenga que contar con los cladogramas taxonómicos de los grupos en estudio, limita la cantidad de taxones que pueden ser analizados. Por su parte, la panbiogeografía constituye un método sencillo que requiere sólo los puntos de distribución de los taxones, puede ser útil para encontrar errores de identificación taxonómica ya que al construir el trazo individual de cada uno de los taxones, pueden identificarse puntos que no corresponden al área de distribución ya sea por error de etiquetado o por tratarse de un taxón diferente. Un punto en contra es que muchos taxones sólo son conocidos para una única localidad por tratarse de ejemplares raros o poco abundantes. Éstos no son tomados en cuenta dejándolos fuera del análisis.

Los grupos de abejas estudiados aquí, pertenecen a biotas ancestrales que ahora se encuentran fragmentadas, tal como lo demuestra la coincidencia de nuestros resultados con los de análisis previos para diversos grupos animales y vegetales. Estas coincidencias confirman la afirmación de una historia común de las biotas y las áreas geográficas que ocupan.

Los procesos vicariantes son los causantes principales de los patrones de distribución encontrados para los taxones estudiados. Es claro que las biotas norteñas y sureñas han estado sometidas a los mismos eventos y por eso exhiben concordancia en sus patrones de distribución. Es necesario examinar la historia biogeográfica de los taxones a la luz de diferentes métodos. Esto permite que los resultados sean más confiables y robustos. Se observa que el método panbiogeográfico y el método cladista aportan información que se complementa, de esta forma los resultados obtenidos por una vía pueden reforzarse e incluso corroborarse con la otra. El conflicto permanente entre los enfoques panbiogeográfico y cladista debería dar paso a nuevos métodos en los que converjan ambas visiones.

## REFERENCIAS

- Abrahamovich, A. H., N. B. Díaz y J. J. Morrone. 2004. Distributional patterns of the Neotropical and Andean species of the genus *Bombus* (Hymenoptera: Apidae). *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 20:99-117.
- Adlakha, R. L. 1969. A systematic revision of the bee genus *Diadasia* Patton in America North of Mexico (Hymenoptera: Anthophoridae). Ph. D. Thesis, University of California. 187 p.
- Álvarez, M.E. 2001. *Propuesta de áreas para conservación de aves terrestres en México aplicando herramientas panbiogeográficas*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 78 p.
- ArcView 3.2 Spatial Analyst for Windows. Environmental Systems Research Institute, Inc.
- Ayala, R. 1999. Revisión de las abejas sin aguijón de México (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *Folia Entomológica Mexicana*, 106:1-123.
- Brooks, D. R. 1990. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: Methodological and theoretical update. *Systematic Zoology*, 39:14-30.
- Cabrera, A. L. y A. Willink. 1973. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. Monografías de la OEA, Washington, D. C.
- Camargo, J.M.F. y S.R.M. Pedro. 2008. Meliponini Lepeletier, 1836. En J.S. Moure, D. Urban y G.R. Melo (orgs). *Catalogue of bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region* Sociedade Brasileira de Entomologia, 2007. xiv, 1058 p. Curitiba. Versión en línea disponible en: <http://www.moure.cria.org.br/catalogue>. Consultada el 10 de noviembre de 2008.
- Cameron, S. A., H. M. Hines y P. H. Williams. 2007. A comprehensive phylogeny of the bumble bees (*Bombus*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 91:161–188.



- Carvalho, C.J.B. y M. S. Couri. 2002. Cladistic and biogeographic analyses of *Apsil* Malloch and *Reynoldsia* Malloch (Diptera: Muscidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 104:309-319.
- Carvalho, C.J.B., M. Bortolanza, M. C. Cardoso da Silva y E. D. G. Soares. 2003. Distributional patterns of the neotropical Muscidae (Diptera), pp. 263-274. En: J. J. Morrone y J. Llorente (eds.). *Una Perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Contreras-Medina, R. y H. Eliosa-León. 2001. Una visión panbiogeográfica preliminar de México, pp. 197-211. En: J. Llorente y J. J. Morrone (eds.). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México. 277 p.
- Corona, A. M. y J. J. Morrone. 2005. Track analysis of the species of *Lampetis* (Spinthoptera) Casey, 1909 (Coleoptera: Buprestidae) in North America, Central America, and the West Indies. *Caribbean Journal of Science*, 41:37-41.
- Corona, A. M. y V. H. Toledo. 2006. Patrones de distribución de la familia Buprestidae (Coleoptera), pp. 333-391. En: J. J. Morrone y J. Llorente (eds.). *Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana*. Las Prensas de Ciencias, México. 1025 p.
- Craw, R. C. 1988. Panbiogeography: method and synthesis in biogeography, pp. 405-435. En: A. A. Myers y P. S. Giller (eds.). *Analytical biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distribution*. Chapman and Hall, Londres.
- Craw, R.C., J.R. Grehan y M.J. Heads. 1999. *Panbiogeography. Tracking the history of life*. Oxford Biogeography Series No. 11. Oxford University Press, Nueva York. 229 p.
- Crisci, J. V., M. M. Cigliano, J. J. Morrone y S. Roig-Juñent. 1991. Historical biogeography of southern South America. *Systematic Zoology*, 40:152-171.

- Crisci, J.V., L. Katinas y P. Posadas. 2000. *Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica*. Sociedad Argentina de Botánica. Buenos Aires. 169 p.
- Croizat, L. 1952. *Manual of phytogeography*. Junk, La Haya.
- Croizat, L. 1958. *Panbiogeography*. Publicado por el autor, Caracas.
- Croizat, L. 1964. *Space, time, form: The biological synthesis*. Publicado por el autor. Caracas.
- Croizat, L., G. Nelson y D. E. Rosen. 1974. Centers of origin and related concepts. *Systematic Zoology*, 23:265-287.
- Escalante, T., D. Espinosa y J.J. Morrone. 2003. Using Parsimony Analysis of Endemicity to analyze the distribution of land mammals. *The Southwestern Naturalist*, 48:563-568.
- Espinosa, D. y J. Llorente. 1993. *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*. Facultad de Ciencias, UNAM-Conabio, México. 133 p.
- ESRI (Environmental Systems Research Institute). 1998. *ArcView GIS 3.2*.
- Flores-Villela, O. e I. Goyenechea. 2001. A comparison of hypotheses of historical biogeography for Mexico and Central America, or in search for the lost pattern, pp. 171-181. En: J. D. Johnson, R. G. Webb y O. Flores-Villela (eds.). *Mesoamerican herpetology: Systematics, zoogeography, and conservation*, The University of Texas at El Paso, El Paso.
- Fortino, A. D. y J. J. Morrone. 1997. Signos gráficos para la representación de análisis panbiogeográficos. *Biogeographica*, 73:49-56.
- Franco, P. 2001. Estudios panbiogeográficos en Colombia, pp. 221-224. En: J. Llorente y J.J. Morrone (eds.). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Facultad de Ciencias, UNAM y CONABIO. México. 277 p.
- Gacetero Global Versión 2. 2004. Disponible en <<http://www.fallingrain.com/world/>> (Consultada de 2004-2006).

