



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
Sistemática

“Conservadurismo de nicho ecológico de algunas especies hermanas del género *Euglossa* (Apidae: Euglossini) en México y Centroamérica”

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Ana Celeste Martínez Cervantes

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Ismael Alejandro Hinojosa Díaz
Instituto de Biología, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dr. Enrique Martínez Meyer
Instituto de Biología, UNAM
Dr. Daniel Ignacio Piñero Dalmau
Instituto de Ecología, UNAM

Ciudad Universitaria, CDMX, México, 2022



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.

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

OFICIO CPCB/962/2022

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que el Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **15 de agosto de 2022** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **SISTEMÁTICA** de la estudiante **MARTÍNEZ CERVANTES ANA CELESTE** con número de cuenta **308199684** con la tesis titulada **“Conservadurismo de nicho ecológico de algunas especies hermanas del género *Euglossa* (Apidae: Euglossini) en México y Centroamérica”**, realizada bajo la dirección del **DR. ISMAEL ALEJANDRO HINOJOSA DÍAZ**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. RICARDO AYALA BARAJAS
Vocal: DRA. ANGELA PATRICIA CUERVO ROBAYO
Vocal: DRA. OLIVIA YÁÑEZ ORDÓÑEZ
Vocal: DR. LÁZARO GUEVARA LÓPEZ
Secretario: DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 13 de octubre de 2022

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



Agradecimientos institucionales

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y a la UNAM por brindarme el apoyo institucional que me ayudo a lo largo de mis estudios de mi maestría, así como brindarme el conocimiento y la capacidad para ser una mejor investigadora.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, CONACYT por la beca de maestría que me permitió desarrollar mis estudios de posgrado.

Al Proyecto PAPIIT-DGAPA UNAM No. IN211121, por brindarme apoyo en obtener mis datos de las recolectas realizadas para este proyecto.

Agradecimientos especiales a mi tutor: Dr. Ismael Alejandro Hinojosa Díaz y a los miembros de mi comité: Dr. Enrique Martínez Meyer y Dr. Daniel Piñero Dalmau por su gran apoyo, sabios consejos y su valiosa asesoría que ayudaron a formarme como persona y la realización de mi maestría.

Agradecimientos personales

Quiero agradecer de manera especial a todas las personas que directa o indirectamente me han brindado su apoyo a lo largo de este proyecto, me han dado ánimos, me ha escuchado o dado consejos y que hicieron posible el desarrollo y conclusión de esta maestría:

Al Dr. Ismael A. Hinojosa Díaz, por brindarme su apoyo y orientación a lo largo de todo este trabajo, darme un lugar en su cubículo, muchísimas gracias he aprendido muchas cosas gracias a ti.

Al Dr. Enrique Martínez Meyer, tus consejos me ayudaron bastante, y sin ti este proyecto no se hubiera logrado, después del cambio de tema estuviste pendiente de mí y me ayudaste demasiado, en serio muchas gracias por todo el aprendizaje y la paciencia, lo valoro muchísimo.

Al Dr. Daniel Piñero Dalmau, por estar presente en todo este proceso, sus consejos en las correcciones y su amabilidad.

A mis sinodales: Dr. Ricardo Ayala Barajas, Dra. Olivia Yáñez Ordóñez, Dra. Angela P. Cuervo-Robayo y al Dr. Lázaro Guevara López por sus sabios consejos que ayudaron a mejorar este trabajo, además por ayudarme y tenerme paciencia en los tiempos de entrega.

A Rocío González Acosta, por ayudarme con los tramites durante este proceso y brindarme ayuda con mis dudas, siempre de la manera más amable y atenta.

A Fernando Acevedo Ramos, un gran amigo que además de su amistad me ayudo con problemas que tuve en el manejo de los Sistemas de Información Geográfica (SIG).

A mi cubículo (alias la colmena) por brindarme el apoyo emocional y mental a lo largo de este periodo y su amistad: A Danae Juárez y Mariana de la Cruz personas a quien quiero mucho, han sido mi sostén para muchas cosas y estoy muy agradecida por su

amistad y apoyo. A Melodía Castro que, a pesar de conocernos al final de este proceso, me brindó su amistad y me escucho.

A “Los Kevineses”, que me brindaron su apoyo, consejo y durante este tiempo de encierro (cuarentena), me ayudaron a mantener mi salud mental estable, jugando Mario Kart o Among us, los quiero muchísimo y los admiro.

Agradezco muchísimo la amabilidad y amistad de muchas personas, que me brindaron apoyo emocional y mental a lo largo de este proceso, realmente lo valoro muchísimo y soy muy afortunada por su amistad: Magali Luna, Rodolfo Cancino, Yesenia Márquez, Adrián Jácome, Javier López y Óscar Sáenz. Un agradecimiento especial a Ricardo Omar Ramírez desde que te conozco siempre me has brindado tu gran apoyo y amistad, y escuchado mis quejas y molestias, te extraño. También agradezco a mi Terapeuta, por ayudarme durante este proceso.

Y lo mejor para el final, quiero agradecerle muchísimo a mi familia por su amor y apoyo: a mi cuñado Alejandro Fernández Lee, a mi hermana Gabriela Martínez y a mi hermano Francisco Josué Martínez por escucharme y sus consejos. A mis sobrinas Danna Gabriela Fernández y Kiara Alejandra por distraerme en momento de estrés y divertirme, las quiero mucho. A mis perros Milo y Puffy, porque me desestresaban mucho y brindarme su amor, que Puffy aunque te fuiste durante la realización de este trabajo, tu presencia fue muy importante para mí. Y finalmente a mi madre Ana Beatriz Cervantes López te amo mucho, muchas gracias por todo, y en particular por existir.

Índice

Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Abejas	3
Tribu Euglossini	4
Género <i>Euglossa</i>	6
Nicho ecológico	9
Diagrama de BAM	9
Conservadurismo de nicho ecológico	11
Objetivos	12
Hipótesis	12
Antecedentes	13
Metodología	18
Bases de datos de las especies	18
Partición de los datos para los modelos	20
Capas ambientales	20
Modelado de nicho ecológico	22
Selección de variables	22
Configuración del modelo	22
Evaluación del modelo	22
Selección del modelo	23
Salida de la predicción	24
Similitud de los nichos ecológicos entre las especies hermanas	24
Análisis de componentes principales (PCA)	24
Densidad de ocurrencia	25
Análisis de similitud de nicho	25

Resultados	26
Variables seleccionadas	26
Modelado de nicho y curvas de respuesta	27
Subgénero <i>Euglossa</i>	28
<i>Euglossa dilemma</i>	28
<i>Euglossa viridissima</i>	30
Subgénero <i>Dasystilbe</i>	34
<i>Euglossa obrima</i>	34
<i>Euglossa villosa</i>	36
Subgénero <i>Eurhytisma</i>	38
<i>Euglossa obtusa</i>	38
<i>Euglossa dodsoni</i>	39
Comparación de Nicho	43
Dentro de subgéneros	43
Subgénero <i>Euglossa</i> (<i>E. dilemma</i> vs <i>E. viridissima</i>)	43
Subgénero <i>Dasystilbe</i> (<i>E. obrima</i> vs <i>E. villosa</i>)	46
Subgénero <i>Eurhytisma</i> (<i>E. obtusa</i> vs <i>E. dodsoni</i>)	49
Entre especies de diferentes subgéneros	52
Subgénero <i>Euglossa</i> vs Subgénero <i>Dasystilbe</i>	52
<i>E. dilemma</i> vs <i>E. obrima</i>	52
<i>E. dilemma</i> vs <i>E. villosa</i>	54
<i>E. viridissima</i> vs <i>E. obrima</i>	57
<i>E. viridissima</i> vs <i>E. villosa</i>	60
Subgénero <i>Euglossa</i> vs Subgénero <i>Eurhytisma</i>	63
<i>E. dilemma</i> vs <i>E. obtusa</i>	63
<i>E. dilemma</i> vs <i>E. dodsoni</i>	65
<i>E. viridissima</i> vs <i>E. obtusa</i>	68
<i>E. viridissima</i> vs <i>E. dodsoni</i>	71
Subgénero <i>Dasystilbe</i> vs Subgénero <i>Eurhytisma</i>	75

<i>E. obrima vs E. obtusa</i>	75
<i>E. obrima vs E. dodsoni</i>	77
<i>E. villosa vs E. obtusa</i>	80
<i>E. villosa vs E. dodsoni</i>	83
Discusión	86
Conclusiones	94
Referencias Bibliográficas	95

Resumen

Las abejas de las orquídeas del género *Euglossa* se originaron hace aproximadamente 20–25 millones de años y aumentaron su diversificación hace cerca de 15 y 20 millones, por lo cual se considera que el género comenzó a diversificar más rápidamente. Continúan sin tener resueltas las relaciones ancestro descendencia dentro del género y varios autores lo han subdividido en seis subgéneros: *Alloglossura*, *Dasystilbe*, *Euglossella*, *Euglossa*, *Glossurella* y *Glossuropoda*; recientemente se han propuesto cuatro nuevos subgéneros, *Eurhytisma*, *Glossurodes*, *Parisoglossa* y *Trachyglossa*, para ayudar a resolver la parafilia de los subgéneros *Glossurella* y *Glossuropoda*. En la actualidad, *Euglossa* es considerado el género más diverso de la tribu Euglossini, y a pesar de ser organismos de recolecta con facilidad (machos atraídos por químicos aromáticos), aún existen vacíos de información acerca de su biología, ecología e historia evolutiva. El conservadurismo de nicho es la tendencia de las especies a mantener estable su nicho ecológico estable en el tiempo, aun cuando se enfrente a condiciones ambientales nuevas, otra manera de verlo es qué tan lábil es el nicho de una especie a través del tiempo. En este estudio se busca analizar si el nicho de seis especies de *Euglossa*, correspondientes a tres subgéneros ha cambiado o no a lo largo de su historia evolutiva, por lo cual, en este trabajo se describió y comparó la distribución ambiental de las especies hermanas de los subgéneros *Euglossa*, *Dasystilbe* y *Eurhytisma*, para evaluar qué tan conservados son los nichos entre y dentro de estos subgéneros, además de analizar cómo influyó la divergencia entre especies hermanas a en la evolución del nicho. Se obtuvo que las especies simpátricas que son hermanas de *Euglossa* tienen espacios ambientales bastante similares, sin embargo, las especies alopátricas hermanas fueron las que tuvieron mayor diferenciación en el nicho ecológico, y se han adaptado a ambientes diferentes. Asimismo, se observa que las especies simpátricas no relacionadas ocupan nichos ecológicos similares. Nuestros resultados no cumplen la premisa del conservadurismo de nicho, pero son consistentes con otros trabajos realizados para especies de la tribu Euglossini.

Abstract

The genus *Euglossa* originated approximately 20– 25 million years ago, experiencing rapid diversification from about 15 to 20 million years ago. The relationships within the genus are not fully resolved and several authors have subdivided the genus into six subgenera: *Alloglossura*, *Dasystilbe*, *Euglossella*, *Euglossa*, *Glossurella* and *Glossuropoda*; recently four new subgenera have been proposed: *Eurhytisma*, *Glossurodes*, *Parisoglossa* and *Trachyglossa*, to help resolve the paraphyly of the subgenera *Glossurella* and *Glossuropoda*.

Euglossa is currently considered the most diverse genus of the Euglossini tribe, however, there is considerable lack of knowledge about the biology, ecology, and evolutionary history of the genus. Niche conservatism is the tendency of species to maintain their ecological niche stable over time when species are confronted with novel environmental conditions; another way of looking at it is how labile a species' niche is over time. Therefore, in this work we described and compared the environmental distribution of three pairs of sister species of the subgenera *Euglossa*, *Dasystilbe* and *Eurhytisma*, to evaluate the similarity between the ecological niches and to determine the degree of conservatism between subgenera and within subgenera, as well as the way in which the divergence of the sister species affected their current ecological niche. Our analyses show that sympatric species that are sisters have quite similar environmental spaces, however, allopatric sister species were the ones that had the greatest differentiation in ecological niche, and therefore have adapted to different environments, and unrelated sympatric species occupy similar ecological niches. Our results do not meet the premise of niche conservatism but are consistent with other work done for species of the tribe Euglossini.

Introducción

Abejas

Las abejas son insectos del orden Hymenoptera (Superfamilia Apoidea: Anthophila), que cumple una función importante como polinizadores de un gran número de angiospermas, con un impacto positivo, tanto ecológico como económico (Costanza et al., 1997; Chichilnisky & Heal, 1998; Kearns *et al.*, 1998; Ollerton *et al.*, 2011). Actualmente, se sabe que existen más de 20,500 especies de abejas en el mundo (Orr *et al.*, 2021), que han sido agrupadas en siete familias: Stenotritidae, Colletidae, Andrenidae, Halictidae, Melittidae, Megachilidae y Apidae (Michener, 2007).

Dentro de la familia Apidae, se encuentra las abejas corbiculadas con cuatro tribus: El de las abejas melíferas (Apini), los abejorros (Bombini), las abejas sin aguijón (Meliponini) y las abejas de las orquídeas (Euglossini) (Michener, 2007). El nombre de corbiculadas se deriva, de la forma de las tibias posteriores con forma de cuchara que tienen las hembras, con las que acarrean polen y materiales de anidación (Roubik, 1989).

Las abejas corbiculadas son consideradas un grupo monofilético (Engel & Rasmussen, 2020; Sasso & Almeida, 2021) con la mayoría de las especies con forma de vida eusocial (Michener, 2007), sin embargo, las relaciones entre las tribus corbiculadas no son claras y la posición filogenética de la tribu Euglossini ha sido tema de debate (Ramírez et al., 2010). Estudios basados en la morfología consideran a la tribu Euglossini como la hermana del resto de las abejas corbiculadas, apoyando un origen único para la eusocialidad (Figura 1a) (Ramírez *et al.*, 2010; Engel & Rasmussen, 2020). Mientras que la mayoría de los análisis moleculares agrupan a la tribu Euglossini como hermana de la tribu Apini, y a las tribus Meliponini y Bombini como grupos hermanos (Figura 1b) (Ramírez *et al.*, 2010; Engel & Rasmussen, 2020), lo que implica un origen dual de comportamiento eusocial (Cameron & Mardulyn, 2001; Kawakita *et al.*, 2008; Ramírez *et al.*, 2010).

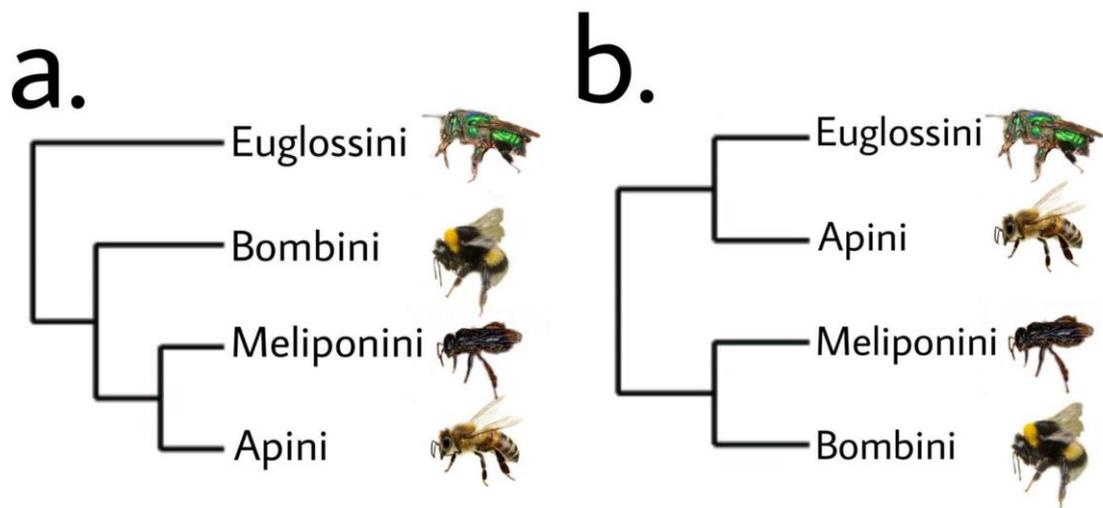


Figura 1. Hipótesis sobre las relaciones filogenéticas de las abejas corbiculadas. (a) Filogenia realizada con morfología donde la tribu Euglossini es hermana del resto de las abejas corbiculadas. (b) Filogenias moleculares, se agrupa a la tribu Euglossini como hermana de la tribu Apini, y a las tribus Meliponini y Bombini como grupos hermanos (Ramírez *et al.*, 2010; Engel & Rasmussen, 2020).

Tribu Euglossini Latreille, 1802

Los euglosinos, también llamadas abejas de las orquídeas (Apoidea: Apidae: Euglossini), presentan en su mayoría colores verdes, azules o rojizos metálicos brillantes y una glosa o lengua alargada, que en algunas especies puede llegar a ser más larga que la longitud total de su cuerpo (Roubik & Hanson, 2004; Engel & Rasmussen, 2020), además, en lugar de poseer lóbulo jugal en el ala posterior, presentan una serie de peines (Roubik & Hanson, 2004; Engel & Rasmussen, 2020). Los machos tienen una tibia posterior ancha con una hendidura, donde guardan compuestos aromáticos, los cuales se mezclan con secreciones de las glándulas salivales y se modifican, presumiblemente para ser utilizados en su comportamiento sexuales (Roubik & Hanson, 2004; Engel & Rasmussen, 2020).

Las hembras obtienen sus recursos (polen y néctar) de gran diversidad de flores (Roubik & Hanson, 2004; Engel & Rasmussen, 2020), mientras que los machos además de visitar diversidad de flores por néctar obtienen compuestos

aromáticos principalmente de orquídeas (familia Orchidaceae), aunque también pueden visitar otras fuentes, como madera podrida o incluso productos químicos hechos por el hombre (Roubik & Hanson, 2004; Engel & Rasmussen, 2020). Lo anterior los convierte en uno de los principales polinizadores en el Neotrópico, interviniendo en la polinización de más de 60 familias de plantas, incluyendo aproximadamente 700 especies de orquídeas (Roubik & Hanson, 2004).