- Grehan, J.R. 2001. Panbiogeografía y la geografía de la vida, pp. 181-195. En: J. Llorente y J.J. Morrone (eds.). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Facultad de Ciencias, UNAM y CONABIO. México. 277 p.
- Grimaldi, D. y M. S. Engel. 2005. *Evolution of the insects*. Cambridge University Press. Nueva York. 755 p.
- Gutiérrez, A.L. y R. Acosta. 2004. Relaciones biogeográficas basadas en la distribución de Siphonaptera (Insecta), pp. 393-416. En: I. Luna, J.J. Morrone y D. Espinosa (eds.), *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. Las Prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Halfpiter, G. 1978. Un nuevo patrón de dispersión de la Zona de Transición Mexicana: El Mesoamericano de Montaña. *Folia Entomológica Mexicana*, 39-40:222-226.
- Halfpiter, G. 2003. Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central, pp. 87-97. En: J. J. Morrone y J. Llorente (eds.). *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México. 277 p.
- Hinojosa-Díaz, I. 2003. Abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) del Declive Sur de la Sierra del Chichinautzin, Morelos, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 42:1-20.
- Humphries, C.J. y L. R. Parenti. 1986. *Cladistic biogeography*. Clarendon Press, Oxford.
- Janjic, J. y L. Packer. 2003. Phylogeny of the bee genus *Agapostemon* (Hymenoptera: Halictidae). *Systematic Entomology*, 28:101-123.
- Liebherr, J. K. 1994. Biogeographic patterns of montane Mexican and Central American Carabidae (Coleoptera). *Canadian Entomologist*, 126:841-860.
- Llorente-Bousquets, J., M. Trujano-Ortega, A. Luis-Martínez, J. Castro e I. Vargas-Fernández. 2006. Patrones de distribución de la familia Pieridae (Lepidoptera), pp. 715-770. En: J. J.

- Morrone y J. Llorente (eds.). *Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana*. Las Prensas de Ciencias, México. 1025 p.
- Luis-Martínez, A., M. Trujano-Ortega, J. Llorente-Bousquets e I. Vargas-Fernández. 2006. Patrones de distribución de las subfamilias Danainae, Apaturinae, Biblidinae y Heliconiinae (Lepidoptera: Nymphalidae), pp. 867-994. En: J. J. Morrone y J. Llorente (eds.). *Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana*. Las Prensas de Ciencias, México. 1025 p.
- Márquez, J. y J. J. Morrone. 2003. Análisis panbiogeográfico de las especies de *Heterolinus* y *Homalolinus* (Coleoptera: Staphylinidae: Xantholinini). *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 90:15-25.
- Marshall, C. J. y J. K. Liebherr. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican Transition zone. *Journal of Biogeography*, 27:203-216.
- Michener, C. D. 1979. Biogeography of the bees. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 66:277-347.
- Michener, C. D. 2000. *The bees of the world*. The Johns Hopkins University Press. Baltimore y Londres. 913 p.
- Morrone, J. J. 1997. Biogeografía cladística: Conceptos básicos. *Arbor*, 158:373-388.
- Morrone, J. J. 2000. *La importancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad*, pp. 69-78. En: F. Martín-Piera, J.J. Morrone y A. Melic (eds.). *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PRIBES 2000*. m3m-Monografías Tercer Milenio, vol. 1, Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA), Zaragoza. 326 p.
- Morrone, J. J. 2001a. *Sistemática, biogeografía, evolución. Los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio*. Las Prensas de Ciencias, México. 124 p.

- Morrone, J. J. 2001b. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. MyT-Manuales y Tesis SEA, Vol. 3. Zaragoza. 148 p.
- Morrone, J. J. 2003. Homología biogeográfica primaria de la familia Trichodactylidae (Crustacea: Decapoda), pp. 241-245. En: J. J. Morrone y J. Llorente (eds.). *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México. 277 p.
- Morrone, J. J. 2004. *Homología biogeográfica: Las coordenadas espaciales de la vida*. Cuadernos del Instituto de Biología nro. 37, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 199 p.
- Morrone, J. J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and Caribbean Islands base on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology*, 51:467-94.
- Morrone, J. J. y J. V. Crisci. 1990. Panbiogeografía: Fundamentos y métodos. *Evolutionary Biology*, 4:119-140.
- Morrone, J. J. y J. V. Crisci. 1992. Aplicación de métodos filogenéticos y panbiogeográficos en la conservación de la biodiversidad biológica. *Evolutionary Biology*, 6:53-66.
- Morrone, J. J. y J. V. Crisci. 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecological Systems*, 26:373-401.
- Morrone, J. J. y D. Espinosa. 1998. La relevancia de los Atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. *Ciencia*, 49:12-16.
- Morrone, J. J. y A. Gutiérrez. 2005. Do fleas (Insecta: Siphonaptera) parallel their mammal host diversification in the Mexican transition zone? *Journal of Biogeography*, 32:1315-1325.
- Morrone, J. J. y J. Llorente (eds.). 2006. *Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana*. Las Prensas de Ciencias, México. 1025 p.

- Morrone, J. J. y J. Márquez. 2001. Halffter's Mexican Transition Zone, beetles generalized tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography*, 28:635-650.
- Nixon, K. C. 2002. WinClada ver. 1.00.08 Published by the author, Ithaca, NY.
- Ochoa, L., B. Cruz, G. García y A. Luis-Martínez. 2003. Contribución al Atlas Panbiogeográfico de México: Los géneros *Adelpha* y *Hamadryas* (Nymphalidae), y *Dismorphia*, *Enantia*, *Lieinix* y *Pseudopieris* (Pieridae) (Papilionoidea: Lepidoptera). *Folia Entomológica Mexicana*, 42:65-77.
- Oñate-Ocaña, L., M. Trujano-Ortega, J. Llorente-Bousquets, A. Luis-Martínez e I. Vargas-Fernández. 2006. Patrones de distribución de la familia Papilionidae (Lepidoptera), pp. 661-714. En: J. J. Morrone y J. Llorente (eds.). *Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana*. Las Prensas de Ciencias, México. 1025 p.
- Platnick, N.I. y G. Nelson. 1978. A method of analysis for historical biogeography. *Systematic Zoology*, 27:1-16.
- Posadas, P. E. y J. J. Morrone. 2001. Biogeografía cladística de la subregión subantártica: un análisis basado en taxones de la familia Curculionidae (Insecta: Coleoptera), pp. 267. 271. En: J. Llorente y J. J. Morrone (eds.). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Posadas, P. E. y J. J. Morrone. 2003. Biogeografía histórica de la familia Curculionidae (Coleoptera) en las subregiones Subantártica y Chilena Central. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 62:75-84.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México. 432 p.
- Rios, N. E. y H. L. Bart Jr. 2002. *GEOLocate version 2.0*. Museum of Natural History. Tulane University.

- Roberts, R. B. 1972. Revision of the bee genus *Agapostemon*. (Hymenoptera: Halictidae). *Kansas University Science Bulletin*, 49:437-590.
- Roberts, R. B. y R. W. Brooks. 1987. Agapostemonine bees of Mesoamerica (Hymenoptera: Halictidae). *Kansas University Science Bulletin*, 53:357-392.
- Roig-Alsina, A. 1989. The tribe Osirini its scope, classification, and revision of the genera *Parepeolus* and *Osirinus* (Hymenoptera, Apoidea, Anthophoridae). *Kansas University Science Bulletin*, 54:1-23.
- Roig-Juñent, S., G. Flores y C. Matón. 2003. Consideraciones biogeográficas de la Precordillera (Argentina), con base en artrópodos epigeos, pp. 275-288. En: J. J. Morrone y J. Llorente (eds.). *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México. 307 p.
- Rojas, P. C. 2007. Una herramienta automatizada para realizar análisis panbiogeográficos. *Biogeografía: Bulletin of the Systematic and Evolutionary Biogeographical*, 1:31-33.
- Shanks, S. S. 1986. A revision of the Neotropical bee genera *Osiris* (Hymenoptera: Anthophoridae). *The Wasmann Journal of Biology*, 44:1-56.
- Simpson, B.B. y J. L. Neff. 1985. Plants, their pollinating bees, and the great American interchange, pp. 427-452. En: F. G. Stehli y S. D. Webb (eds.) *The Great American Interchange*. Plenum, Nueva York.
- Sipes, S.D. y P. G. Wolf. 2001. Phylogenetic relationships within *Diadasia*, a group of specialist bees. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 19:144-156.
- Soares, E.D.G. y C. J. B. Carvalho. 2005. Biogeography of *Palpibracus* (Diptera: Muscidae): An integrative study using panbiogeography, parsimony analysis of endemism, and component analysis, pp. 485-494. En: J. Llorente y J. J. Morrone (eds.). *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines. Primeras Jornadas Biogeográficas de la*

*Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática (RIBES XII.I-CYTED).*

Universidad Nacional Autónoma de México, México. 577 p.

Timberlake, P. H. 1939. New species of bees of the genus *Diadasia* from California (Hymenoptera: Apoidea). *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society*, 34:11-16.

Timberlake, P. H. 1940. New species of bees of the genus *Diadasia* from California (Hymenoptera: Apoidea). *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society*, 35:22-30.

Timberlake, P. H. 1941. Synoptic table of North American species of *Diadasia* (Hymenoptera: Apoidea). *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society*, 36:2-11.

Timberlake, P. H. 1956. Description of two new species of *Diadasia* from North American (Hymenoptera: Apoidea). *The Pan-Pacific Entomologist*, 32:90-92.

Toledo, V. H. y A. M. Corona. 2006. Patrones de distribución de la familia Cerambycidae (Coleoptera), pp. 425-474. En: J. J. Morrone y J. Llorente (eds.). *Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana*. Las Prensas de Ciencias, México. 1025 p.

Travel Journals. 2004. Disponible en <<http://www.traveljournals.net>> (Consultada de 2004-2006).

Trujano, O. M. 2004. *Análisis panbiogeográfico de Papilionidae y Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea) en México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 120 p.

Vargas-Fernández, I., M. Trujano-Ortega, J. Llorente-Bousquets y A. Luis-Martínez. 2006. Patrones de distribución de las subfamilias Ithomiinae, Morphinae y Charaxinae (Lepidoptera: Nymphalidae), pp. 867-994. En: J. J. Morrone y J. Llorente (eds.). *Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana*. Las Prensas de Ciencias, México. 1025 p.



- Yáñez-Ordóñez, O. 2001. Avispas y abejas sociales (Hymenoptera: Vespoidea: Apoidea) de cinco zonas de Campeche, México. Tesis de Maestría (Biología Animal), Facultad de Ciencias, UNAM. 63 p.
- Yáñez-Ordóñez, O. e I. Hinojosa-Díaz. 2004. La Colección Himenopterológica (Insecta) del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias, UNAM, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 20:167-197.
- Wiley, E. O. 1987. Methods in vicariance biogeography, pp. 283-306. En: P. Hovenkamp, *et al.* (eds.). *Systematic and evolution: A matter of diversity*. Institute of Systematic Botany, Utrecht University, Utrecht.
- Wiley, E. O. 1988. Parsimony analysis and vicariance biogeography. *Systematic Zoology*, 37:271-290.
- Zunino, M. y A. Zullini. 2003. *Biogeografía. La dimensión espacial de la evolución*. Fondo de Cultura Económica. México. 359 p.

## **APÉNDICE 1**

---

**PATRONES DE DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES DE LA TRIBU  
MELIPONINI (HYMENOPTERA: APOIDEA: APIDAE) EN MÉXICO**

---

*Olivia Yáñez-Ordóñez, Marysol Trujano Ortega y Jorge Llorente Bousquets*

**RESUMEN**

Basados en la comparación de 43 trazos individuales, se analizaron los patrones de distribución de la tribu Meliponini en México usando el método panbiogeográfico. Se encontraron cuatro trazos generalizados y 13 nodos panbiogeográficos. Tres trazos generalizados forman un componente Neotropical que corre por la Costa del Pacífico o por la Costa del Golfo, uniéndose en el norte de Chiapas donde se bifurca al sur hacia América del

Centro, y hacia el noreste por la Península de Yucatán. Ocupa ocho provincias biogeográficas: Costa del Pacífico Mexicano, Eje Volcánico Transmexicano, Depresión del Balsas, Sierra Madre del Sur, Sierra Madre Oriental, Golfo de México, Chiapas y Península de Yucatán. Los trazos generalizados y los nodos coinciden con otros previamente reconocidos para otros taxones.

---

**Introducción**

Las abejas sin aguijón o meliponinos pertenecen (Roig-Alsina y Michener, 1993; Michener, 2000) a la tribu Meliponini (Hymenoptera: Apoidea: Apidae), la cual se distribuye en los trópicos (Michener, 1979). Al sur se extienden hacia las regiones templadas (35°S en Australia y América del Sur, y 28°S en África), mientras que hacia el norte apenas rebasan el Trópico de Cáncer en los 23,5°N (Miche-

ner, 2000). Al tratarse de un grupo de abejas extenso las revisiones regionales se hacen necesarias y, aun cuando se carece de análisis detallados para algunos géneros, se cuenta con revisiones en regiones geográficas específicas tales como la de Sakagami (1978) quien analizó al grupo *Tetragonula* en Asia. Por su parte, Camargo (1980) revisó parte de *Partamona*, mientras que Camargo y Moure (1994, 1996) examinaron *Paratrígona* y *Geotrígona* en la región Neotropical. A

nivel regional, Schwarz (1942, 1948) reunió información sobre las abejas sin aguijón de México, actualizando las listas de Cresson (1879), Dalla Torre (1896), Cockerell (1899) y Lutz y Cockerell (1920). Los trabajos de Bennett (1964), Ayala (1988, 1992, 1997), Ayala *et al.* (1996) y Yáñez-Ordóñez (2001) ofrecen información sobre su distribución geográfica en regiones específicas de México, mientras que Ayala (1999) en su revisión para las abejas sin aguijón de México

determinó que hay 46 especies y ofreció algunas explicaciones biogeográficas sobre la distribución de este taxón.