Se conocen 249 especies de euglosinos exclusivamente en el Neotrópico (Engel & Rasmussen, 2020), pero en años recientes se han registrado que han penetrado en la región Neártica, al sur de los Estados Unidos (Skov & Wiley, 2005). En la tribu Euglossini se reconocen cinco géneros (Figura 2): *Aglae*, *Exaerete*, *Eulaema*, *Eufriesea* y *Euglossa*.



Figura 2. Representantes de los cinco géneros reconocidos en la tribu Euglossini.

Se considera que la tribu Euglossini que se originó hace 27–42 millones de años (Ramírez *et al.*, 2010), en América del Sur (Roubik & Hanson, 2004), y se han propuesto varias hipótesis sobre las relaciones ancestro descendencia entre los géneros, tanto con base en caracteres moleculares como morfológicos (Ramírez *et al.*, 2010). La más reciente por Ramírez *et al.* (2010) (Figura 3), que muestra al género de abejas parásitas *Exaerete*, como hermano del resto de los géneros, posteriormente se muestra que diverge el género *Eufriesea*, seguido del género *Aglae*, para finalmente tener a *Eulaema* como género hermano de *Euglossa* (Fig. 3).

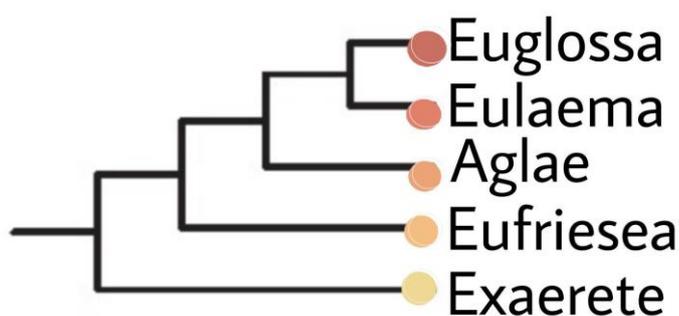


Figura 3. Filogenia de la tribu Euglossini de acuerdo con Ramírez *et al.* (2010).

Género *Euglossa* Latreille, 1802

El género *Euglossa* es el género más diverso de la tribu Euglossini. Se caracterizan por tener integumento metálico, principalmente verde y glosa larga. Su tamaño está entre 9 y 19 mm (Roubik & Hanson, 2004). Con especies que están presentes naturalmente desde México hasta Paraguay, norte de Argentina, y suroeste de Brasil (Roubik & Hanson, 2004) (Figura 4); pero se han registrado una especie que fue introducida en Florida, Estados Unidos y en República Dominicana (Skov & Wiley, 2005; Genaro *et al.*, 2020). Este género cuenta con especies que muestran diferentes grados de sociabilidad, desde hembras

solitarias, hasta semi-sociabilidad (Roubik & Hanson, 2004). *Euglossa* es el género más diverso dentro de la tribu, con 139 especies conocidas (Engel & Rasmussen, 2020). Trabajos, tanto morfológicos como moleculares, han subdividido al género en seis subgéneros: *Alloglossura*, *Dasystilbe*, *Euglossella*, *Euglossa*, *Glossurella* y *Glossuropoda* (Dressler, 1982; Darveau *et al.*, 2005; Ospina–Torres, Parra & Gonzalez, 2006; Hinojosa–Díaz, 2010; Ramírez *et al.* 2010; Ferrari, Nemésio & Silveira, 2017), sin embargo, dos de ellos (*Glossurella* y *Glossuropoda*) son tema de debate, al no haberse demostrado su monofilia. Engel (2021) propone cuatro nuevos subgéneros, *Eurhytisma*, *Glossurodes*, *Parisoglossa* y *Trachyglossa*, para resolver la parafilia de los subgéneros *Glossurella* y *Glossuropoda* (Figura 5).

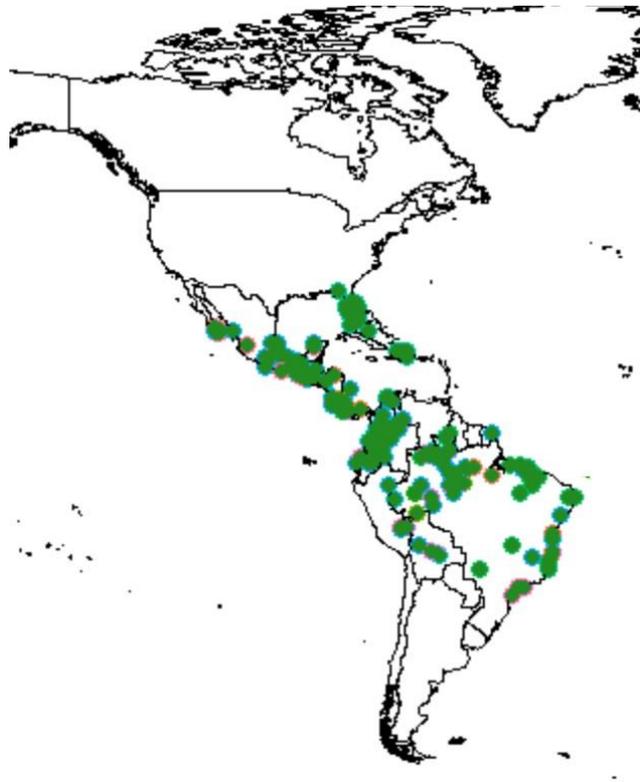


Figura 4. Distribución del género *Euglossa* en el Neotrópico. Imagen tomada de GBIF (2021 a,b,c,d,e,f) .



Figura 5. Subgéneros de *Euglossa*, junto con una especie representativa de cada subgénero.

Un aspecto importante en el estudio de las abejas euglosinas y en particular del género *Euglossa*, es el relacionado con su distribución; algunos autores consideran que las diferencias morfológicas y moleculares en el género *Euglossa* no son consistentes y que las poblaciones geográficamente aisladas deberían ser tratadas como la misma especie (Dressler, 1979; Oliveira, 2016; Oliveira, 2008; Silva *et al.*, 2014). Sin embargo, otros consideran que a pesar de que la morfología se similar, los nichos ecológicos de las especies deberían ser diferentes con respecto a su geografía (Silva *et al.*, 2014). Por lo cual, hacer estudios de nicho ecológico ayudaría a evaluar la dinámica de los nichos y auxiliar para entender la historia evolutiva de las especies.

Nicho ecológico

El nicho ecológico, como muchos conceptos dentro de la biología, ha tenido diferentes definiciones y perspectivas. En un principio se sugería al concepto de nicho ecológico como espacios que la naturaleza ofrece, y éstos podían ser ocupados por especies que cumplan con las características y/o limitaciones que las hagan adecuadas a ellos (Grinnell, 1917). Posteriormente, se propuso una definición alternativa (Elton, 1927), donde se le da mayor importancia al medio biótico y está relacionado con la función de las especies en las comunidades bióticas.

Hutchinson (1957) define al nicho ecológico como un espacio con n cantidad de dimensiones, en donde cada dimensión es una variable del espacio ecológico. Las combinaciones de estas variables donde se favorezca la presencia y persistencia de las especies, es decir, en donde las especies tengan una tasa intrínseca de crecimiento poblacional positiva (más nacimientos que muertes) y puedan sobrevivir indefinidamente, ese es el nicho ecológico. Este concepto de nicho refiere al nicho fundamental como todo el espacio de las n -dimensiones que tolera una especie y al nicho realizado como el espacio en donde las especies en realidad habitan; es decir, no están restringidas por interacciones interespecíficas, como la competencia, siendo este un subconjunto del nicho fundamental.

Diagrama de BAM

La distribución geográfica de las especies depende de diversos factores, tanto históricos como ecológicos. Soberón & Peterson (2005) clasifican cuatro clases de factores que determinan la distribución de una especie: condiciones abióticas, factores bióticos, las regiones que son accesibles para la especie y la capacidad evolutiva de las poblaciones para adaptarse. Estos factores interactúan entre sí de una manera dinámica, pero Soberón & Peterson (2005) presentan de manera gráfica, a través de un diagrama de Venn, los primeros 3 factores, en el denominado "Diagrama de BAM" (Figura 6): Las condiciones abióticas

favorables para la supervivencia de la especie o también conocido como nicho fundamental, está representado por la letra **A**, el factor biótico que considera algunas las interacciones interespecíficas representadas por la letra **B** y finalmente, las regiones donde las especies han tenido tiempo de ocupar en un momento dado, que se representa con la letra **M**.

La intersección entre **A** y **B** representa la distribución potencial (**NR**) de la especie, y la intersección de **A**, **B** y **M** representa la distribución geográfica de la especie (**P**). De la intersección de **A** y **B**, se derivan dos regiones: El área ocupada por la especie (**Go**) y el área invadible (**Gi**), donde existen las condiciones bióticas y abióticas favorables, pero, la especie no la ha ocupado. Considerar los factores bióticos es complicado en la práctica, debido a que sus efectos son dinámicos y heterogéneos espacialmente, por lo cual, para estudios a escalas amplias, el estudio de los factores abióticos es más relevante y factible (Eliosa, Nieto & Navarro, 2010).

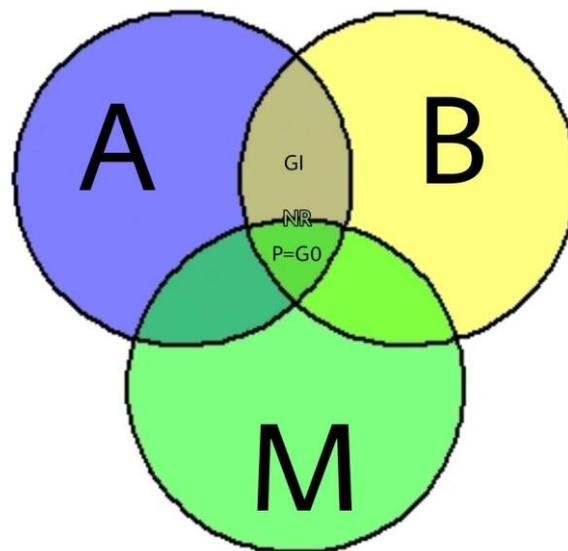


Figura 6. Diagrama BAM. Propuesto por Soberón & Peterson (2005)

Conservadurismo de nicho ecológico

Las hipótesis evolutivas entre las especies o diferentes taxones se obtienen a través análisis de inferencia filogenética (Eliosa, Nieto & Navarro, 2010). Los árboles filogenéticos muestran de forma gráfica estas relaciones y permite entender de mejor manera las conexiones entre los taxones. Si bien, las especies evolucionan a partir de formas ancestrales, los nuevos linajes generalmente retienen características de sus ancestros (Eliosa, Nieto & Navarro, 2010), así las filogenias permiten comprender estas diferencias entre linajes, así como con el ancestro (Eliosa, Nieto & Navarro, 2010).

El conservadurismo de nicho, es la tendencia de las especies a mantener su nicho estable en el tiempo cuando se enfrentan a condiciones ambientales nuevas (Wiens & Donoghue, 2004; Wiens & Graham, 2005), lo que limita la capacidad de los organismos a adaptarse a condiciones diferentes (Eliosa, Nieto & Navarro, 2010). Podemos considerar que las especies comparten características biológicas y fisiológicas que las mantienen en ambientes similares del ancestro.

El conservadurismo se rompe con el tiempo, por lo cual el conservadurismo es mayor en especies que recientemente han divergido y están cercanamente emparentadas, como las especies hermanas (Eliosa, Nieto & Navarro, 2010). Por lo anterior, para estudiar las relaciones de parentesco entre especies y cómo cambian a lo largo del tiempo en el contexto de la conservación del nicho, es necesario conocer su filogenia.

Objetivo

Objetivo general

- Determinar la influencia del conservadurismo de nicho en la divergencia de los linajes de tres subgéneros de *Euglossa*. Para comprobar si han sufrido o no una evolución de nicho.

Objetivos particulares

- Comparar el nicho ecológico de las especies, dentro y entre tres los subgéneros del género *Euglossa*.
- Analizar los factores que pudieron llevar a una diferencia de nicho ecológico, entre especies hermanas de abejas de las orquídeas.
- Determinar cuáles son los factores ambientales más importantes que determinan la distribución potencial de las especies de *Euglossa*.

Hipótesis

Bajo la premisa del conservadurismo de nicho ecológico, esperamos que los nichos de las especies dentro de los subgéneros sean más parecidos, que entre especies de subgéneros distintos.

Si se conservan los nichos de especies hermanas, se espera que predigan las distribuciones potenciales entre sí.

Antecedentes

A pesar, de que en los años 1960s se descubrió que los Euglossini son atraídos por los compuestos aromáticos y esto ayudara a una mayor recolectar de ejemplares de estas abejas (Roubik & Hanson, 2004), aún los registros disponibles para muchas especies son escasos o inexistentes y únicamente hay otro trabajo, donde se comparan los nichos de especies de Euglossini, considerando el conservadurismo de nicho (Silva *et al.*, 2014).

El trabajo de Silva *et al.* (2014) utiliza herramientas de modelado para caracterizar el nicho ecológico de especies hermanas de Euglossini con distribuciones alopatricas (*Eulaema meriana* + *Eulaema atleticana*; *Eulaema bombiformis* + *Eulaema niveofasciata*; *Eufriesea ornata* + *Eufriesea atleticana*), pone a prueba la hipótesis de conservación de nicho, encontraron que las especies alopatricas y no relacionadas filogenéticamente muestran muy poca o nula superposición de nichos, mientras que las especies alopatricas pero relacionadas filogenéticamente tienen poca superposición de nicho, pero la superposición es mayor que en el caso anterior. Sin embargo, las especies simpáticas, es decir, que comparten área geográfica, y no están relacionadas presentan una mayor superposición de nichos ambientales en comparación con los pares de especies hermanas alopatricas.

Las especies del género *Euglossa* que objeto de estudio en este trabajo pertenecen a los subgéneros *Euglossa s. st.*, *Dasystilbe* y *Eurhytisma*.

Subgénero *Euglossa s st.*

Euglossa dilemma y *Euglossa viridissima* divergieron aproximadamente hace 150,000 años (Eltz *et al.*, 2011; Brand *et al.*, 2020). Anteriormente, *E. dilemma* se consideraba una subespecie de *E. viridissima*, pero se ha demostrado genética y morfológicamente es otra especie y este clado se debe tratar como dos especies (Eltz *et al.*, 2011; Brand *et al.*, 2020). Ambas especies presentan

poblaciones simpátricas, teniendo área de traslape el sur–sureste de México y parte de Guatemala y Belice.

Euglossa dilemma Bembé & Eltz, 2011

Esta es una abeja con integumento verde metálico de aproximadamente 13 mm de longitud. Con registros de Estados Unidos (Skov & Wiley, 2005), México, Belice, Costa Rica, República Dominicana, Honduras, Panamá, Nicaragua y Haití (Brand et al., 2020). Sin embargo, los registros reportados en Estados Unidos y en República Dominicana se consideran de una introducción reciente (Skov & Wiley, 2005; Genaro et al., 2020) (Figura 7).

Euglossa viridissima Friese, 1899

Son abejas con integumento verde de aproximadamente 12 mm, con glosa más pequeña que el cuerpo (Roubik & Hanson, 2004). Se diferencian de *E. dilemma* por la forma de las almohadillas o penachos presentes en las tibias medias (Brand et al., 2020). Presentes principalmente en altitudes bajas y hasta 1,200 msnm. Se han registrado en México, El Salvador, Guatemala, Belice, Honduras y Panamá (Roubik & Hanson, 2004) (Figura 7).

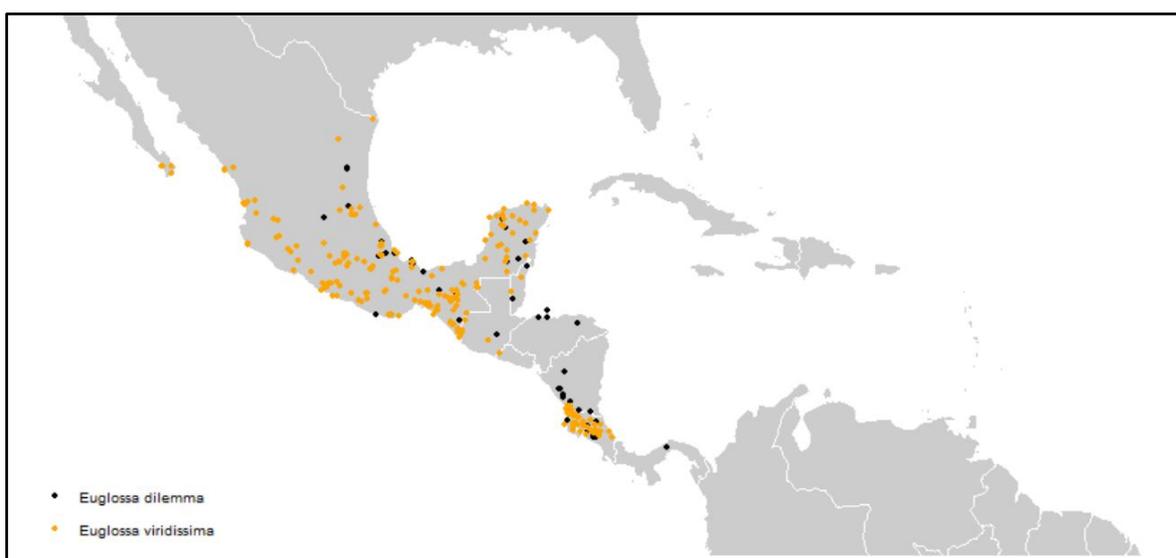


Figura 7. Registros de presencia de las especies *E. dilemma* (negro) y *E. viridissima* (naranja). En el caso de *E. dilemma* se omitieron los registros reportados para Estados Unidos debido a que es distribución no nativa.