El objetivo del presente trabajo es conocer los patrones de distribución de las Meliponini en México aplicando el método panbiogeográfico y así contribuir al conocimiento de su diversificación biótica.

**Material y Métodos**

Se obtuvieron 1978 registros geográficos de 43 de las 46

---

**PALABRAS CLAVE / Abejas / Biogeografía / Geotrópico / Panbiogeografía / Provincias Biogeográficas /**

Recibido: 16/02/2007. Modificado: 25/10/2007. Aceptado: 25/10/2007.

**Olivia Yáñez-Ordóñez.** Licenciada en Biología, Maestra en Ciencias y Estudiante de doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Profesora, UNAM, México.

Dirección: Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM. Apartado Postal 70-399, 04510 México DF, México. e-mail: oliyanord@hotmail.com

**Marysol Trujano Ortega.** Licenciada en Biología y alumna del Posgrado de Ciencias Biológicas en Sistemática, UNAM, México. Profesora UNAM, México.

**Jorge Llorente Bousquets.** Licenciado y Doctor en Biología, UNAM, México. Profesor UNAM, México.

## DISTRIBUTION PATTERNS OF SPECIES OF THE MELIPONINI (HYMENOPTERA: APOIDEA: APIDAE) TRIBE IN MEXICO

Olivia Yáñez-Ordóñez, Marysol Trujano Ortega and Jorge Llorente Bousquets

### SUMMARY

Based on the comparison of 43 individual tracks, distributional patterns of Meliponini in Mexico were analyzed by panbiogeographic analysis. Four generalized tracks and thirteen nodes were found. Three generalized tracks form a Neotropical component that runs along the Coast of the Pacific or the Coast of the Gulf and is unified in the north of Chiapas, where it branches to the

south towards Central America and to the northeast through the Yucatan Peninsula. It occupies eight biogeographic provinces: Mexican Pacific Coast, Transmexican Volcanic Belt, Balsas Basin, Sierra Madre del Sur, Sierra Madre Oriental, Mexican Gulf, Chiapas and Yucatan Peninsula. The generalized tracks and nodes coincide with others previously recognized for other taxa.

## PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO DAS ESPÉCIES DA TRIBU MELIPONINI (HYMENOPTERA: APOIDEA: APIDAE) NO MÉXICO

Olivia Yáñez-Ordóñez, Marysol Trujano Ortega e Jorge Llorente Bousquets

### RESUMO

Baseados na comparação de 43 traços individuais analisaram-se os padrões de distribuição da tribu Meliponini no México usando o método panbiogeográfico. Encontraram-se quatro traços generalizados e 13 nodos panbiogeográficos. Três traços generalizados formam um componente Neotropical que corre pela Costa do Pacífico ou pela Costa do Golfo, unindo-se no norte de Chiapas onde se bifurca ao sul para América Central,

e para o norte pela Península de Yucatán. Ocupa oito províncias biogeográficas: Costa do Pacífico Mexicano, Eixo Vulcânico Transmexicano, Depressão do Balsas, Serra "Madre del Sur", Serra "Madre Oriental", Golfo de México, Chiapas e Península de Yucatán. Os traços generalizados e os nodos coincidem com outros previamente reconhecidos para outros taxones.

especies de Meliponini presentes en México. Los datos de distribución fueron obtenidos de la revisión de Ayala (1999) y algunos registros adicionales fueron tomados de Yáñez-Ordóñez (2001), Hinojosa-Díaz (2003), Yáñez-Ordóñez e Hinojosa-Díaz (2004) y de la base de datos de la Colección Himenopterológica del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la UNAM. Las localidades ambiguas fueron eliminadas, así como también tres taxones (*Melipona solani*, Cockerell, 1899; *M. belizeae* Schwarz, 1932, y *Trigona silvestriana* Vachal, 1908), conocidos únicamente para una o dos localidades.

El método panbiogeográfico consiste básicamente en marcar los puntos de distribución de cada taxón en un mapa y conectar estos puntos con una línea que representa la distancia mínima entre ellos, lo cual da lugar a un trazo individual. Cuando los trazos individuales de diferentes taxones coinciden se construye un trazo generalizado, que muestra la presencia de una biota ancestral que ahora se encuentra fragmentada.

La intersección posterior de varios trazos generalizados resulta en un nodo panbiogeográfico que representa un área compuesta en la que convergen biotas ancestrales y fragmentos geológicos interrelacionados en espacio y tiempo (Morrone y Crisci, 1990, 1992, 1995; Craw *et al.*, 1999; Crisci *et al.*, 2000; Grehan, 2001; Abrahamovich *et al.*, 2004).

Las localidades, los trazos individuales y generalizados, y los nodos fueron representados en un mapa usando ArcView 3.2 (ESRI, 1998). Los trazos individuales se obtuvieron conectando las localidades por medio de la herramienta "Trazos 2004" (Rojas, 2007), la cual implementa la teoría de grafos escogiendo un punto a partir del cual mide las distancias entre éste y todos los demás puntos y las compara, trazando un árbol de tendido mínimo. La obtención de los trazos generalizados se hizo por el solapamiento manual de los trazos individuales. La intersección de los trazos generalizados determinó los nodos resultantes, los cua-

les se dibujaron en mapas de México de acuerdo con Fortino y Morrone (1997); se les designó conforme a la geografía actual del país y a la regionalización propuesta por Morrone *et al.* (2002), la cual se basa tanto en criterios ecológicos como históricos, consistiendo de 14 provincias biogeográficas.