Subgénero *Dasystilbe*

Son abejas grandes que miden aproximadamente 15 mm de longitud, presentan una coloración verde metálico con iridiscencia azul o bronce. Su cuerpo está cubierto de sedas largas y densas, especialmente en los costados (Hinojosa–Díaz, Melo & Engel, 2011). Los machos presentan una mandíbula bidentada, mientras que las hembras una tridentada (Hinojosa–Díaz, Melo & Engel, 2011). El subgénero sólo cuenta con dos especies: *E. obrima* y *E. villosa*:

Euglossa obrima Hinojosa–Díaz, Melo & Engel, 2011

Es una abeja de tamaño mediano (12.30 a 14.67 mm), en general su cuerpo es de color verde metálico brillante con una tonalidad bronceada (Hinojosa–Díaz, Melo & Engel, 2011). Se distribuye en México y Guatemala (Figura 8). Principalmente se encuentra en ambientes húmedos y en tierras bajas o medias, hasta 1600 msnm (Hinojosa–Díaz, Melo & Engel, 2011).

Euglossa villosa Moure, 1968

Sólo se conocen a los machos, que presentan un cuerpo verde metálico con notable iridiscencia bronceada (Hinojosa–Díaz, Melo & Engel, 2011). Únicamente se han encontrado registros en Panamá y Costa Rica (Hinojosa–Díaz, Melo & Engel, 2011) (Figura 8).



Figura 8. Registros de presencia de las especies *E. obrima* (café) y *E. villosa* (verde).

Subgénero *Eurhytisma* (antes *Glossurella*)

El subgénero *Eurhytisma* es considerado un grupo parafilético, sin embargo, la relación de especies hermanas entre *E. obtusa* y *E. dodsoni* se ha mantenido a lo largo de las filogenias realizadas del género (Ramírez *et al.*, 2010; Ghassemi-Khademi, 2018), mientras que *E. williamsi* no ha sido considerada en la metodología de las filogenias del género, no obstante, en el artículo donde se describe la especie (Hinojosa-Díaz & Engel, 2011b), se señala que ésta muy probablemente conforma un grupo monofilético junto con *E. obtusa* y *E. dodsoni* al presentar estructuras morfológicas similares, como la presencia de la mancha preomalar (en el mesepisterno) compartida entre las tres especies. Partiendo de esta idea, Engel (2021) une a estas tres especies en un nuevo subgénero llamado *Eurhytisma*. Lamentablemente, debido a la falta de registros de la especie *E. williamsi*, se decidió omitirla del presente estudio.

Euglossa obtusa Dressler, 1978

Presentan un cuerpo verde metálico, miden 10 mm de largo (Roubik & Hanson, 2004; Hinojosa-Díaz & Engel, 2011b). Se han encontrado registros en México (Chiapas, Quintana Roo, Veracruz) y Belice (Figura 9); principalmente en tierras bajas (Roubik & Hanson, 2004; Hinojosa-Díaz & Engel, 2011b).

Euglossa dodsoni Moure, 1965

Tienen cuerpo rojizo, miden 10 mm de largo; su lengua extendida alcanza los 18.7mm (Roubik & Hanson, 2004; Hinojosa-Díaz & Engel, 2011b). Se han encontrado registros en Honduras, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia y Ecuador, (Figura 9), principalmente en tierras bajas de hasta 800 msnm (Roubik & Hanson, 2004; Hinojosa-Díaz & Engel, 2011b).

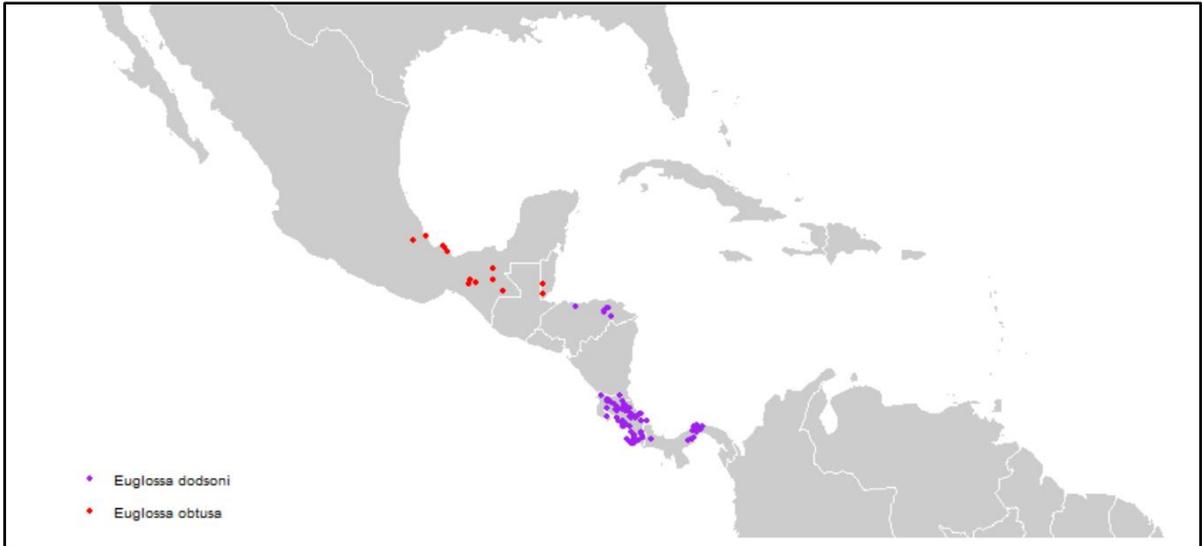


Figura 9. Registros obtenidos de presencia para las especies *E. dodsoni* (morado) y *E. obtusa* (rojo).

Metodología

Se utilizarán seis especies del género *Euglossa* pertenecientes a tres subgéneros:

- *Euglossa* s st. (*E. dilemma* + *E. viridissima*)
- *Dasystilbe* (*E. obrima* + *E. villosa*)
- *Eurhytisma* (*E. obtusa* + *E. dodsoni*)

Bases de datos de las especies

Los registros de distribución de los ejemplares de especies incluidos en este estudio (Cuadro 1) se obtuvieron a través de las siguientes bases de datos:

- Colección Nacional de Insectos del Instituto de Biología de la UNAM (CNIN).
- Colección de abejas de ECOSUR San Cristóbal, únicamente se obtuvieron datos para *E. obrima*.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (CONABIO), sólo se obtuvieron datos de las especies presentes en México (*E. dilemma*, *E. viridissima*, *E. obtusa*, *E. obrima*) (CONABIO, 2021).
- Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2021a, b, c, d, e, f)
- Discover Life (Ascher & Pickering, 2018).

En la depuración de los datos se eliminaron los registros duplicados, compartidos en las bases de datos. Los registros que lo requerían fueron georreferenciados usando Google Earth (2021), y fueron omitidos del análisis los registros donde se tenían datos incompletos o dudosos o sólo se contaban con el estado. Los registros en Discover Life (Ascher & Pickering, 2018) sólo con el país o estado, y una coordenada de dos dígitos, también fueron omitidos.

Para el subgénero *Dasystilbe*, se corrigió la determinación de las especies presentes en las bases de datos “Global Biodiversity Information Facility” (www.gbif.org) y de la Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (CONABIO), ya que, de acuerdo Hinojosa–Díaz & Engel, 2011(b), los registros de México y Guatemala corresponden a la especie *E. obrima* y no a *E. villosa*. En el caso de *E. dilemma* se quitaron los registros reportados para

Estados Unidos de América, ya que no es su área de distribución nativa, sino que la especie fue introducida (Skov & Wiley, 2005; Genaro et al., 2020).

Cuadro 1. Registros de distribución de las especies de la tribu Euglossini. Se muestran los registros totales y los registros después de depurar la base de datos.

Subgénero	Especie	No. registros (total)	No. de registros (depurados)
<i>Euglossa</i>	<i>E. dilemma</i>	626	85
	<i>E. viridissima</i>	2828	339
<i>Dasystilbe</i>	<i>E. obrima</i>	134	51
	<i>E. villosa</i>	37	13
<i>Eurhytisma</i>	<i>E. obtusa</i>	61	15
	<i>E. dodsoni</i>	1514	121

Posteriormente, a través de Wallace (Kass *et al.*, 2018) se eliminaron los registros duplicados dentro del mismo píxel (Cuadro 2).

Cuadro 2. Registros de las especies que fueron depurados a manos, los registros que se encontraban en la misma celda y registros utilizados para la realizar el modelado

Subgénero	Especie	No. registros depurados a mano	No. de registros en la misma celda	Total, de registros para el análisis
<i>Euglossa</i>	<i>E. dilemma</i>	85	8	76
	<i>E. viridissima</i>	339	90	249
<i>Dasystilbe</i>	<i>E. obrima</i>	51	10	41
	<i>E. villosa</i>	13	4	9
<i>Eurhytisma</i>	<i>E. obtusa</i>	15	1	14
	<i>E. dodsoni</i>	121	26	95

Partición de los datos en el modelado

Se utilizaron particiones no espaciales. Para las especies que tenían 50 registros o más, se utilizó el 75% de los datos para entrenamiento y 25% para validación. En las especies que se tenía menos de 20 registros (*E. villosa* y *E. obtusa*), se utilizó el procedimiento de Jackknife (Pearson *et al.* 2007), donde se generan k repeticiones, siendo k igual al número de localidades y en cada repetición se deja un punto de presencia distinto como validación; es decir, se hacen k validaciones y en cada repetición se verifica si se predijo el punto que quedó para la validación. Este método es recomendado para tamaños de muestra pequeños (Pearson *et al.* 2007, Shcheglovitova & Anderson, 2013).

Capas ambientales

Se obtuvieron las capas ambientales de precipitación y temperatura de la base de datos WorldClim 2.0 (Fick & Hijmans, 2017). Estas capas son el promedio de los años 1970–2000. Para la humedad (mínima, media y máxima), las capas se obtuvieron de MERRAclim (Vega *et al.*, 2018) del año 2000. En ambos casos, se utilizaron capas con una resolución de 2.5 minutos de arco (Cuadro 3).

Cuadro 3. Capas ambientales (Bio) obtenidas en diferentes bases de datos.

Clave	Capa	Unidades	Origen
Bio 1	Temperatura media anual	°C * 10	WorldClim
Bio 2	Rango diurno medio [media mensual* (temp. máx. – temp. min.)]	°C * 10	WorldClim
Bio 3	Isotermalidad [(BIO2 / BIO7) (100)]	°C * 10	WorldClim
Bio 4	Estacionalidad de la temperatura [desv. estándar*100]	°C * 10	WorldClim
Bio 5	Temperatura máxima del mes más cálido	°C * 10	WorldClim
Bio 6	Temperatura mínima del mes más frío	°C * 10	WorldClim
Bio 7	Rango anual de temperatura [Bio 5–Bio 6]	°C * 10	WorldClim
Bio 8	Temperatura media del trimestre más cálido	°C * 10	WorldClim
Bio 9	Temperatura media del trimestre más frío	°C * 10	WorldClim

Cuadro 3. (cont.)

Clave	Capa	Unidades	Origen
Bio 10	Precipitación anual	mm	WorldClim
Bio 11	Precipitación del mes más húmedo	mm	WorldClim
Bio 12	Precipitación del mes más seco	mm	WorldClim
Bio 13	Estacionalidad de la precipitación [coef. de variación]	mm	WorldClim
Bio 14	Precipitación del trimestre más húmedo	mm	WorldClim
Bio 15	Precipitación del trimestre más seco	mm	WorldClim
Bio 16	Humedad específica máxima anual	kg de agua/ kg de aire	MERRAclim
Bio 17	Humedad específica máxima del mes más húmedo	kg de agua/ kg de aire	MERRAclim
Bio 18	Humedad específica máxima del mes menos húmedo	kg de agua/ kg de aire	MERRAclim
Bio 19	Estacionalidad de la humedad específica máxima [coef. var.]	kg de agua/ kg de aire	MERRAclim
Bio 20	Humedad específica máxima del trimestre más húmedo	kg de agua/ kg de aire	MERRAclim
Bio 21	Humedad específica máxima del trimestre menos húmedo	kg de agua/ kg de aire	MERRAclim
Bio 22	Humedad específica media anual	kg de agua/ kg de aire	MERRAclim
Bio 23	Humedad específica media del mes más húmedo	kg de agua/ kg de aire	MERRAclim
Bio 24	Humedad específica media del mes menos húmedo	kg de agua/ kg de aire	MERRAclim
Bio 25	Estacionalidad de la humedad específica media [coef. var.]	kg de agua/ kg de aire	MERRAclim
Bio 26	Humedad específica media del trimestre más húmedo	kg de agua/ kg de aire	MERRAclim
Bio 27	Humedad específica media del trimestre menos húmedo	kg de agua/ kg de aire	MERRAclim
Bio 28	Humedad específica mínima anual	kg de agua/ kg de aire	MERRAclim
Bio 29	Humedad específica mínima del mes más húmedo	kg de agua/ kg de aire	MERRAclim
Bio 30	Humedad específica mínima del mes menos húmedo	kg de agua/ kg de aire	MERRAclim
Bio 31	Estacionalidad de la humedad específica mínima [coef. var.]	kg de agua/ kg de aire	MERRAclim
Bio 32	Humedad específica mínima del trimestre más húmedo	kg de agua/ kg de aire	MERRAclim
Bio 33	Humedad específica mínima del trimestre menos húmedo	kg de agua/ kg de aire	MERRAclim

Modelado de nicho

Selección de variables

Para reducir el número de variables y obtener un mejor modelo, se realizó una selección de variables a través del coeficiente de correlación de Pearson (mayor a 0.75 o inferior a -0.75), ya que fue el valor al cual la mayor parte de las variables se mantenía constantes entre las especies.

Configuración del modelo

Para la realización del modelo de nicho por especies se utilizó el algoritmo MAXENT (Phillips *et al.*, 2006) a través de la plataforma Wallace (Kass *et al.*, 2018).

La delimitación del área de estudio fue a través de un rectángulo, cuyos vértices eran las coordenadas extremas en las cuatro direcciones cardinales más un grado ($\sim 111,1$ Km) de amortiguamiento. Por defecto, para los datos de fondo se utilizaron 20,000 puntos aleatorios, únicamente para dos especies se utilizaron todos sus puntos de fondo, ya que eran menos de los que había por defecto (*E. villosa*: 6,531; *E. dodsoni*: 17,108).

La conversión de las variables ("features classes" de acuerdo con Maxent) que ofrece la plataforma de Wallace son: lineal [L], lineal–cuadrático [LQ], bisagra [H], lineal–cuadrático–bisagra [LQH] y lineal–cuadrático–bisagra–producto [LQHP]), las cuales fueron seleccionadas dependiendo de la cantidad de registros que se tenían para cada especie. Para la selección del factor de regularización, se seleccionó 0.5 a 2 con saltos de 0.5 entre cada valor.

Evaluación del modelo

La evaluación del modelo se realizó a través de la plataforma de Wallace, la cual utiliza los paquetes de R: ENMeval (Kass *et al.*, 2021) y dismo (Hijmans *et al.*, 2020). Wallace construye varios modelos con diferentes grados de complejidad, es decir, para las diferentes combinaciones de modelos y los diferentes factores

de regularización. Posteriormente, cuantifica su rendimiento, para finalmente darle al usuario un listado con algunas métricas de evaluación.

Selección del modelo

Del listado de métricas otorgado a través de Wallace, consideramos cinco que se muestran a continuación y están ordenados por la prioridad que le dimos a cada método:

- Área bajo la curva ($AUC_{Completo}$) de la curva ROC (Receiver Operating Characteristic) Completo (Hanley & McNeil, 1982), es decir, se calcula usando todas las localidades de ocurrencia que se usaron para la calibración del modelo.
- Área bajo la curva por iteración (AUC_{it}), donde se calcula un AUC con los datos de validación para cada iteración cruzada, es decir, para una separación de los datos 75% para entrenamiento y 25% para validación. Se generaron cuatro grupos de 25%; en una iteración inicial tomó al grupo 1 como de validación y los otros tres de entrenamiento, en otra iteración tomó al grupo 2 de validación, y así sucesivamente.
- Diferencia de AUC_{dif} , la cual obtiene una diferencia entre el AUC de entrenamiento y el AUC para cada iteración de validación cruzada. Una diferencia de AUC más alta debería indicar un mayor sobreajuste del modelo.
- Tasa de omisión (OR), se usa para evaluar la capacidad de un clasificador binario para predecir localidades validación. En este caso utilizamos un valor umbral para binarias los modelos de Maxent correspondiente al 10 percentil de los datos de entrenamiento, es decir, se permitió que el 10% de los datos de entrenamiento con menor valor de idoneidad quedaran fuera de la predicción, considerando posibles errores de georreferenciación en las bases de datos. Un OR de 0 indica que ninguna localidad queda fuera de la predicción, mientras que un OR de 1 indica que todas lo hacen.
- El criterio de información de Akaike (AIC):

$$AIC = 2k - 2\ln(L)$$

Donde k = No. de parámetros del modelo; $\ln(L)$ = Logaritmo natural de la probabilidad del modelo

Salida de la predicción

Una vez realizada la selección del modelo óptimo, el formato de salida de los mapas obtenidos fue a través del formato logístico.

Similitud de los nichos ecológicos entre las especies hermanas

De acuerdo con la hipótesis del conservadurismo filogenético del nicho (Wiens & Donoghue, 2004; Wiens & Graham, 2005), las especies más cercanamente emparentadas tenderían a tener nichos más similares que las especies filogenéticamente más lejanas. Para probar esta hipótesis, realizamos pruebas de comparación de nichos entre especies hermanas y más lejanamente emparentadas. Para ello, se utilizó la plataforma Wallace (Kass *et al.*, 2018), que utiliza la definición hutchinsoniana del nicho (un hipervolumen n-dimensional donde una especie puede persistir y reproducirse en un espacio definido por gradientes ambientales no agotables (Hutchinson 1957)). La selección de la región de estudio se hizo a través de un buffer de 0.5 grados (55.55 km) alrededor de los puntos de ocurrencia.