### Resultados

Se obtuvieron 43 trazos individuales para las siguientes especies (número de localidades entre paréntesis): *Cephalotrigona eburneiventris* Schwarz, 1948 (29); *C. oaxacana* Ayala, 1999 (7); *C. zexmeniae* Cockerell, 1912 (61); *Lestrimelitta chamelensis* Ayala, 1999 (6); *L. niitkib* Ayala, 1999 (8); *Melipona beecheii* Bennett, 1831 (84); *M. colimana* Ayala, 1999 (5); *Melipona fasciata* Latreille, 1811 (47); *M. lupitae* Ayala, 1999 (5); *M. yucatanica* Camargo, Moure, Roubik, 1988 (9); *Nannotrigona perilampoides* Cresson, 1878 (127); *Oxytrigona mediorufa* Cockerell, 1913 (5); *Partamona bilineata* Say, 1837 (306); *P. orizabaen-*

*sis* Strand, 1919 (5); *Paratrigona guatemalensis* Schwarz, 1938 (3); *Plebeia (Plebeia) cora* Ayala, 1999 (5); *P. (P.) frontalis* Friese, 1911 (112); *P. (P.) fulvopilosa* Ayala, 1999 (7); *P. (P.) jatiformis* Cockerell, 1912 (6); *P. (P.) llorentei* Ayala, 1999 (10); *P. (P.) manantlensis* Ayala, 1999 (9); *P. (P.) melanica* Ayala, 1999 (14); *P. (P.) mexicana* Ayala, 1999 (71); *P. (P.) moureana* Ayala, 1999 (15); *P. (P.) parkeri* Ayala, 1999 (20); *P. (P.) pulchra* Ayala, 1999 (26); *P. (Scaura) latitarsis* Friese, 1900 (8); *Scaptotrigona hellwegeri* Friese, 1900 (68); *S. mexicana* Guérin, 1845 (73); *S. pectoralis* Dalla Torre, 1896 (75); *Trigona (Frieseomelitta) nigra* Lepeletier, 1836 (154); *T. (Geotrigona) acapulconis* Strand, 1917 (102); *T. (Trigona) dorsalis* Smith, 1854 (4); *T. (Trigona) angustula* Lepeletier, 1811 (13); *T. (Trigona) corvina* Cockerell, 1913 (60); *T. (T.) fulviventris* Guérin, 1845 (219); *T. (T.) fuscipennis* Friese, 1900 (64); *T. (T.) nigerrima* Cresson, 1878 (52); *Trigonisca (Trigonisca) azteca* Ayala, 1999 (20); *T. (T.) maya* Ayala, 1999 (7);

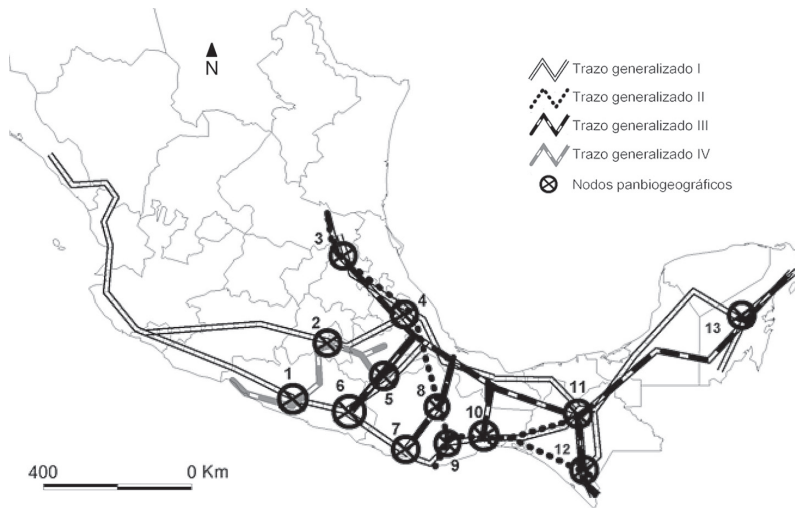


Figura 1. Diagrama de la intersección de los patrones hallados y los nodos resultantes en México para la tribu Meliponini.

*T. (T.) mixteca* Ayala, 1999 (12); *T. (T.) pipioli* Ayala, 1999 (40); *T. (Dolichotrigona) schulthessi* Friese, 1900 (5).

El trazo individual de cada especie puede ser consultado en Yáñez-Ordóñez y Trujano (2006).

y extendiéndose hasta Chiapas; y por la Costa del Golfo desde San Luis Potosí, este de Hidalgo, norte de Puebla

La coincidencia de los trazos individuales permitió dibujar cuatro trazos generalizados en los que participaron 31 especies, ubicados en la región Neotropical (Figura 1, Tabla I).

Una vez obtenidos los trazos generalizados se observaron patrones anidados en un único Componente Neotropical que incluía a los trazos generalizados I, II y III (Figura 1). Este componente se extiende desde el noroeste del país, en el sur de Sinaloa, corriendo por la Costa del Pacífico

y centro de Veracruz. En el norte de Chiapas, el componente se bifurca al sur hacia América del Centro, y hacia el noreste hasta la Península de Yucatán. Existe un cruce que une los patrones de las costas, el cual pasa por Puebla y la por la frontera entre Guerrero y Oaxaca. Es un trazo totalmente Neotropical que está soportado por la distribución de 25 taxones de Meliponini y que ocupa ocho provincias biogeográficas: Costa del Pacífico Mexicano, Eje Volcánico Transmexicano, Depresión del Balsas, Sierra Madre del Sur, Sierra Madre Oriental, Golfo de México, Chiapas y Península de Yucatán.

Se encontraron 13 nodos que se describen de acuerdo con los trazos generalizados y las provincias biogeográficas en que se localizan (Tabla I), a saber:

– Nodo 1. MPA - Costa del Pacífico; SMS - Sierra Madre del Sur.

– Nodo 2. VOL - Eje Volcánico Transmexicano; BAL - Depresión del Balsas.

– Nodo 3. SME - Sierra Madre Oriental; MGU - Costa del Golfo.

– Nodo 4. VOL - Eje Volcánico Transmexicano; SME - Sierra Madre Oriental; MGU - Costa del Golfo.

– Nodo 5. VOL - Eje Volcánico Transmexicano; BAL - Depresión del Balsas; SMS - Sierra Madre del Sur.

– Nodo 6. MPA - Costa del Pacífico; SMS - Sierra Madre del Sur.

– Nodo 7. MPA - Costa del Pacífico.

– Nodo 8. VOL - Eje Volcánico Transmexicano; SMS - Sierra Madre del Sur.

– Nodo 9. MPA - Costa del Pacífico; SMS - Sierra Madre del Sur.

– Nodo 10. MPA - Costa del Pacífico.

– Nodo 11. CHI - Chiapas.

– Nodo 12. MPA - Costa del Pacífico; CHI - Chiapas.

– Nodo 13. YUC - Península de Yucatán.