Análisis de Componentes Principales

Para reducir la dimensionalidad del espacio ambiental original, se realizó un análisis de componentes principales (PCA) en la plataforma Wallace (Kass *et al.*, 2018), por medio de la paquetería *ade4* (Dray & Dufour, 2007; Bougeard & Dray, 2018; Chessel *et al.*, 2004; Dray *et al.*, 2007; Thioulouse *et al.*, 2018) en el programa R (R Core Team, 2020). Inicialmente se utilizaron las 21 variables ambientales (Cuadro 2) obtenidas a través del coeficiente de correlación, y se realizó un Análisis de Componentes por cada par de comparaciones, obteniendo un total de 15 análisis de componentes principales por pares de especies a comparar. En todos los análisis se utilizaron los dos primeros componentes.

Densidad de ocurrencia

Se calculó la densidad de ocurrencia de la especie, tomando los dos primeros componentes del PCA, la cual estima la densidad de cada píxel utilizando un enfoque de densidad de kernel, por medio del paquete “ecospat” (Broennimann *et al.*, 2021) en el programa R (R Core Team, 2020) a través de la plataforma Wallace.

Análisis de similitud de nicho

Para comparar los nichos se utilizó la métrica D (Schoener 1968) del paquete “ecospat” (Broennimann *et al.*, 2021) en el programa R (R Core Team, 2020) a través de Wallace, por lo cual solo se comparó la similitud entre los nichos. La métrica D de Schoener obtiene valores entre 0 y 1; valores cercanos a 1 significan que las condiciones ambientales disponibles para ambas especies son muy similares, mientras que valores cercanos a 0, significan que las condiciones ambientales para ambas especies son distintas. Por tanto, la métrica D depende de la definición de la región de estudio. También se realizó una prueba de similitud de nicho en el espacio ambiental para saber si el solapamiento calculado era mayor o menor que lo esperado por la aleatoriedad de los datos. Si el traslape observado es superior al 95% ($p < 0.05$) del simulado, podemos considerar que las dos especies son más similares que lo esperado por azar.

Resultados

Variables seleccionadas

Para este análisis de especies de *Euglossa* la selección de variables a través del coeficiente de correlación de Pearson (con correlación superior a $|0.75|$), fue coherente entre las especies utilizadas en este trabajo, debido a que la mayoría de las variables seleccionadas fueron constantes entre las seis especies. Las variables seleccionadas contemplaban, en su mayoría, medidas anuales, y no únicamente de fracciones del año; las variables que siguieron este patrón fueron: la precipitación, temperatura y humedad, las cuales, en la literatura (Roubik & Hanson, 2004) son consideradas variables importantes para la presencia de abejas y actividad de éstas, debido a que favorecen la presencia de recursos florales.

De las 33 variables obtenidas a través de WorldClim y MERRA, se seleccionaron entre 7 y 17 variables para realizar los modelos de distribución potencial de las especies estudiadas. En el Cuadro 4 se muestran las variables seleccionadas por especies y la cantidad total de variables que se utilizaron para cada modelo:

Cuadro 4. Variables seleccionadas. El cuadro en gris representa que la variable (bio) está presente para la esta especie en cuestión, mientras que los cuadros blancos que no está presente. Para el cuadro se omitieron las variables (bio) que no estuvieron presentes en alguna especie.

Especie	Bio 1	Bio 2	Bio 3	Bio 4	Bio 5	Bio 6	Bio 7	Bio 8	Bio 9	Bio 10	Bio 11	Bio 12	Bio 13	Bio 14	Bio 15	Bio 16	Bio 19	Bio 22	Bio 25	Bio 28	Bio 30	Total de capas
<i>E. dilemma</i>	■	■	■							■		■						■	■			7
<i>E. viridissima</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■			■	■			17
<i>E. obrima</i>	■	■	■				■			■		■						■	■			8
<i>E. villosa</i>	■		■	■						■						■	■				■	7
<i>E. dodsoni</i>	■	■	■							■	■	■					■	■	■		■	10
<i>E. obtusa</i>	■		■	■						■			■				■	■				7

Modelado de nicho y curvas de respuesta

De los modelos obtenidos a través de la plataforma Wallace, se seleccionaron aquellos que fueran los más parsimoniosos de acuerdo con el criterio de información de Akaike (AIC), ya que era el que contemplaba altos valores de área bajo la curva (AUC) de una gráfica de característica operativa del receptor (ROC), y valores bajos de omisión (OR) en comparación con los demás modelos elaborados (Cuadro 5). Su valor e interpretación, se discutirá más adelante por especie.

Cuadro 5. Los modelos seleccionados y su medida de evaluación.

Subgénero	Especie	Modelo seleccionado	AUC	AUC _{it}	AUC _{dif}	OR
<i>Euglossa</i>	<i>E. dilemma</i>	LQH 1.5	0.752	0.693	0.062	0.141
	<i>E. viridissima</i>	LQHP 1.5	0.837	0.789	0.052	0.15
<i>Dasystilbe</i>	<i>E. obrima</i>	H 2	0.891	0.835	0.067	0.17
	<i>E. villosa</i>	L 2	0.836	0.813	0.14	0.222
<i>Eurhytisma</i>	<i>E. obtusa</i>	L 1	0.669	0.6603	0.062	0.23
	<i>E. dodsoni</i>	LQHP 1.5	0.922	0.886	0.039	0.128

Subgénero *Euglossa*

Euglossa dilemma

Su valor de la AUC_{Completo} fue de 0.752, mientras que el AUC_{it} (por iteración) fue de 0.693. El valor de AUC_{dif} (diferencia) fue de 0.062, lo que nos dice que el modelo no es sobreajustado, por lo que la validación para los datos de prueba fue bastante precisa. Se obtuvo un valor de 0.141 para la tasa de omisión, lo que nos indica que 14% de los datos quedaron fuera de la predicción. A continuación, se muestra el mapa generado a partir del modelo seleccionado:

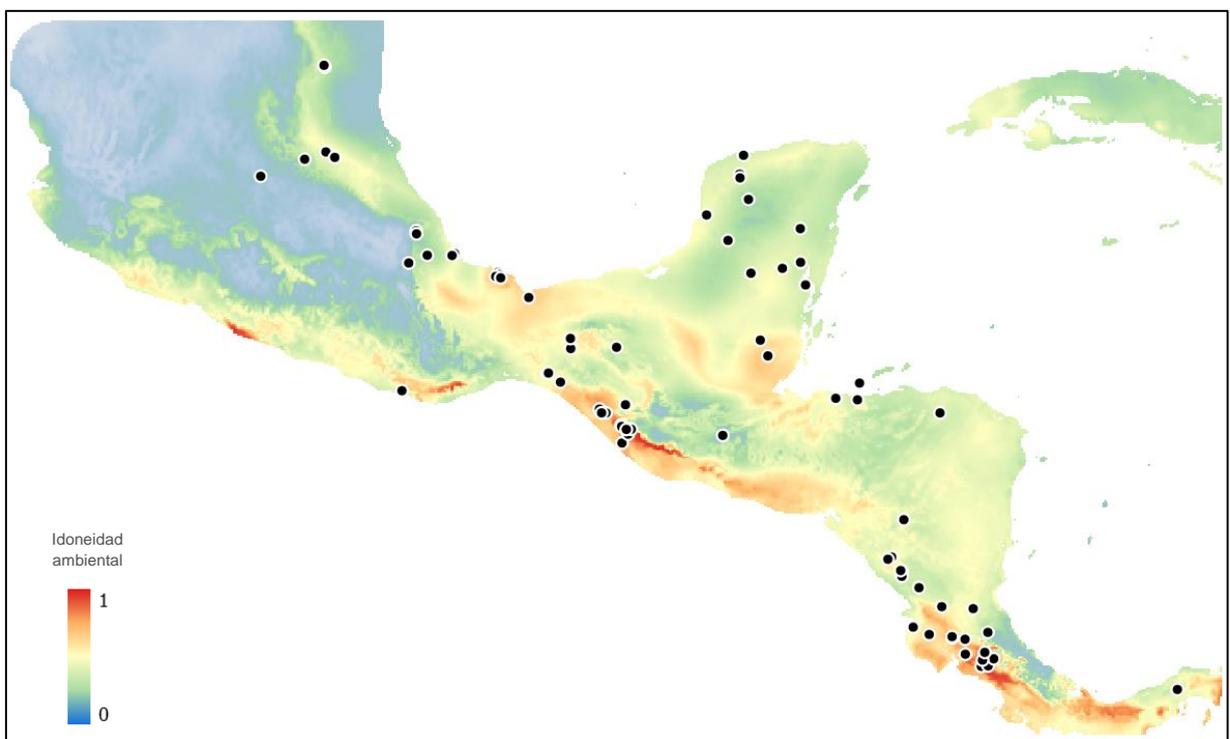


Figura 10. Mapa obtenido para *E. dilemma*. Los colores cálidos representan 0.5–1 de idoneidad ambiental de la especie, mientras que los colores fríos representan menos del 0.5 de idoneidad ambiental de la especie. Se observa que la mayor idoneidad ambiental se encuentra en el en el Oeste de México, Oeste de Guatemala, gran parte de el Salvador, Oeste de Costa Rica y en Panamá.

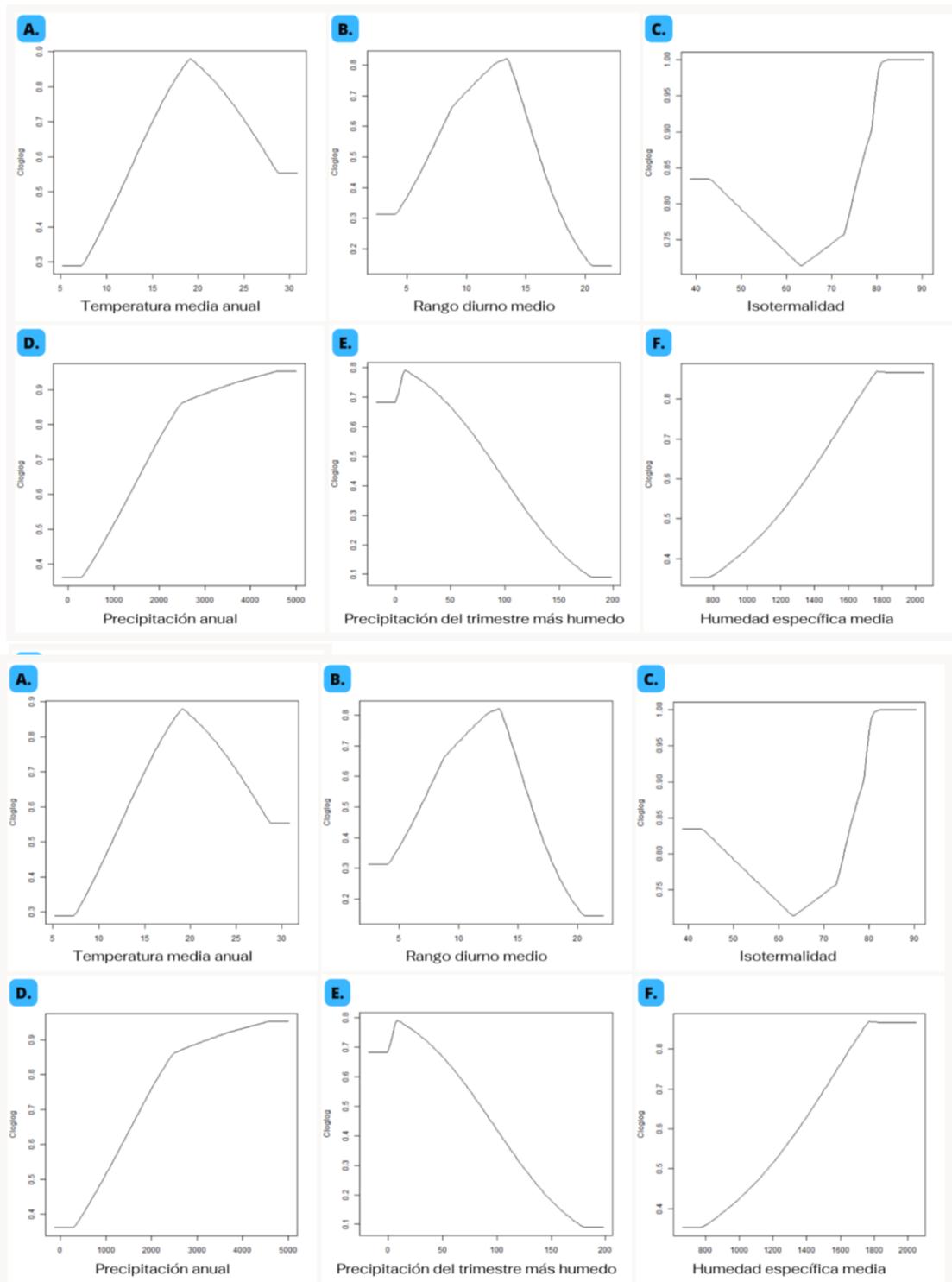


Figura 11. Curvas de respuesta de las variables que más contribuyen en el modelo final realizado para *E. dilemma*. En estas gráficas se analiza cómo responden cada una de las variables teniendo en cuenta el efecto que determinan sus diferentes valores (eje X) en la idoneidad ambiental de la especie (eje Y).

En cuanto a las variables utilizadas por el modelo seleccionado, sólo siete se consideraron de importancia; variables que anteriormente se mencionó importantes para la actividad de las abejas. En el caso de *E. dilemma*, la temperatura media anual (Figura 11A) donde existe mayor idoneidad ambiental de la especie oscila entre 15°C y los 25°C, siendo los 20°C la temperatura máxima. Para el rango diario (Figura 11B) de temperatura la mayor idoneidad ambiental de la especie es entre los 13°C–15°C. En cuanto a la isothermalidad (Figura 11C) la mayor probabilidad es al 80%, sin embargo, entre el 50% y 60% esta tiene su mayor decremento, es decir, que la especie tiene mayor idoneidad ambiental en temperaturas diarias que varían de manera similar a la temperatura anual.

La idoneidad ambiental respecto a la precipitación anual (Figura 11D) aumenta a partir aproximadamente a los 300–400 mm, alcanzando su máxima en los ~4500 mm. Y para la precipitación del trimestre más húmedo (Figura 11E) la mayor idoneidad ambiental de la especie fue entre 25–30 mm, decreciendo posteriormente.

La idoneidad ambiental respecto a la humedad específica media (Figura 11F) aumenta aproximadamente en los 800 (kg de agua/ kg de aire), alcanzando su máxima en aproximadamente los 1700 (kg de agua/ kg de aire).

Euglossa viridissima

El valor de la AUC_{Completo} fue de 0.837, mientras que el AUC_{it} fue de 0.789; por lo cual se trata de un buen modelo, los valores de AUC mejoran en cuanto al modelo anterior. El valor de AUC_{dif} fue de 0.052, es decir, el que modelo no está sobreajustado a pesar de la complejidad de este ya que contempla varios parámetros. La tasa de omisión tuvo un valor de 0.15. El mapa se muestra en la figura 12.

Las variables utilizadas por el modelo seleccionado fueron 17 las que se consideraron de importancia.

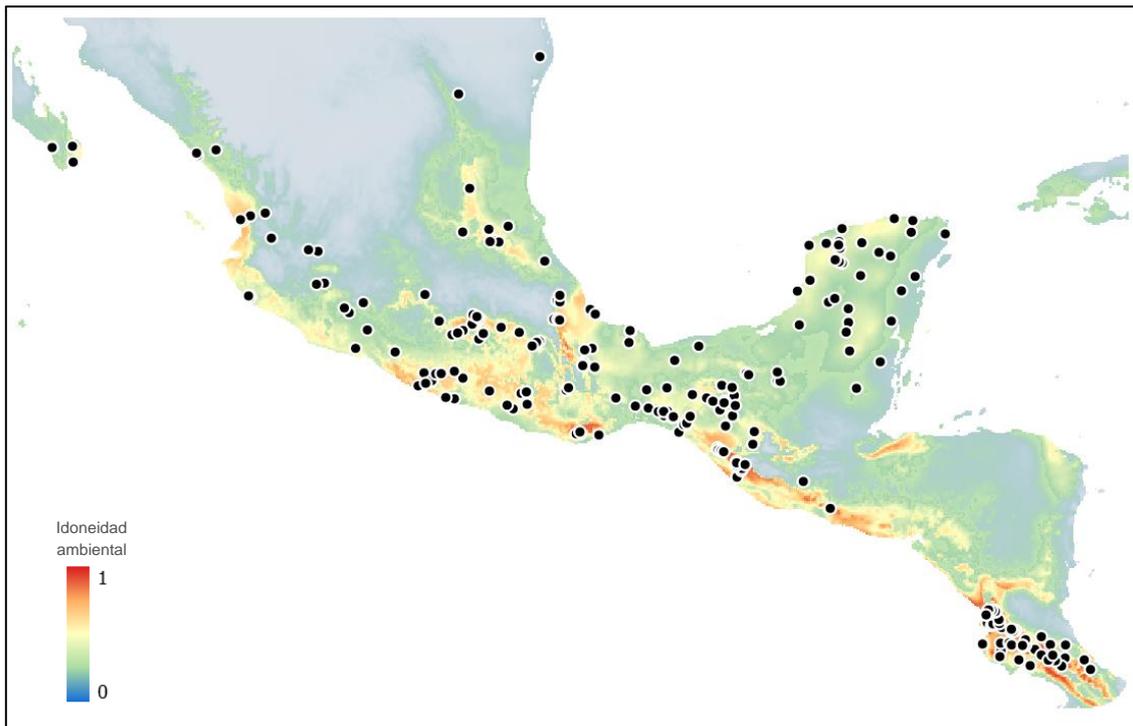


Figura 12. Mapa obtenido para *E. viridissima*. Los colores cálidos representan 0.5–1 de idoneidad ambiental de la especie, mientras que los colores fríos representan menos del 0.5 de idoneidad ambiental de la especie. Se observa que la mayor idoneidad ambiental en el Centro y Sur de México, al Oeste de Guatemala, al Oeste de El Salvador y al Norte de Costa Rica.

Para *E. viridissima* la temperatura media anual (Figura 13A) alcanza su máximo en los 5°C–7°C y posteriormente decrece la idoneidad ambiental de la especie, es decir, la especie tiene una idoneidad ambiental en climas fríos a comparación de su especie hermana *E. dilemma*. El rango diurno de temperatura (Figura 13B) o variación de temperatura a lo largo del día aumenta a partir de los 5°C y alcanza su máximo de idoneidad ambiental aproximadamente a los 18°C. La isothermalidad (Figura 13C), al igual que *E. dilemma*, la mayor es en el 80%, sin embargo, no existe decremento, sino que desde la mínima que es el 30% comienza a subir. La estacionalidad de la temperatura (Figura 13D) tiene un pico entre los poco antes de los 90, posteriormente, baja hasta la mínima en aproximadamente los 100 y vuelve a subir alcanzando una máxima aproximadamente en 300. En cuanto rango anual de temperatura (Figura 13G), en valores bajos (10°C), se alcanza la mayor probabilidad de presencia, esta

disminuye posterior y aproximadamente en el 20°C, está alcanza el valor más bajo de probabilidad de presencia.

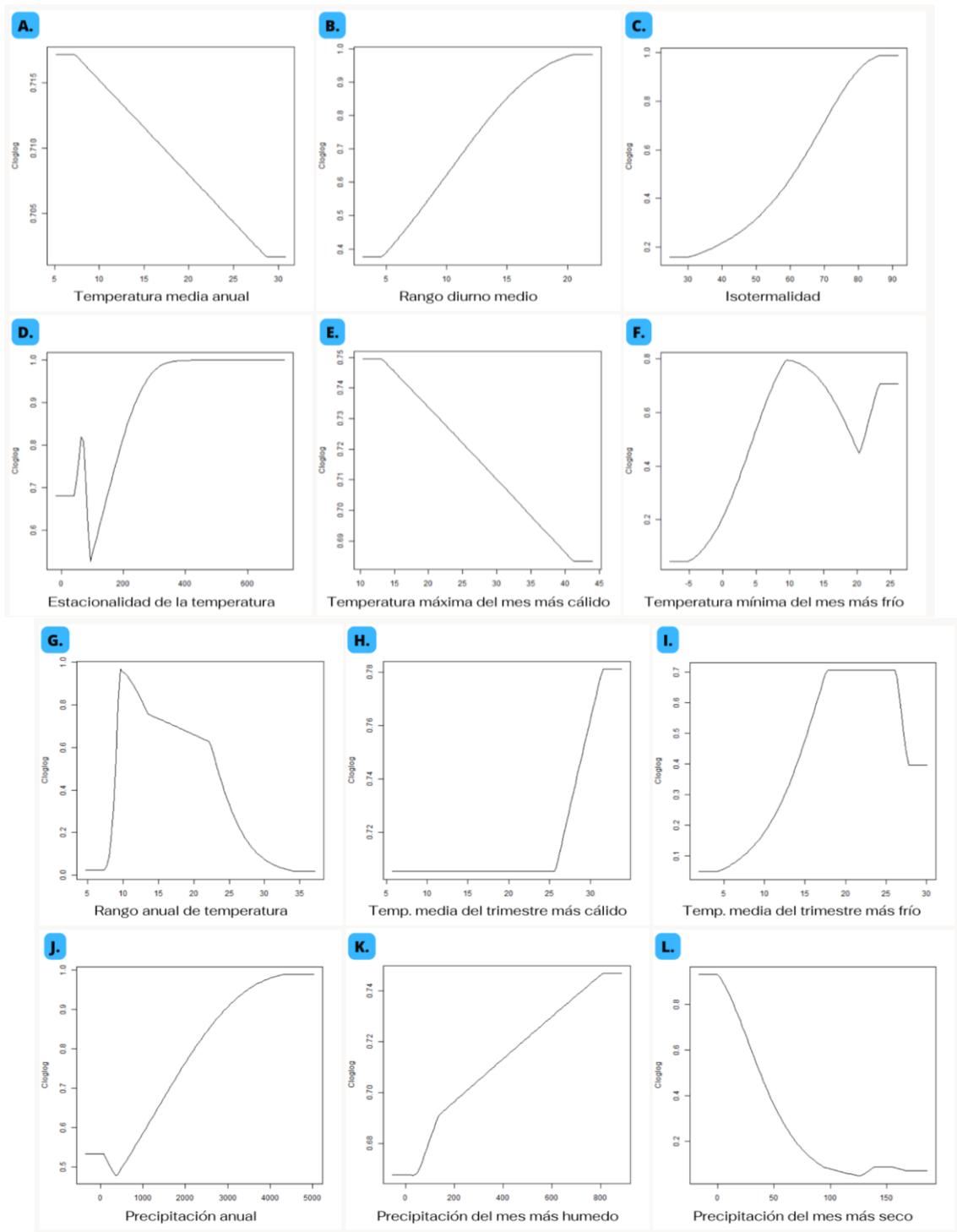


Figura 13. Curvas de respuesta de las variables que más contribuyen en el modelo final realizado para *E. viridissima*. En estas gráficas se analiza cómo responden cada una de las variables teniendo en cuenta el efecto que determinan sus diferentes valores (eje X) en la idoneidad ambiental de la especie (eje Y).

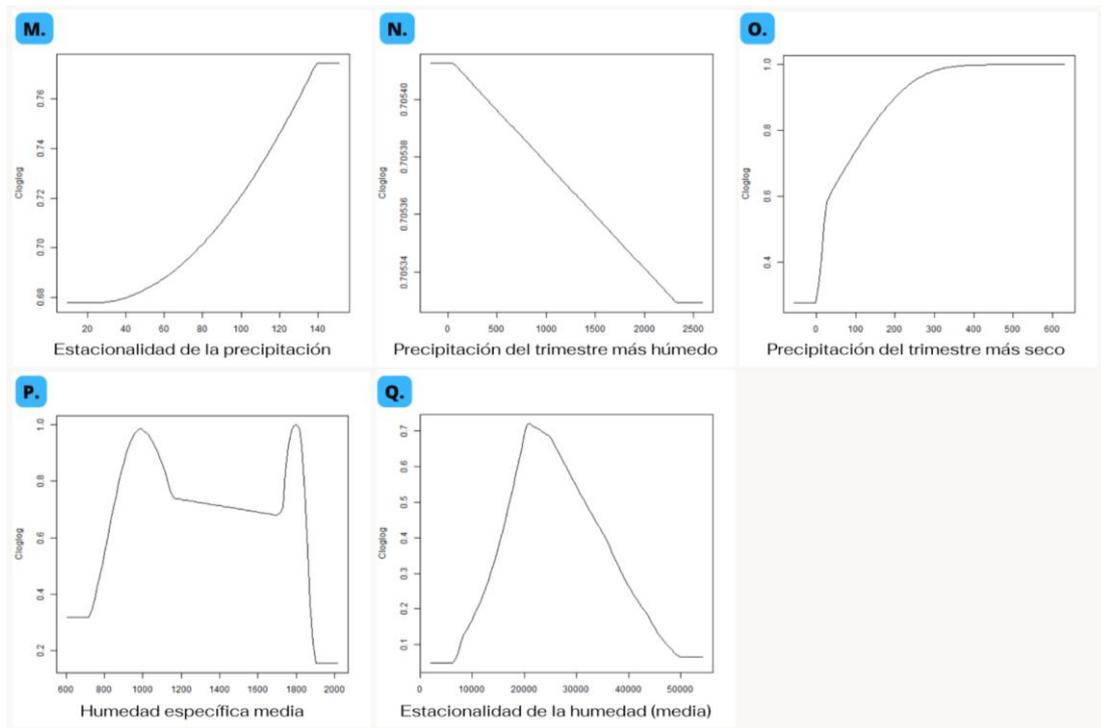


Figura 13. (cont.)

La idoneidad ambiental respecto a la precipitación anual (Figura 13J) aumenta a partir aproximadamente de los 400–500 mm, alcanzando su máxima aproximadamente en los 4500 mm, muy similar a *E. dilemma*. En cuanto a la estacionalidad de la precipitación (Figura 13M) suele existir mayor idoneidad ambiental en valores altos que en valores bajo y alcanza su máxima probabilidad en 140.

La idoneidad ambiental respecto a la humedad específica media (Figura 13P) presenta un comportamiento bimodal donde los picos se encuentran entre los 900–1000(kg de agua/ kg de aire) y en los 1800(kg de agua/ kg de aire), pero, entre esos picos no llega a decaer de manera tan abrupta.

Subgénero *Dasystilbe*

Euglossa obrima

Para esta especie el valor de AUC_{Completo} fue de 0.891, y el valor de AUC_{it} fue de 0.835; tratándose de un buen modelo de acuerdo con los valores de AUC. El valor de AUC_{dif} fue de 0.067, un modelo no sobreajustado, por lo que la validación para los datos de prueba fue precisa. Su valor de la tasa de omisión es de 0.17. A continuación, se muestra el mapa generado a partir del modelo seleccionado:

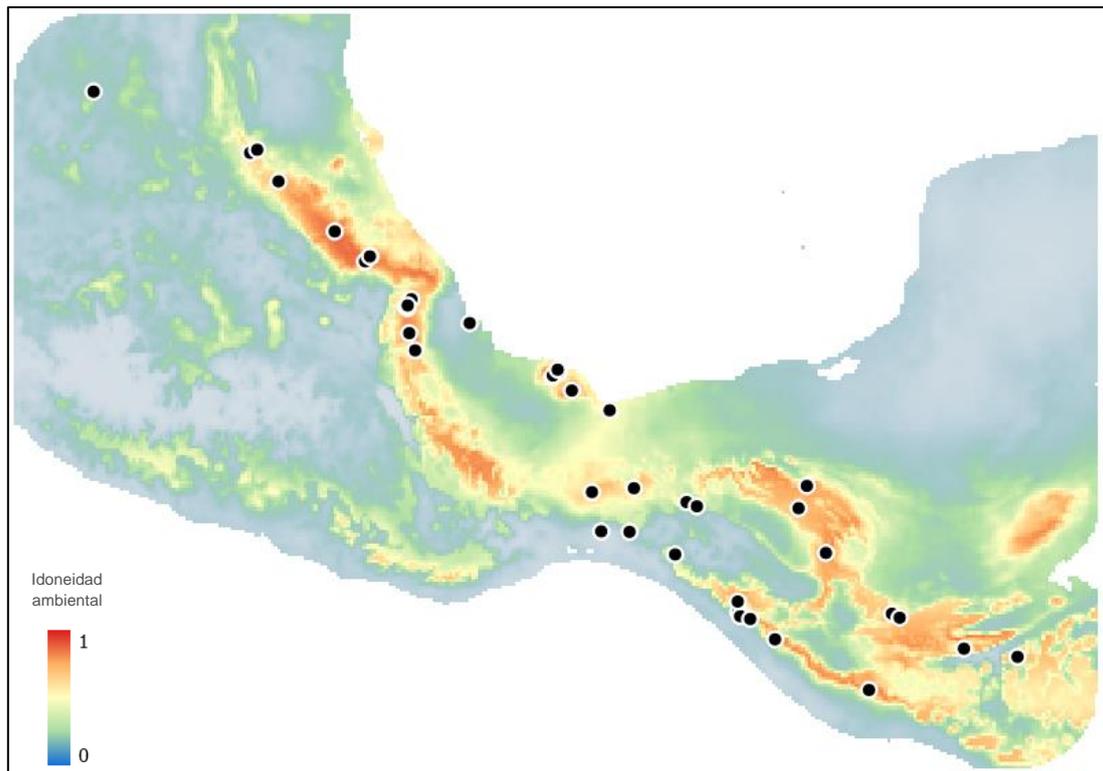


Figura 14. Mapa obtenido para *E. obrima*. Los colores cálidos representan 0.5–1 de idoneidad ambiental de la especie, mientras que los colores fríos representan menos del 0.5 de idoneidad ambiental de la especie. Se observa que la mayor idoneidad ambiental al Este de México, parte de Chiapas en México y al Oeste de Guatemala.

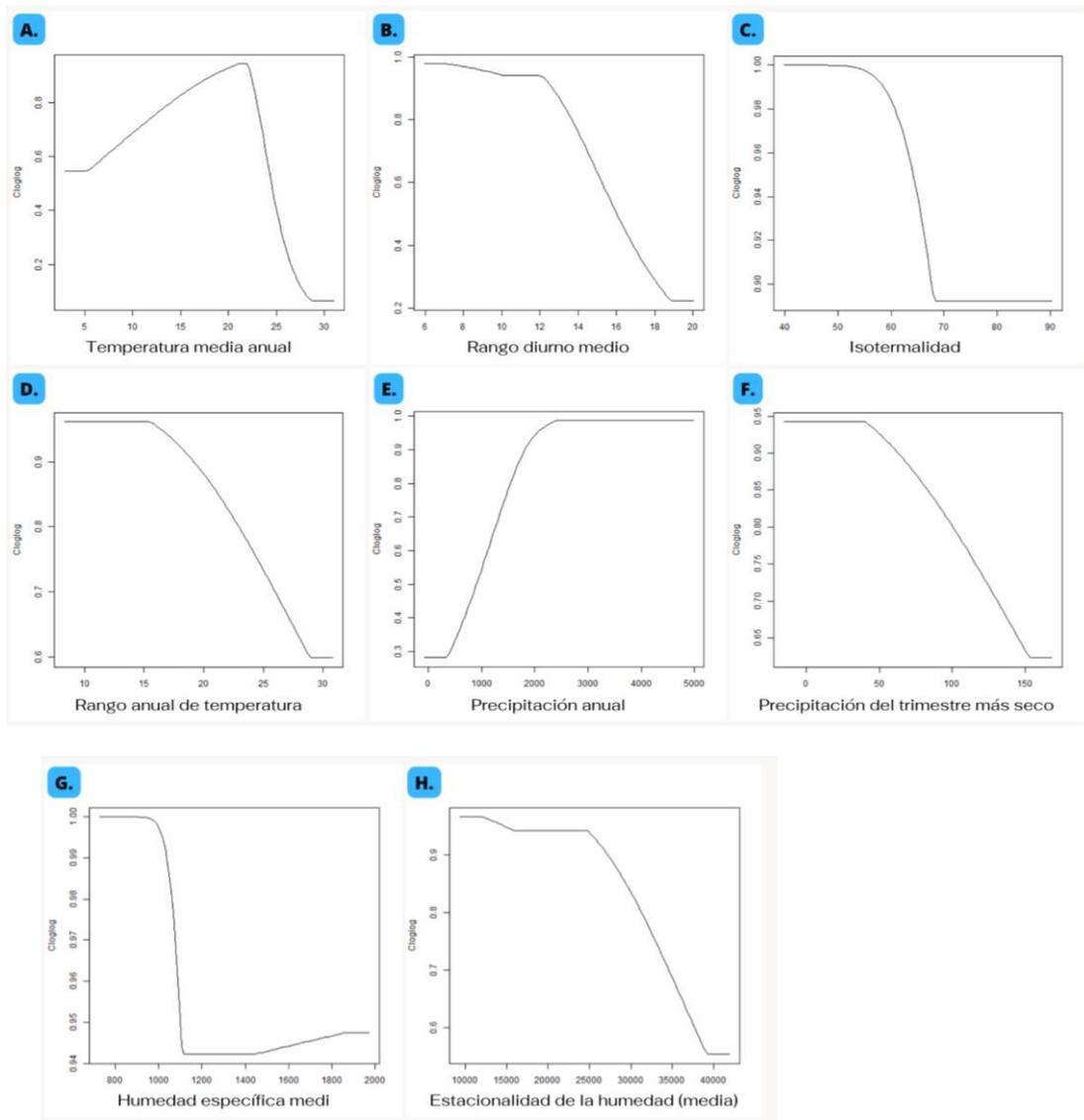


Figura 15. Curvas de respuesta de las variables que más contribuyen en el modelo final realizado para *E. obrima*. En estas gráficas se analiza cómo responden cada una de las variables teniendo en cuenta el efecto que determinan sus diferentes valores (eje X) en la idoneidad ambiental de la especie (eje Y).

Las variables utilizadas por el modelo seleccionado fueron ocho, dentro de las cuales cuatro son de temperatura, dos de precipitación y dos sobre humedad. En cuanto a las variables de temperatura se considera la temperatura media anual (Figura 15A), donde la mayor idoneidad ambiental de la especie es aproximadamente en los 20°C y con valores superiores a los 20°C la probabilidad disminuye de manera súbita. Otra de las variables sobre temperatura es el rango

diurno (Figura 15B), donde para valores pequeños la idoneidad ambiental de la especie es alta y para valores altos la idoneidad ambiental disminuye hasta ser nula. La isothermalidad (Figura 15C), alcanza su máxima idoneidad ambiental entre el 40% y 55% y posteriormente decrece hasta ser nula en el 70%. Y el rango anual de temperatura (Figura 15D), que en valores bajos hay más idoneidad ambiental (10°C–15°C) y en valores altos (25°C–30°C) menor probabilidad de presencia.

Para las variables relacionadas con la precipitación, tenemos como variable importante a la precipitación anual (Figura 15E) la cual aumenta a partir aproximadamente de los 300–400 mm, alcanzando su máxima en los 2000 mm.

Finalmente, las variables relacionadas con humedad, donde tenemos a la humedad específica media (Figura 15G), cuya máxima idoneidad ambiental es aproximadamente en los 800 (kg de agua/ kg de aire), disminuye de manera abrupta a los 1100 (kg de agua/ kg de aire), y sube levemente posteriormente. Y la variable estacionalidad de la humedad específica media (Figura 15 H), que en valores bajos tiende a alcanzar probabilidades altas de presencia de la especie y en valores muy altos la probabilidad disminuye hasta ser nula.