TABLA I  
PROVINCIAS BIOGEOGRÁFICAS Y ESPECIES QUE DEFINEN  
A LOS TRAZOS GENERALIZADOS\*

Trazo generalizado	Provincias Biogeográficas que abarca	Taxones que lo definen	Nodos en que participa
I	MPA, VOL, BAL, SMS, SME, MGU, CHI y YUC	<i>Lestrimelitta chamelensis</i> <i>Nannotrigona perilampoides</i> <i>Partamona bilineata</i> <i>Plebeia (P.) frontalis</i> <i>Plebeia (P.) moureana</i> <i>Scaptotrigona hellwegeri</i> <i>Trigona (Frieseomelitta) nigra</i> <i>Trigona (T.) fulviventris</i> <i>Trigonisca (T.) pipioli</i>	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13
II	SME, SMS, MPA y CHI	<i>Scaptotrigona mexicana</i> <i>Trigonisca (T.) mixteca</i> <i>Trigonisca (Dolichotrigona) schulthessi</i> <i>Cephalotrigona zexmeniae</i> <i>Scaptotrigona pectoralis</i> <i>Paratrigona guatemalensis</i> <i>Plebeia (Scaura) latitarsis</i> <i>Plebeia (P.) llorentei</i> <i>Plebeia (P.) melanica</i> <i>Plebeia (P.) parkeri</i> <i>Plebeia (P.) pulchra</i>	4, 8, 9, 10, 11, 12
III	SME, MGU, VOL, BAL, SMS, MPA, CHI y YUC	<i>Trigona (Tetragonisca) angustula</i> <i>Trigona (Trigona) corvina</i> <i>Trigona (T.) fuscipennis</i> <i>Trigona (T.) nigerrima</i> <i>Trigonisca (T.) maya</i> <i>Cephalotrigona eburneiventer</i> <i>Melipona fasciata</i> <i>Plebeia (P.) fulvopilosa</i> <i>Plebeia (P.) mexica</i>	3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 12, 13
IV	BAL, SMS y MPA	<i>Trigona (Geotrigona) acapulconis</i> <i>Trigonisca (T.) azteca</i>	1, 2, 5

\* Los trazos generalizados son descritos con base en las provincias que ocupan y a los taxones que los definen. Las Provincias Biogeográficas Neotropicales consideradas son BAL: Depresión del Balsas, CHI: Chiapas, MPA: Costa del Pacífico, MGU: Costa del Golfo, SME: Sierra Madre Oriental, SMO: Sierra Madre Occidental, SMS: Sierra Madre del Sur, VOL: Eje Volcánico Transmexicano, YUC: Península de Yucatán.

Cinco de los nodos encontrados se reúnen (Figura 1) a lo largo de la Costa del Pacífico (1, 6, 7, 9 y 10), dos en la zona centro del país (2 y 5), dos en la Sierra Madre Oriental (3 y 4); otro en la Sierra Madre del Sur (8); dos más están en Chiapas (11 y 12) y uno en Yucatán (13).

## Discusión

Diversos autores han distinguido las homologías biogeográficas que exhiben distintos organismos con capacidades de dispersión diferentes debido a que se han visto sometidos a los mismos procesos a través del tiempo (Rzedowski, 1978; Fa y Morales, 1998; Aguilar-Aguilar y Contreras-Medina, 2001; Escalante, 2003). En México convergen componentes bióticos de diferentes orígenes, encontrándose un componente Laurásico relacionado con la biota de América del Norte, y uno Gondwánico relacionado con la de América Central y del Sur. Las Meliponini pertenecen al componente Gondwánico.

La conjunción de tres de los trazos generalizados resulta en un componente Neotropical que se bifurca a partir de Chiapas por las costas del país hacia el norte hasta los estados de Sinaloa por el Pacífico y San Luis Potosí por el Golfo; al sur hacia América del Centro y al noreste hacia la Península de Yucatán. Lo anterior concuerda con los patrones descritos por Álvarez y Morrone (2004) quienes encontraron un trazo parecido en aves terrestres. Contreras-Medina y Eliosa-León (2003) obtuvieron, a partir de la distribución de plantas y animales, el trazo denominado sudamericano, que abarca México, América Central y del Sur, y dentro del cual estaría incluido el componente descrito en el presente trabajo. García (2003) y Escalante *et al.* (2004) analizaron la distribución de los mamíferos neotropicales y neárticos, respectivamente, y hallaron patrones similares; Ochoa *et al.* (2003) y Trujano-Ortega

(2004) encontraron un trazo para mariposas diurnas cuya distribución es sumamente parecida a la del componente aquí descrito. Morrone y Márquez (2003) describieron el componente Mesoamericano, el cual corresponde al patrón de distribución descrito; sin embargo, el componente que encontramos ocupa la Sierra Madre Oriental y la Península de Yucatán, las cuales corresponden al componente Mexicano de Montaña y Antillano, respectivamente, descritos por los mencionados autores.

En lo que respecta a estudios hechos para Apoidea, Ayala (1992, 1999), al realizar la revisión taxonómica de Meliponini y referirse a su distribución en México, llega a un resultado similar. Abrahamovich *et al.* (2004) en su estudio biogeográfico de *Bombus* utilizando el método panbiogeográfico encontraron los trazos mesoamericano norte y mexicano de montaña, dentro de los que se incluye el definido en este estudio.

Con base en lo anterior se observa que el presente patrón se conforma tanto por elementos con afinidades sudamericanas antiguas (pre-Eoceno) representados por líneas de especies evolucionadas en América del Norte, como por elementos sudamericanos modernos (post-Plioceno) representados por especies del norte de América del Sur o Central y que se extienden por las tierras tropicales de México. Esto concuerda con el patrón de dispersión Neotropical Típico, de penetraciones mínima y media (Halfpter, 1978, 2003; Ochoa *et al.*, 2003).

Los 13 nodos hallados representan zonas donde confluyen elementos taxonómicos con diferentes historias biogeográficas, 10 de éstos se ubican en los límites de al menos dos provincias biogeográficas y nueve en los límites entre las provincias morfotectónicas de México propuestas por Ferrusquía (1998). Su importancia radica en la riqueza tanto de taxones como de orígenes históricos (Morrone y Espinosa, 1998;

Crisci *et al.*, 2000). Varios autores han reportado nodos similares. Contreras-Medina y Eliosa-León (2003) con base en plantas, vertebrados e invertebrados, citan el nodo oriental, que coincide con el nodo 3 del presente estudio. Abrahamovich *et al.* (2004), encontraron el nodo Istmo de Tehuantepec, que coincide con el presente nodo 10. Ochoa *et al.* (2003) encontraron un nodo llamado Guerrero-Oaxaca y Álvarez (2001) los nodos a y b, que coinciden con los presentes nodos 1, 6 y 7, a lo largo de la Costa del Pacífico. Los nodos encontrados por García (2003) en estudios de mamíferos terrestres neotropicales muestran amplia coincidencia con los aquí encontrados, ya que el nodo 1 de Meliponini corresponde con los 9 y 10 de ese autor, el nodo 4 coincide con el 16, el 6 concuerda con el 1, el 7 corresponde con el 8, el 9 y 10 coinciden con el 5, 6 y 7 y por último, el 11 concuerda con el 4 de mamíferos.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Juan José Morrone sus comentarios y correcciones. Este trabajo tuvo apoyo financiero de CONACYT, México (becas 117237, 192861 y DGAPA 212006).