Euglossa villosa

Euglossa villosa, que contaba con pocos registros (9), obtuvo un valor de la AUC_{Completo} fue de 0.836, mientras que el AUC_{it} fue de 0.813. El valor de AUC_{dif} fue de 0.14, por lo cual hay un poco de sobreajuste en comparación a los modelos anteriores, sin embargo, esto podría estar afectado por la cantidad de datos con las que se realizó el modelo. Se obtuvo un valor de 0.222 para la tasa de omisión, lo que indica un modelo con baja capacidad predictiva, pero, al igual que con el AUC (diferencia), este valor probablemente está siendo afectado por la cantidad de datos disponibles. A continuación, se muestra el mapa generado a partir del modelo seleccionado:

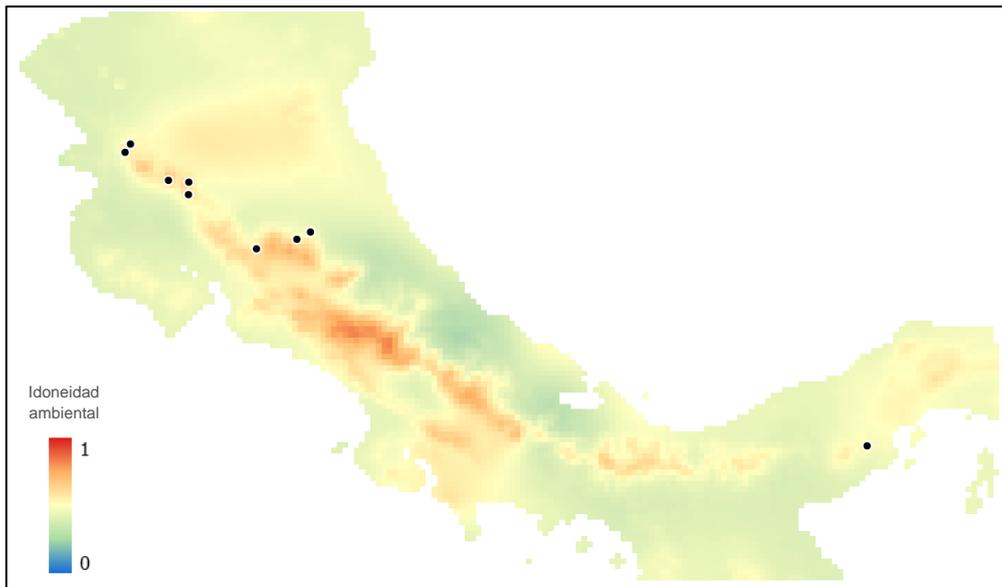


Figura 16. Mapa obtenido para *E. villosa*. Los colores cálidos representan 0.5–1 de idoneidad ambiental de la especie, mientras que los colores fríos representan menos del 0.5 de idoneidad ambiental de la especie. Se observa que la mayor idoneidad ambiental al Sur de Costa Rica y al Noroeste de Panamá.

Las variables utilizadas por el modelo seleccionado sólo fueron dos, una relacionada con temperatura y la segunda relacionada con humedad. En cuanto a la temperatura tenemos la temperatura media anual (Figura 17A), donde la mayor idoneidad ambiental de la especie es mayor en valores bajos y disminuye de manera gradual en los valores altos. Y en la variable relacionada con la humedad, se encuentra la humedad específica máxima (Figura 17B) la cual en valores bajos de humedad no hay poca idoneidad ambiental de la especie y esta aumenta conforme los valores de humedad también aumentan.

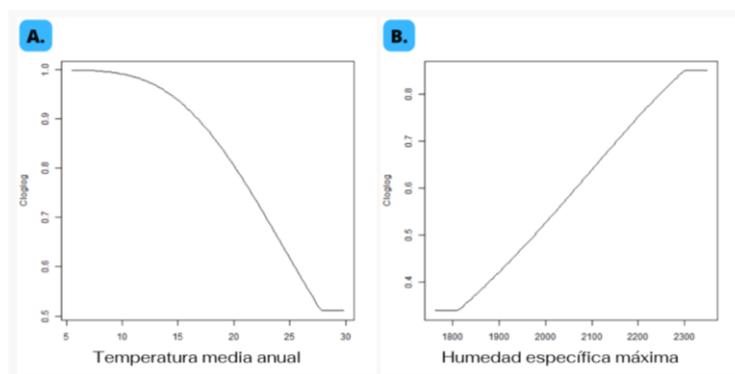


Figura 17. Curvas de respuesta de las variables que más contribuyen en el modelo final realizado para *E. villosa*. En estas gráficas se analiza cómo responden cada una de las variables teniendo en cuenta el efecto que determinan sus diferentes valores (eje X) en la idoneidad ambiental de la especie (eje Y).

Subgénero *Eurhytisma*

Euglossa obtusa

La segunda especie con pocos registros (14), tuvo un valor de AUC_{Completo} de 0.669, y el valor de AUC_{it} de 0.6603. El valor de AUC_{dif} fue de 0.062, lo que nos dice que el modelo no es ajustado. Se obtuvo un valor de 0.23 para la tasa de omisión, lo que lo convierte en un modelo poco predictivo. A continuación, se muestra el mapa generado a partir del modelo seleccionado:

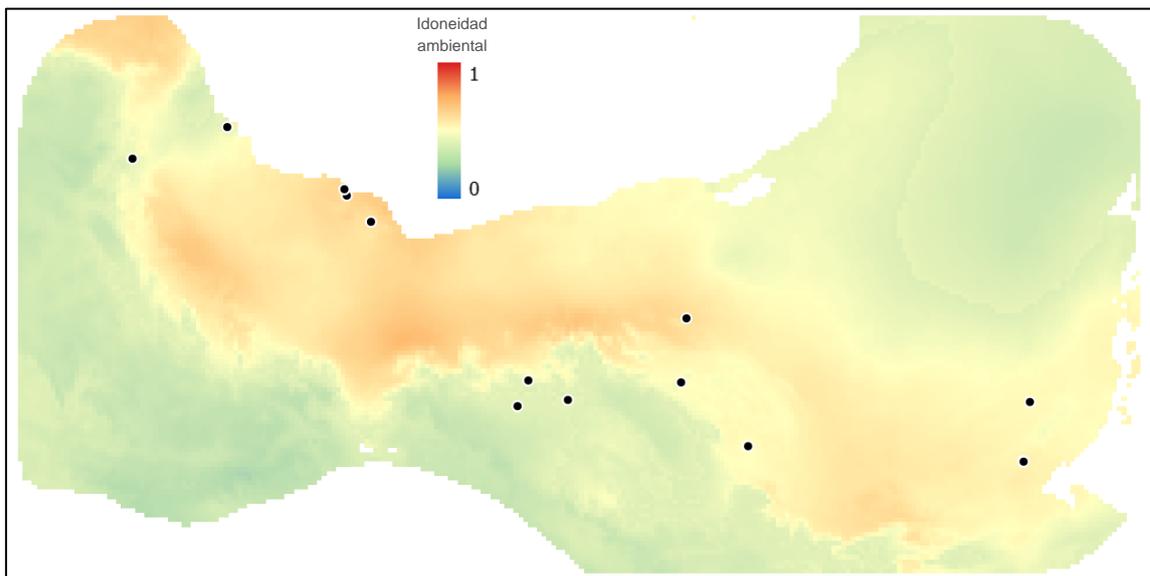


Figura 18. Mapa obtenido para *E. obtusa*. Los colores cálidos representan 0.5–1 de idoneidad ambiental de la especie, mientras que los colores fríos representan menos del 0.5 de idoneidad ambiental de la especie. Se observa que la mayor idoneidad ambiental al Sureste de México, parte de Guatemala y parte de Belice.

El modelo seleccionado sólo utilizó dos variables, consideradas de importancia por el mismo modelo. Estas variables contemplan temperatura y precipitación. La isothermalidad (Figura 19A), que en valores bajos se presenta la mayor probabilidad de presencia, teniendo un máximo en el 50%, posteriormente disminuye de manera lineal hasta alcanzar su mínima un poco más del 80%. Y la idoneidad ambiental respecto a la precipitación anual (Figura 19D) es mayor en valores altos de precipitación y menor en valores bajos de precipitación, y se alcanza la máxima probabilidad aproximadamente en los 4500 mm.

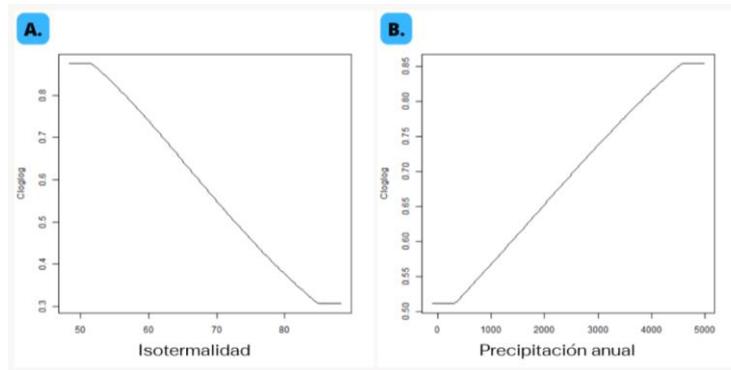


Figura 19. Curvas de respuesta de las variables que más contribuyen en el modelo final realizado para *E. obtusa*. En estas gráficas se analiza cómo responden cada una de las variables teniendo en cuenta el efecto que determinan sus diferentes valores (eje X) en la idoneidad ambiental de la especie (eje Y).

Euglossa dodsoni

Su valor de la AUC_{Completo} fue de 0.922, mientras que el AUC_{it} fue de 0.886. El valor de AUC_{dif} fue de 0.039, es decir, no está sobreajustado y la validación para los datos de prueba fue bastante precisa. La tasa de omisión fue de 0.128; de todos los modelos fue el que se tuvo menor tasa de omisión, es decir, el modelo que contempla la mayoría de los registros. A continuación, se muestra el mapa generado a partir del modelo seleccionado:

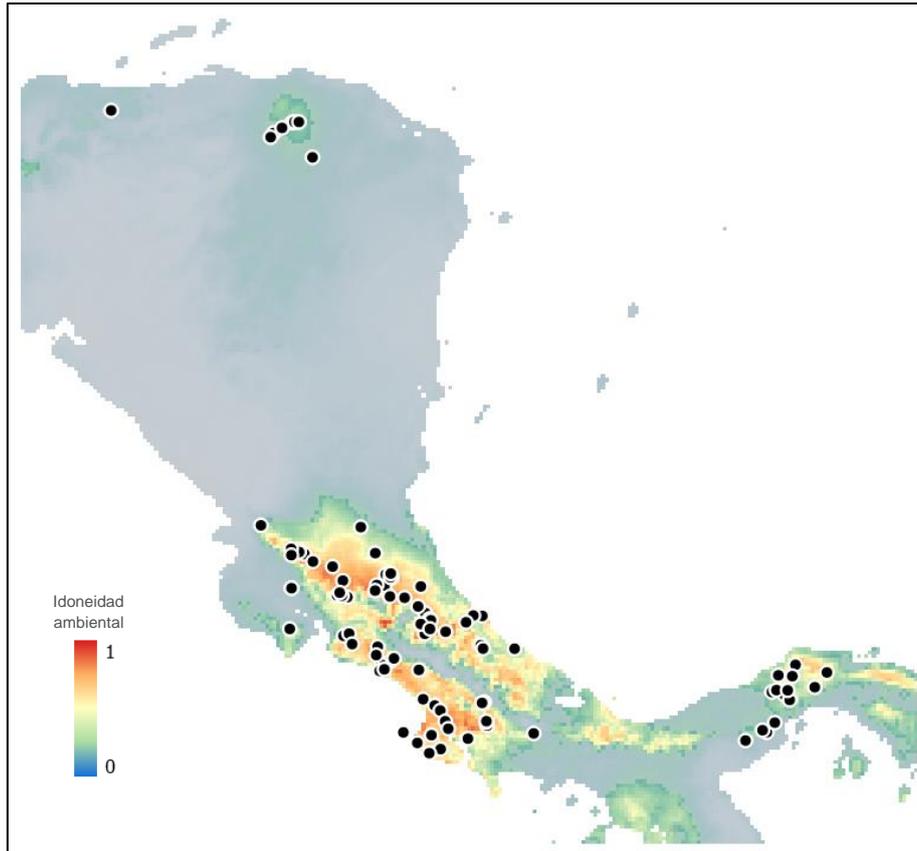


Figura 20. Mapa obtenido para *E. dodsoni*. Los colores cálidos representan 0.5–1 de idoneidad ambiental de la especie, mientras que los colores fríos representan menos del 0.5 de idoneidad ambiental de la especie. Se observa que la mayor idoneidad ambiental en Costa Rica y Norte-Centro de Panamá, además de observarse un grupo aislado en el Noreste de Honduras.

Las variables utilizadas por el modelo seleccionado fueron 10, que contemplan temperatura, precipitación y humedad. Las variables relacionadas con temperatura más importantes fueron: Temperatura media anual (Figura 21A) que en valores bajos de temperatura existe poca idoneidad ambiental de la especie, conforme aumenta crece la idoneidad ambiental alcanzó su máximo poco antes de los 20°C, para posteriormente volver a disminuir. Rango diario de temperatura (Figura 21B), en valores bajos de rango de temperatura la mayor idoneidad ambiental es baja, pero conforme estos aumentan la probabilidad también aumenta, manteniéndose constante a partir de los 10°C. Y la isothermalidad (Figura 21C), que experimenta un comportamiento similar al rango diario, para valores bajos del porcentaje de isothermalidad hay poca probabilidad de encontrar a la especie y conforme aumenta el porcentaje también aumenta la

probabilidad de encontrar a la especie, aunque en valores altos de isoterma se presenta un pequeño valle.

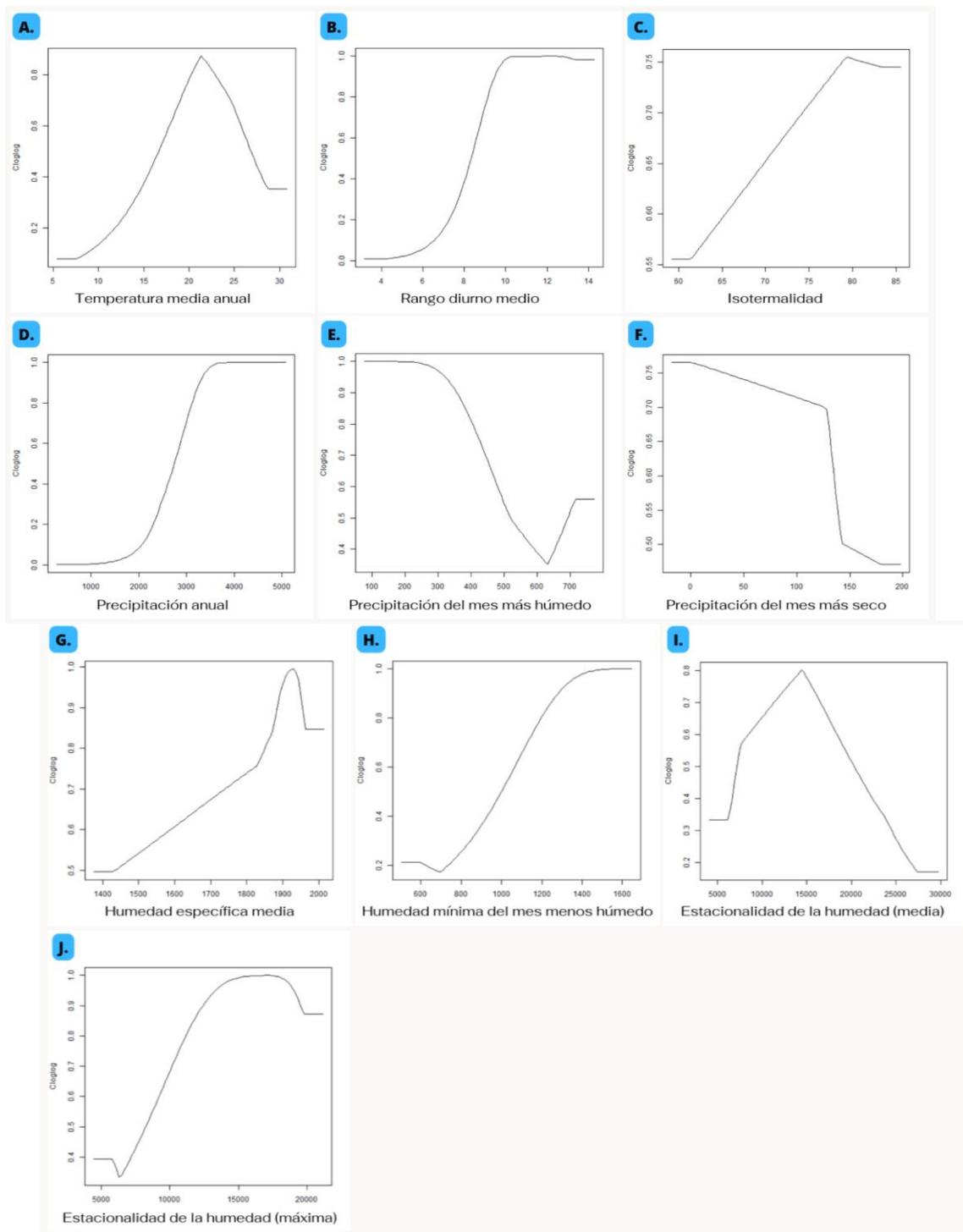


Figura 21. Curvas de respuesta de las variables que más contribuyen en el modelo final realizado para *E. dodsoni*. En estas gráficas se analiza cómo responden cada una de las variables teniendo en cuenta el efecto que determinan sus diferentes valores (eje X) en la idoneidad ambiental de la especie (eje Y).

Las variables más importantes relacionadas con precipitación fueron: La precipitación anual (Figura 21D) la cual, en valores bajos, menores a 2,000 mm, existe muy poca idoneidad ambiental de la especie; pero, a partir de los 2,000 mm esta probabilidad aumenta a los 4,000 mm donde se mantiene constante.

Finalmente, las variables más importantes relacionadas con humedad fueron: La humedad específica media (Figura 21G), en humedad baja existen menor idoneidad para la especie; a partir de aproximadamente los 1,450 (kg de agua/ kg de aire) la probabilidad aumenta hasta alcanzar la máxima probabilidad de encontrar a la especie en los 1,900 (kg de agua/ kg de aire), y en humedad mayor a este valor la probabilidad vuelve a disminuir, pero en menor grado. La estacionalidad de la humedad específica media (Figura 21I), en valores debajo de los 6,000 (kg de agua/ kg de aire) existe poca probabilidad de encontrar a la especie, sin embargo, a partir de los 6,000– 7,000 (kg de agua/ kg de aire) la probabilidad comienza a aumentar y se alcanza una máxima probabilidad en los 15,000 (kg de agua/ kg de aire), y a partir de este valor, la probabilidad decrece de manera abrupta.

Comparación de los modelos de nicho

Dentro de subgéneros

Subgénero *Euglossa* (*E. dilemma* vs *E. viridissima*)

Los primeros dos componentes del análisis de componentes principales (PCA) explicaron el 69.97% de la varianza de los datos. A través del PCA se puede observar los nichos graficados de ambas especies, a lo largo de los ejes de cada componente principal (Figura 22), estas muestran un evidente traslape tanto en las ocurrencias (Figura 22A), como en las condiciones ambientales de sus áreas de distribución (Figura 22B). También, el tamaño de las elipses, que representa la variación ambiental de las especies, tiene una amplitud similar en las dos especies.

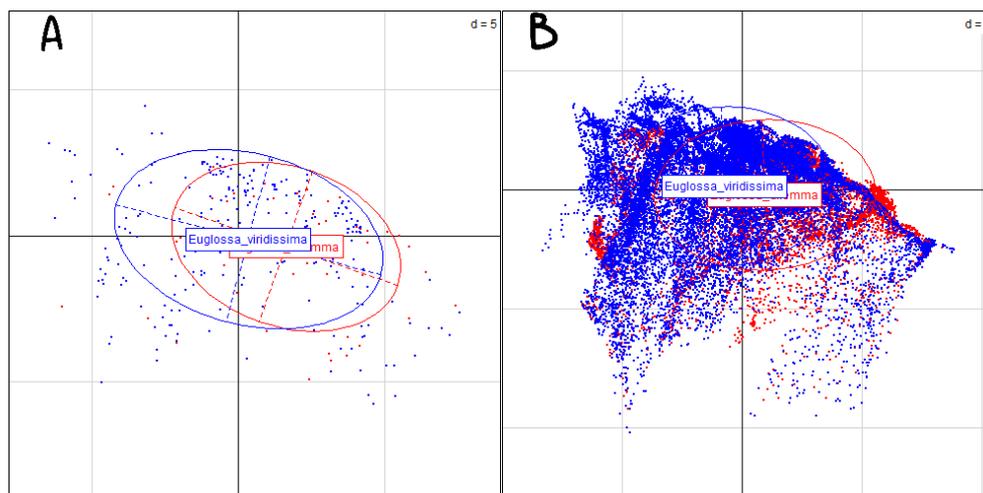


Figura 22. Análisis de componentes principales (PCA) con el conjunto de puntos de fondo. El gráfico A sólo presenta las ocurrencias, y el gráfico B presenta las ocurrencias y los datos de fondo. En azul está representada *E. viridissima* y en rojo *E. dilemma*.

La densidad de ocurrencia para cada región del espacio ambiental se muestra similar para ambas especies (Figura 23). Las líneas continuas en ambas gráficas representan todas las condiciones ambientales disponibles, las cuales en el plano son semejantes en forma y extensión. Las líneas discontinuas representan el 50% de las condiciones ambientales más frecuentes, e igual que la anterior, son muy semejantes en forma, salvo en el caso de *E. dilemma* (Figura 23A), que muestra un conjunto de condiciones ambientales separado del resto, donde

probablemente existe poca ocurrencia de la especie o está sea nula. Las áreas oscuras representan la densidad más alta de ocurrencias para la especie, en donde se observa alta similitud en la posición en el espacio ambiental. La forma varía un poco, ya que en el caso de *E. viridissima* (Figura 23B), se divide en dos puntos donde existe mayor ocurrencia de la especie, mientras que para *E. dilemma* (Figura 23A) sólo tienen un núcleo de mayor densidad de ocurrencia, pero, como se mencionó, a pesar de la forma diferente, estos grupos se distribuyen en el mismo espacio ambiental.

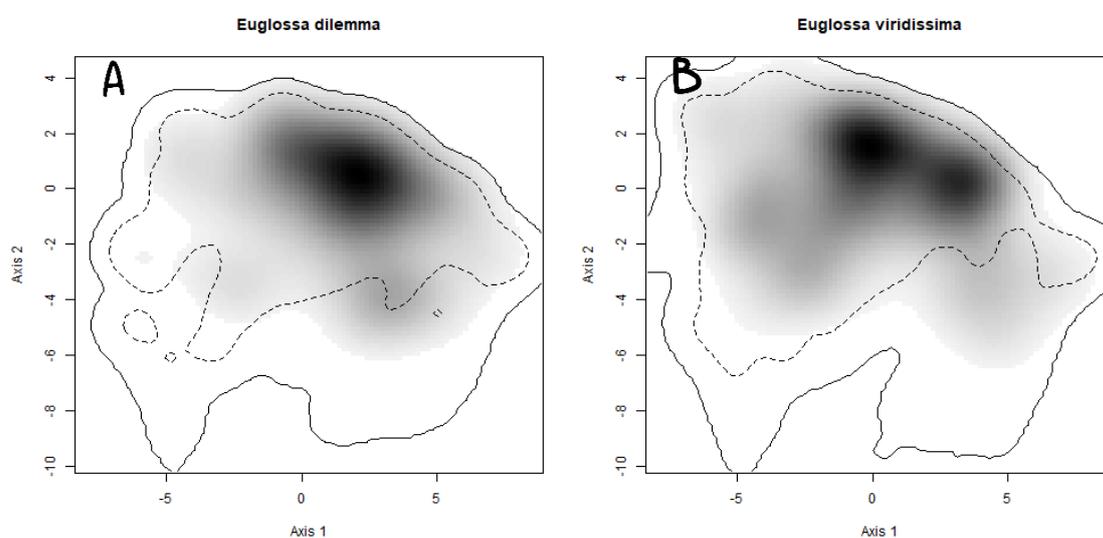


Figura 23. Densidad de ocurrencia en el espacio ambiental (*E. dilemma* gráfico A, *E. viridissima* gráfico B). Las líneas continuas encierran las áreas donde existen todas las condiciones ambientales disponibles. Las líneas discontinuas encierran donde existe el 50 % de las condiciones ambientales más frecuentes y las zonas más oscuras donde hay densidades más alta.

En cuanto al valor de comparación de similitud de nicho obtenido a través la métrica D fue un valor de 0.66 y siendo significativamente mayor de lo esperado por el azar ($p < 0.01$; Figura 24 panel de la derecha); es decir, los nichos de las especies muestran un traslape mayor que lo esperado por la similitud de los ambientes. En la Figura 24 se observa el traslape de nicho en el espacio ambiental, en azul se muestran las condiciones ambientales de *E. dilemma* (0.02), en rojo las condiciones ambientales de *E. viridissima* (0.07) y en morado las condiciones ambientales que comparten ambas especies (0.93).

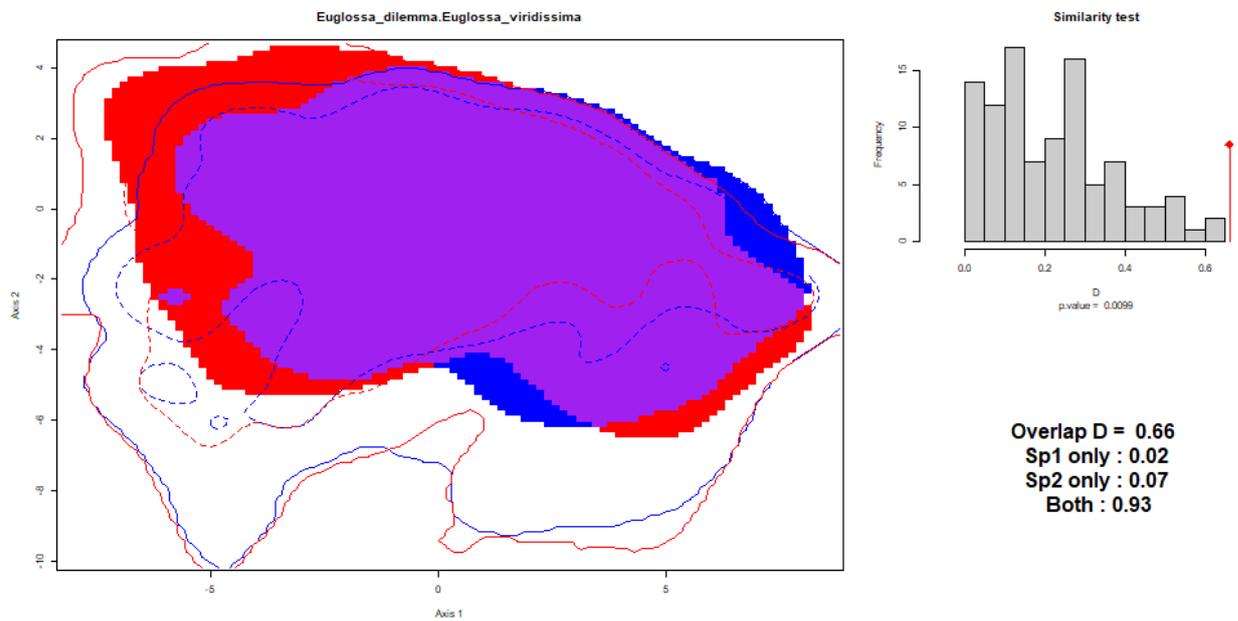


Figura 24. Traslape en el espacio ambiental. En azul se muestran las condiciones ambientales cubiertas por el nicho de la *E. dilemma*, en rojo las condiciones ambientales cubiertas por *E. viridissima* y en morado las condiciones ambientales cubiertas por ambas especies. A la derecha, se encuentra un histograma con los resultados de una prueba de similitud de nicho.

Subgénero *Dasystilbe* (*E. obrima* vs *E. villosa*)

Los primeros dos componentes del análisis de componentes principales (PCA) explicaron el 69.83% de la varianza de los datos. Se observa a través del PCA los nichos graficados de ambas especies, a lo largo de los ejes de cada componente principal (Figura 25), en el caso de las ocurrencias (Figura 25A) se observa que entre las especies no existe ningún contacto entre las elipses, en el caso de las ocurrencias y los datos de fondo (Figura 25B), existe una zona muy pequeña de traslape entre ambas especies. En cuanto al tamaño de las elipses, se observa que *E. villosa* tiene una elipse bastante reducida en comparación a *E. obrima*, es decir, que la variabilidad ambiental de *E. villosa* es menor que la de su especie hermana.

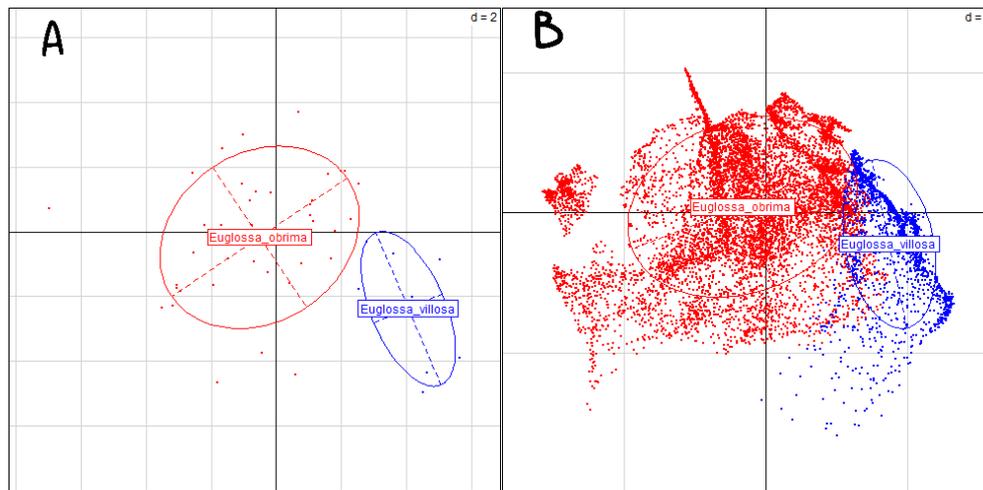


Figura 25. Análisis de componentes principales (PCA) con el conjunto de puntos de fondo. El gráfico A sólo presenta las ocurrencias, y el gráfico B presenta las ocurrencias y los datos de fondo. En azul está representada *E. villosa* y en rojo *E. obrima*.

La densidad de ocurrencia para cada región del espacio ambiental (Figura 26), observamos que el área marcada para *E. villosa* (Figura 26B) es mucho menor que *E. obrima* (Figura 26A). Las condiciones ambientales disponibles (líneas continuas), se muestra mucho más extensa en *E. obrima* (Figura 26A), aunque hay una parte de esta especie que se posiciona en el lugar del plano donde se encuentra *E. villosa* (Figura 26B). El 50% de las condiciones ambientales más frecuentes (líneas discontinuas), vuelve a ser más extenso en *E. obrima* (Figura

26A) y además se muestra un conjunto de condiciones ambientales separado del resto, donde existe poca ocurrencia de la especie con ciertas condiciones ambientales. La densidad más alta de ocurrencias para la especie (áreas oscuras), en *E. villosa* (Figura 26B), las zonas son más oscuras y se restringen a un área bastante pequeña, mientras que en *E. obrima* (Figura 26A) es más extensa, pero hay más difuminación en la escala de grises. Al igual que las condiciones ambientales, las zonas de alta ocurrencia, comparten un espacio en el plano, es decir, puede que las especies compartan un poco de espacio ambiental.

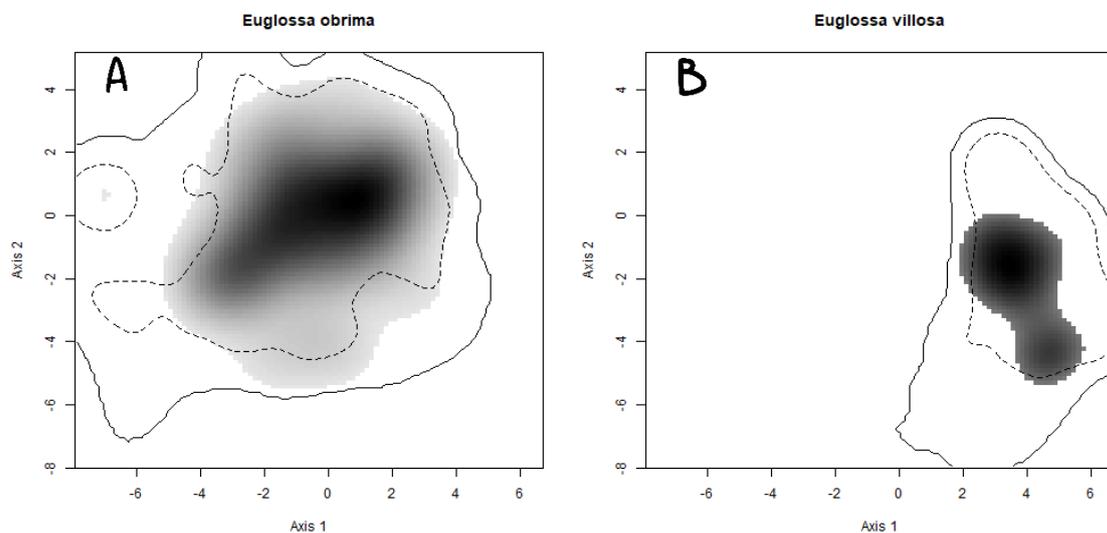


Figura 26. Densidad de ocurrencia en el espacio ambiental (*E. obrima* gráfico A, *E. villosa* gráfico B). Las líneas continuas encierran las áreas donde existen todas las condiciones ambientales disponibles. Las líneas discontinuas encierran donde existe el 50 % de las condiciones ambientales más frecuentes y las zonas más oscuras donde hay densidades más altas.

Se obtuvo un valor de 0.05 para la métrica de distancia D, es decir, la similitud de los nichos de estas especies es muy baja y no es diferente de lo esperado por azar ($p = 0.16$; Figura 27), lo que indica que no hay evidencia de conservación de nicho. Al observar el traslape de nicho en el espacio ambiental (Figura 27), se muestran que las condiciones ambientales de *E. obrima* abarcan el 0.79, las condiciones ambientales de *E. villosa* el 0.55 de *E. obrima* y que las condiciones ambientales que comparten ambas especies es 0.45; Las

condiciones ambientales que comparten ambas especies tienen muy poca extensión en comparación con las de cada especie, además *E. obrima* tiene un pequeño conjunto de condiciones ambientales que se aparta del resto.