## REFERENCIAS

- Abrahamovich AH, Díaz NB, Morrone JJ (2004) Distributional patterns of the Neotropical and Andean species of the genus *Bombus* (Hymenoptera: Apidae). *Acta Zool. Mex.* 20: 99-117.
- Álvarez ME (2001) *Propuesta de áreas para conservación de aves terrestres en México aplicando herramientas panbiogeográficas*. Tesis. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 78 pp.
- Álvarez ME, Morrone JJ (2004) Propuesta de áreas para la conservación de aves de México, empleando herramientas panbiogeográficas e índices de complementariedad. *Interacción* 29: 112-120.
- Aguilar-Aguilar R, Contreras-Medina R (2001) La distribución de los Mamíferos de México: Un Enfoque Panbiogeográfico. En Llorente JB, Morrone JJ (Eds) *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Facultad de Ciencias, UNAM y CONABIO. México. pp. 213-219.
- Ayala R (1988) La fauna de abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) de Chamela, Jalisco, México. *Folia Ent. Mex.* 77: 395-493.
- Ayala R (1992) Revisión de las abejas sin aguijón de México (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae). Tesis de Maestría (Biología Animal). Facultad de Ciencias, UNAM. México. 72 pp.
- Ayala R (1997) Las abejas sin aguijón (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae) de la región de los Tuxtlas en el estado de Veracruz. En González-Soriano, Dirzo R, Vogt R (Eds.) *Historia Natural de la Estación de Biología Tropical de los Tuxtlas, Veracruz*. Instituto de Biología, UNAM. México. pp. 361-364.
- Ayala R (1999) Revisión de las abejas sin aguijón de México (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *Folia Entomol. Mex.* 106: 1-123.
- Ayala R, Griswold TL, Yanega D (1996) Apoidea (Hymenoptera). En Llorente BJ, García Aldrete AN, González E (Eds.) *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México. Hacia una síntesis de su conocimiento*. Facultad de Ciencias, UNAM. México. pp. 423-464.
- Bennett FC (1964) Stingless bees keeping in Western Mexico. *Geogr. Rev.* 54: 85-92.
- Camargo JMF (1980) O grupo *Partamona* (*Partamona*) *testacea* (Klug): Suas espécies, distribuição e diferenciação geográfica. *Acta Amazonica* (Supl.) 10: 1-175.
- Camargo JMF, Moure JS (1994) Meliponinae neotropicales: Os gêneros *Paratrigona* Schwarz, 1938 e *Aparatrigona* Moure, 1951. *Arq. Zool. Mus. Zool. Univ. São Paulo* 32: 33-109.
- Camargo JMF, Moure JS (1996) Meliponini neotropicales: Os gênero *Geotrigona* Moure, 1943 (Apinae, Apidae, Hymenoptera), com especial referência à filogenia e biogeografia. *Arq. Zool. Mus. Zool. Univ. São Paulo* 33: 95-161.
- Cockerell TDA (1899) *Catálogo de las abejas de México*. Biblioteca Agrícola de la Secretaría del Fomento de México. pp. 1-120.
- Contreras-Medina R, Eliosa-León H (2003) Una visión Panbiogeográfica preliminar de México.

- En Llorente JB, Morrone JJ (Eds.) *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. 2ª ed. Facultad de Ciencias, UNAM. México. pp. 197-211.
- Craw RC, Grehan JR, Heads MJ (1999) *Panbiogeography. Tracking the history of life*. Oxford Biogeography Series N° 11. Oxford University Press. Oxford, RU. 229 pp.
- Cresson ET (1879) Catalogue of North American Apidae. *Trans. Am. Entomol. Soc.* 7: 215-232.
- Crisci JV, Katinas L, Posadas P (2000) *Introducción a la Teoría y Práctica de la Biogeografía Histórica*. Sociedad Argentina de Botánica. Buenos Aires, Argentina. 169 pp.
- Dalla Torre KW (1896) *Catalogus Hymenopterum; Hucusque Descriptorum Systematicum et Synonymicus*. Vol. X, *Apidae (Anthophila)*. Leipzig, Alemania. pp. 574-585.
- Escalante TE (2003) Avances en el Atlas Biogeográfico de los Mamíferos Terrestres de México. En Morrone JJ, Llorente JB (Eds.) *Una Perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*. Facultad de Ciencias, UNAM. México. pp. 297-302.
- Escalante T, Rodríguez G, Morrone JJ (2004) The diversification of Neartic mammals in the Mexican Transition Zone: A track analysis. *Biol. J. Linn. Soc.* 83: 327-339.
- ESRI (1998) *ArcView GIS 3.2*. Environmental Systems Research Institute. Redlands, CA, EEUU.
- Fa J, Morales LM (1998) Patrones de diversidad de mamíferos de México. En Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J (Comps.) *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM. México. pp. 315-352.
- Ferrusquía I (1998) Geología de México: una sinopsis. En Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J (Comps.) *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM. México, pp. 3-108.
- Fortino AD, Morrone JJ (1997) Signos gráficos para la representación de análisis panbiogeográficos. *Biogeographica* 73: 49-56.
- García MG (2003) Áreas prioritarias para la conservación de mamíferos terrestres neotropicales de México con base en métodos biogeográficos. Tesis. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 111 pp.
- Grehan JR (2001) Panbiogeografía y la geografía de la vida. En Llorente JB, Morrone JJ (Eds.) *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Facultad de Ciencias, UNAM y CONABIO. México. pp. 181-195.
- Halffter G (1978) Un nuevo patrón de dispersión de la Zona de Transición Mexicana: El Mesoamericano de Montaña. *Folia Entomol. Mex.* 39-40: 222-226
- Halffter G (2003) Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central. En Morrone JJ, Llorente JB (Eds.) *Una Perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*. Facultad de Ciencias, UNAM. México. pp. 87-98.
- Hinojosa-Díaz I (2003) Abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) del Declive Sur de la Sierra del Chichinautzin, Morelos, México. *Folia Entomol. Mex.* 42: 1-20.
- Lutz FE, Cockerell TDA (1920) Notes on the distribution and bibliography of North American bees of the families Apidae, Meliponidae, Bombidae, and Anthophoridae. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 42: 491-503.
- Michener CD (1979) Biogeography of the bees. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 66: 277-347.
- Michener CD (2000) *The bees of the World*. Johns Hopkins University Press. Baltimore, MD, EEUU. 913 pp.
- Morrone JJ, Crisci JV (1990) Panbiogeografía: Fundamentos y métodos. *Evol. Biol.* 4: 119-140.
- Morrone JJ, Crisci JV (1992) Aplicación de métodos filogenéticos y panbiogeográficos en la conservación de la diversidad biológica. *Evol. Biol.* 6: 53-66.
- Morrone JJ, Crisci JV (1995) Historical biogeography: Introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26: 373-401.
- Morrone JJ, Espinosa DO (1998) La relevancia de los Atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. *Ciencia (México)* 49: 12-16.
- Morrone JJ, Márquez J (2003) Aproximación a un Atlas Biogeográfico Mexicano: componentes bióticos principales y provincias biogeográficas. En Morrone JJ, Llorente JB (Eds.) *Una Perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*. Facultad de Ciencias, UNAM. México. pp. 217-220.
- Morrone JJ, Espinosa DO, Llorente JB (2002) Mexican Biogeographic Provinces: Preliminary scheme, general characterizations, and synonymies. *Acta Zool. Mex.* 85: 83-108.
- Ochoa L, Cruz B, García G, Luis-Martínez A (2003) Contribución al Atlas Panbiogeográfico de México: los géneros *Adelpha* y *Hamadryas* (Nymphalidae), y *Dismorphia*, *Enantia*, *Lieinix* y *Pseudopieris* (Pieridae) (Papilionoidea: Lepidoptera). *Folia Ent. Mex.* 42: 65-77.
- Roig-Alsina A, Michener CD (1993) Studies of the phylogeny and classification of long-tongued bees. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 55: 124-162.
- Rojas PC (2007) Una herramienta automatizada para realizar análisis panbiogeográficos. *Biogeografía: Bull. Syst. Evol. Biogeogr.* 1: 31-33.
- Rzedowski J (1978) *Vegetación de México*. Limusa. México. 432 pp.
- Sakagami SF (1978) *Tetragonula* stingless bees of the continental Asia and Sri Lanka. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.* (ser. VI, Zoology) 20: 390-447.
- Schwarz FH (1942) The stingless bees of Mexico. *An. Inst. Biol. Méx.* 20: 357-370.
- Schwarz FH (1948) Stingless bees (Meliponidae) of the Western Hemisphere. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 90: 1-546.
- Trujano-Ortega M (2004) Análisis panbiogeográfico de Papilionidae y Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea) en México. Tesis. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 100 pp.
- Yáñez-Ordóñez O (2001) *Avispas y abejas sociales (Hymenoptera: Vespoidea; Apoidea) de cinco zonas de Campeche, México*. Tesis. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 63 pp.
- Yáñez-Ordóñez O, Hinojosa-Díaz I (2004) La Colección Himenopterológica (Insecta) del Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" de la Facultad de Ciencias, UNAM. México. *Acta Zool. Mex.* 20: 167-197.
- Yáñez-Ordóñez O, Trujano M (2006) Patrones de distribución de la Tribu Meliponini (Hymenoptera: Apidae). En Morrone JJ, Llorente JB (Eds.) *Componentes Bióticos Principales de Entomofauna Mexicana. Vol. II*. UNAM. México. pp. 563-590.

## **APÉNDICE 2**



## **Apéndice 2. Provincias y Subregiones Biogeográficas de Morrone (2006) y sus abreviaturas.**

<b>Provincias Biogeográficas</b>	<b>Abreviatura</b>
1.- California	CALI
2.- Baja California	BCAL
3.- Sonora	SONO
4.- Mexican Plateau/Altiplano Mexicano	MEPL
5.- Tamaulipas	TAMA
6.- Sierra Madre Occidental	SMOC
7.- Sierra Madre Oriental	SMOR
8.- Transmexican Volcanic Belt/ Eje Volcánico Transmexicano	TVOL
9.- Balsas Basin/ Depresión del Balsas	BABA
10.- Sierra Madre del Sur	SMSU
11.- Mexican Pacific Coast/Costa Pacífica Mexicana	MPCO
12.- Mexican Gulf/Golfo de México	MEGU
13.- Yucatan Peninsula/Península de Yucatán	YUPE
14.- Chiapas	CHIA
15.- Eastern Central America/Oriente de América Central	ECAM
16.- Western Panamanian Isthmus/Occidente del Istmo de Panamá	WPIS
17.- Bahama/Bahamas	BAHA
18.- Cuba	CUBA
19.- Cayman Islands/Isla Caimán	CASI
20.- Jamaica	JAMA
21.- Hispaniola/La Española	HISP
22.- Puerto Rico	PURI
23.- Lesser Antilles/Antillas Menores	LEAN
24.- Choco	CHOC
25.- Maracaibo	MARA
26.- Venezuelan Coast/Costa Venezolana	VECO
27.- Trinidad y Tobago	TRTO
28.- Magdalena	MAGD

29.- Venezuelan Llanos/Llanos Venezolanos	VELL
30.- Cauca	CAUC
31.- Galapagos Islands/Islas Galápagos	GAIS
32.- Western Ecuador/Occidente de Ecuador	WEEC
33.- Arid Ecuador/Ecuador Árido	AREC
34.- Tumbes Piura	TUPI
35.- Napo	NAPO
36.- Imeri	IMER
37.- Guyana	GUYA
38.- Humid Guyana/Guyana Húmeda	HUGU
39.- Roraima	RORA
40.- Amapa	AMAP
41.- Varzea	VARZ
42.- Ucayali	UCAY
43.- Madeira	MADE
44.- Tapajos Xingu	TAXI
45.- Para	PARA
46.- Pantanal	PANT
47.- Yungas	YUNG
48.- Caatinga	CAAT
49.- Cerrado	CERR
50.- Chaco	CHAC
51.- Pampa	PAMP
52.- Monte	MONT
53.- Brazilian Atlantic Forest/Bosque Atlántico Brasileño	BAFO
54.- Parana Forest/Bosque Paraense	PAFO
55.- <i>Araucaria angustifolia</i> Forest/Bosque de <i>Araucaria angustifolia</i>	AAFO
56.- North Andean Paramo/Páramo Norandino	NAPA
57.- Coastal Peruvian Desert/Desierto Peruano Costero	CPDE
58.- Puna	PUNA
59.- Atacama	ATAC

60.- Prepuna	PREP
61.- Coquimbo	COQU
62.- Santiago	SANT
63.- Juan Fernández Islands/Islas Juan Fernández	JFIS
64.- Maule	MAUL
65.- Valdivian Forest/Bosque Valdiviano	VAFO
66.- Magellanic Forest/Bosque Magallánico	MAFO
67.- Magellanic Paramo/Páramo Magallánico	MAPA
68.- Malvinas Islands/Islas Malvinas	MAIS
69.- Central Patagonia/Patagonia Central	CEPA
70.- Subandean Patagonia/Patagonia Subandina	SUPA

Al carecer de una regionalización similar para América del Norte al norte de México, se crearon dos áreas más, una para Canadá y otra para los Estados Unidos de América de modo que los taxones distribuidos en estos lugares pudieran ser considerados en el Análisis de Parsimonia de Brooks.

71.- Canadá	CANA
72.- Estados Unidos de América	EEUU

### **Subregiones Biogeográficas**

### **Abreviatura**

1.- Neártica	NEAR
2.- Antillana	ANTI
3.- Mesoamericana	MESO
4.- Amazónica	AMAZ
5.- Chaqueña	CHAQ
6.- Paranaense	PARA
7.- Noroeste de América del Sur	NWAS
8.- Andina	ANDI