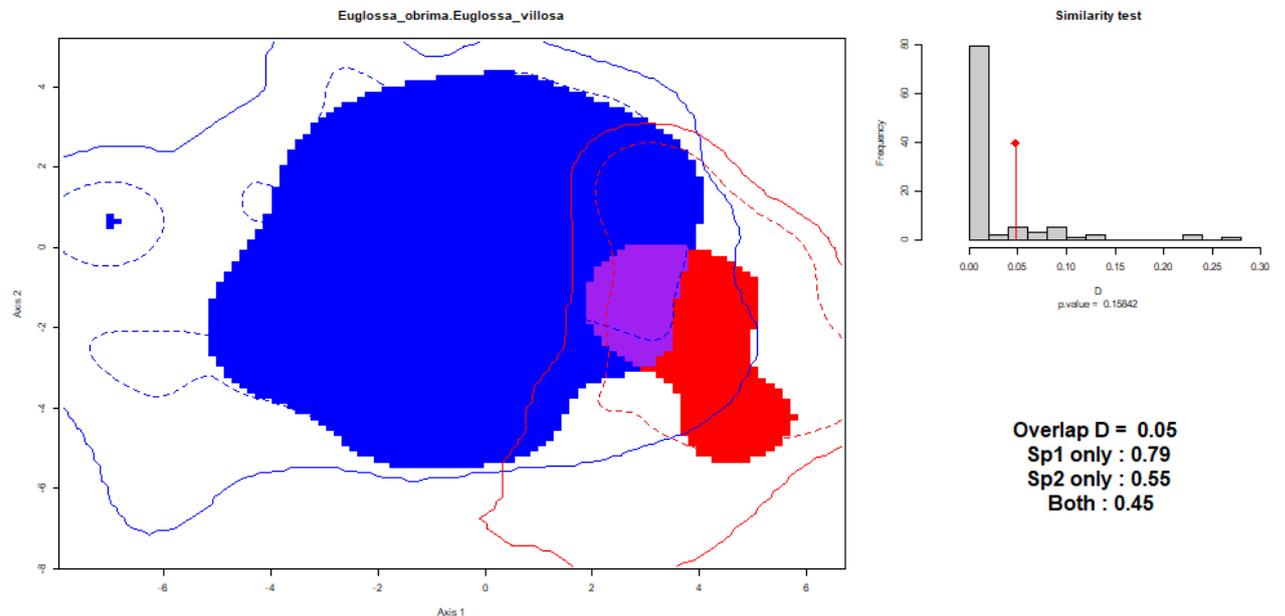


Figura 27. Traslapo en el espacio ambiental. En azul se muestran las condiciones ambientales cubiertas por el nicho de la *E. obrima*, en rojo las condiciones ambientales cubiertas por *E. villosa* y en morado las condiciones ambientales cubiertas por ambas especies. A la derecha, se encuentra un histograma con los resultados de una prueba de similitud de nicho.

Subgénero Eurhytisma (E. obtusa vs E. dodsoni)

Los primeros dos componentes del análisis de componentes principales (PCA) explicaron el 70.11% de la varianza de los datos. En los gráficos generados a partir del PCA se observa que no existe un traslape los nichos de ambas especies sólo con las ocurrencias (Figura 28A), mientras que en los nichos generados con las ocurrencias y los datos de fondo (Figura 28B), existe una pequeña zona de contacto. Sobre el tamaño de las elipses, se observa que *E. obtusa* es un poco más grande que *E. dodsoni*, en ambas gráficas.

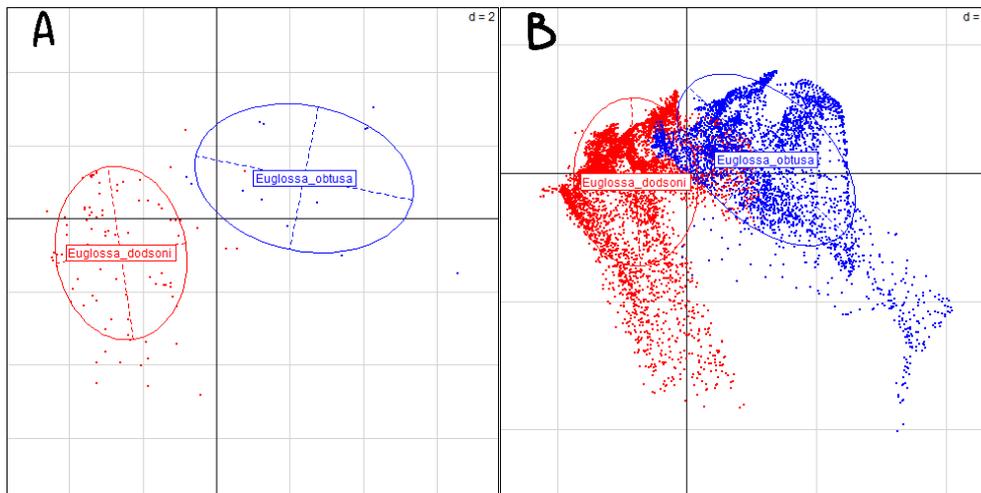


Figura 28. Análisis de componentes principales (PCA) con el conjunto de puntos de fondo. El gráfico A sólo presenta las ocurrencias, y el gráfico B se presenta las ocurrencias y los datos de fondo. En azul está representada *E. obtusa* y en rojo *E. dodsoni*.

Para la densidad de ocurrencia para cada región del espacio ambiental (Figura 29), se observa de manera general que la forma entre ambas especies es distinta, pero, la posición en el plano es un tanto parecida. Las líneas continuas, que representan todas las condiciones ambientales disponibles, de manera general tiene una forma diferente, pero, hay una zona en el plano donde se encuentran en la misma posición. Las líneas discontinuas, que representan el 50% de las condiciones ambientales más frecuentes, son un tanto más parecidas que las anteriores, aunque en un punto la posición difiere un poco, cabe señalar que en el caso de *E. obtusa* (Figura 29B) hay un conjunto de condiciones ambientales separado del resto, donde probablemente existe poca ocurrencia de la especie o ésta es nula. Finalmente, las áreas oscuras, o de más alta densidad

de ocurrencia de la especie, muestran que una parte de ambas especies está en el mismo plano, pero, la forma es diferente, en el caso de *E. dodsoni* (Figura 29A), la parte más oscura se concentra más en una región, y existe mayor extensión sobre el componente dos y en el caso de *E. obtusa* la zona más oscura presenta mayor extensión, la cual abarca más sobre el primer componente, además de presentar un pequeñísimo subconjunto de densidad separado del resto.

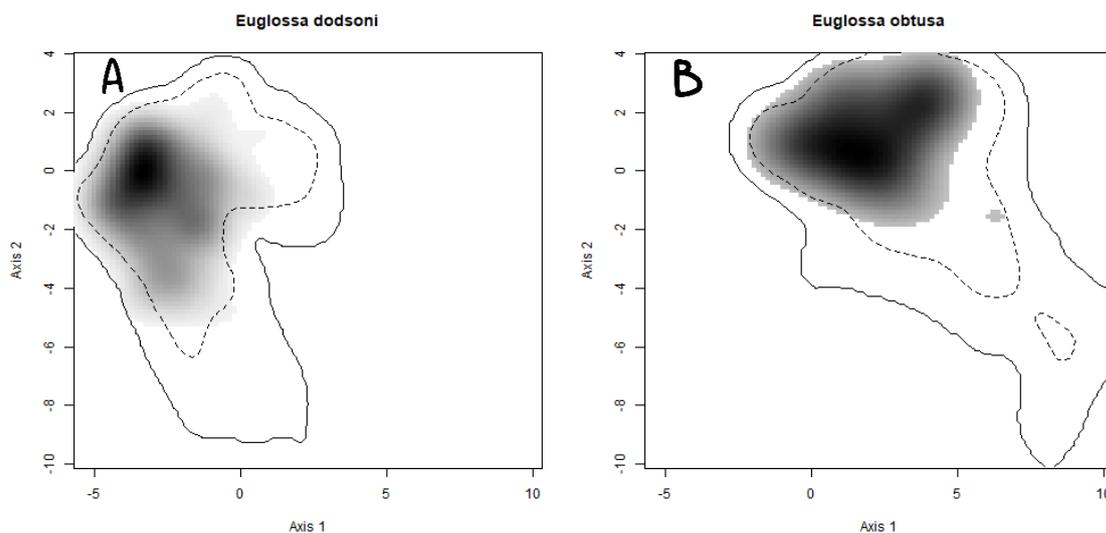


Figura 29. Densidad de ocurrencia en el espacio ambiental (*E. dodsoni* gráfico A, *E. obtusa* gráfico B). Las líneas continuas encierran las áreas donde existen todas las condiciones ambientales disponibles. Las líneas discontinuas encierran donde existe el 50 % de las condiciones ambientales más frecuentes y las zonas más oscuras donde hay densidades más altas.

Se obtuvo para la métrica D un valor de 0.06, concluyendo que la ocurrencia de las especies en las condiciones óptimas de espacio ambiental no es igual entre ellas. En la explicación del traslape en el espacio ambiental (Figura 30), se observa en azul las condiciones ambientales de *E. dodsoni* con un valor de 0.47, en rojo las condiciones ambientales de *E. obtusa* con (0.69) y en morado las condiciones ambientales que comparten ambas especies con (0.31); por lo cual, la parte morada es la que tiene menor extensión en el gráfico, es decir, que las especies no comparten la mayoría de sus condiciones ambientales. En la prueba de similitud (Figura 30) de nicho se obtuvo un valor de p de 0.29703, por lo que

podemos considerar que las dos especies no son más similares de lo esperado por el azar.

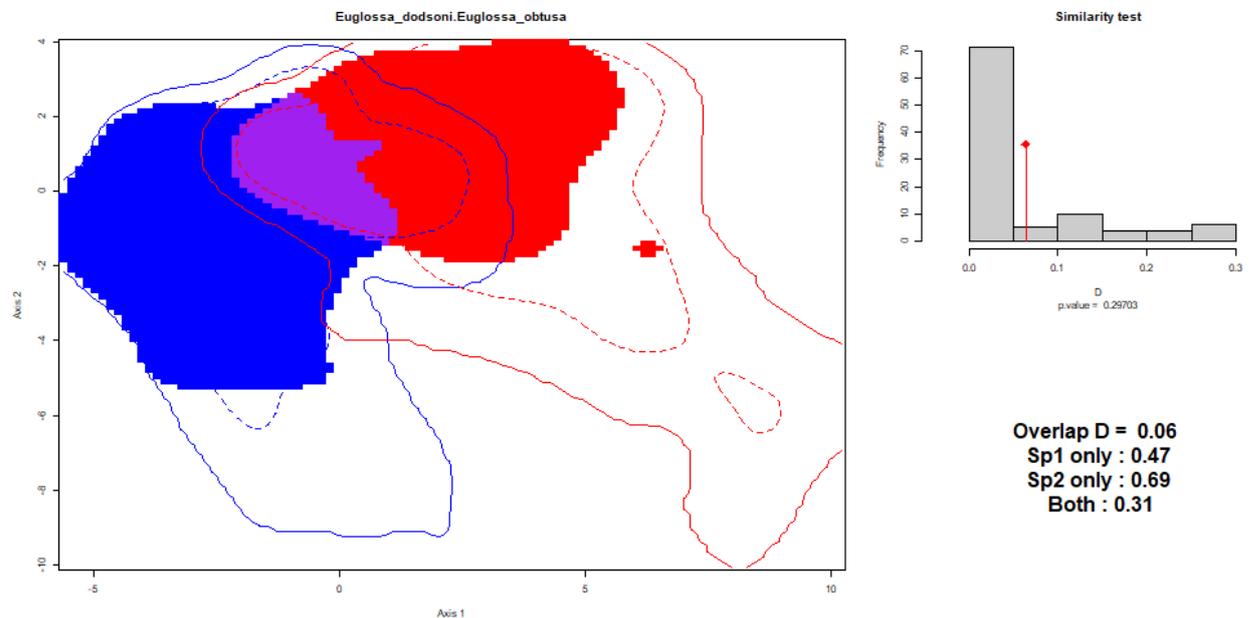


Figura 30. Traslape en el espacio ambiental. En azul se muestran las condiciones ambientales cubiertas por el nicho de la *E. dodsoni*, en rojo las condiciones ambientales cubiertas por *E. obtusa* y en morado las condiciones ambientales cubiertas por ambas especies. A la derecha, se encuentra un histograma con los resultados de una prueba de similitud de nicho.

Entre especies de diferentes subgéneros

Subgénero Euglossa vs Subgénero Dasystilbe

E. dilemma vs E. obrima

Los primeros dos componentes del análisis de componentes principales (PCA) explicaron el 68.95% de la varianza de los datos. Se observa, a través del PCA, que los nichos entre ambas especies muestran un evidente traslape tanto como es en el caso de las ocurrencias (Figura 31A), así como para las ocurrencias y los datos de fondo (Figura 31B), y cabe resaltar que en los puntos de datos de fondo de ambas especies se mezclan entre sí, en la misma posición del plano.

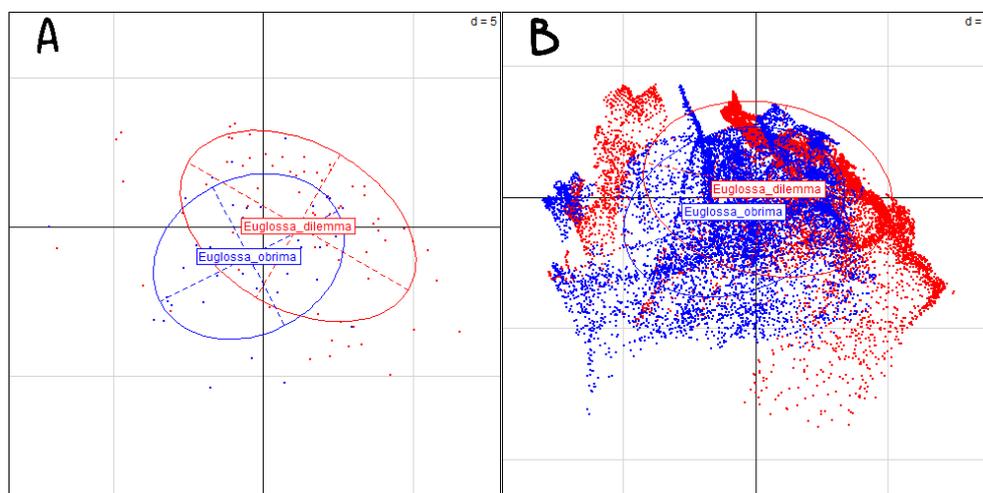


Figura 31. Análisis de componentes principales (PCA) con el conjunto de puntos de fondo. El gráfico A sólo presenta las ocurrencias, y el gráfico B presenta las ocurrencias y los datos de fondo. En azul está representada *E. obrima* y en rojo *E. dilemma*.

Para la densidad de ocurrencia para cada región del espacio ambiental (Figura 32), las líneas continuas, es decir, todas las condiciones ambientales disponibles, es más extenso en *E. dilemma* (Figura 32A), pero, ambas zonas se localizan en casi la misma posición en el plano. Las líneas discontinuas, que representan el 50% de las condiciones ambientales más frecuentes, igual que la anterior, es más extensa para la especie *E. dilemma* (Figura 32A), y la forma entre ambas especies tiende a ser diferente, aunque el área mayor de las líneas en ambas especies se localiza en la misma posición en el plano; en ambas

especies se muestra un conjunto de condiciones ambientales separado del resto. Las áreas oscuras, que representa la densidad más alta de ocurrencias para la especie, en ambas especies abarcan casi toda la zona rodeada por líneas discontinuas, y el área mayormente oscura en ambas especies, aunque la de *E. obrima* (Figura 32B) es más extensa.

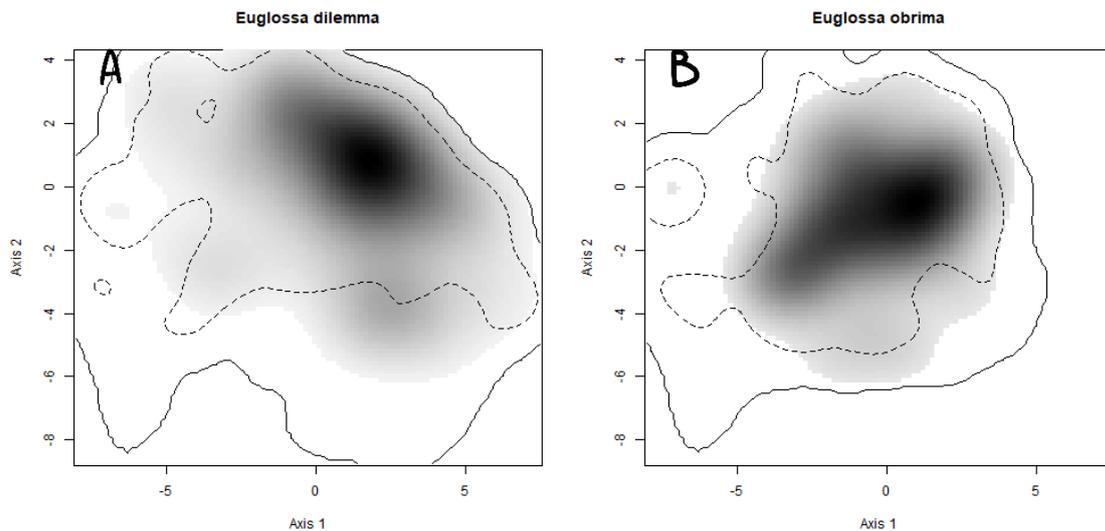


Figura 32. Densidad de ocurrencia en el espacio ambiental (*E. dilemma* gráfico A, *E. obrima* gráfico B). Las líneas continuas encierran las áreas donde existen todas las condiciones ambientales disponibles. Las líneas discontinuas encierran donde existe el 50 % de las condiciones ambientales más frecuentes y las zonas más oscuras donde hay densidades más altas.

En cuanto al valor de comparación de similitud de nicho obtenido a través la métrica D, fue un valor de 0.36, es decir, la ocurrencia de las especies en las condiciones óptimas de espacio ambiental de las especies es algo similar para ambas especies. En la Figura 33 se observa la explicación del traslape en el espacio ambiental, en azul se muestran las condiciones ambientales de *E. dilemma* (0.19), en rojo las condiciones ambientales de *E. obrima* (0.05) y en morado las condiciones ambientales que comparten ambas especies (0.95) o el traslape de nicho; por lo que podemos considerar que existe traslape de nicho. Sin embargo, en la prueba de similitud (Figura 33) de nicho se obtuvo un valor de p de 0.14851, por lo las dos especies son no son más similares de lo esperado por el azar.

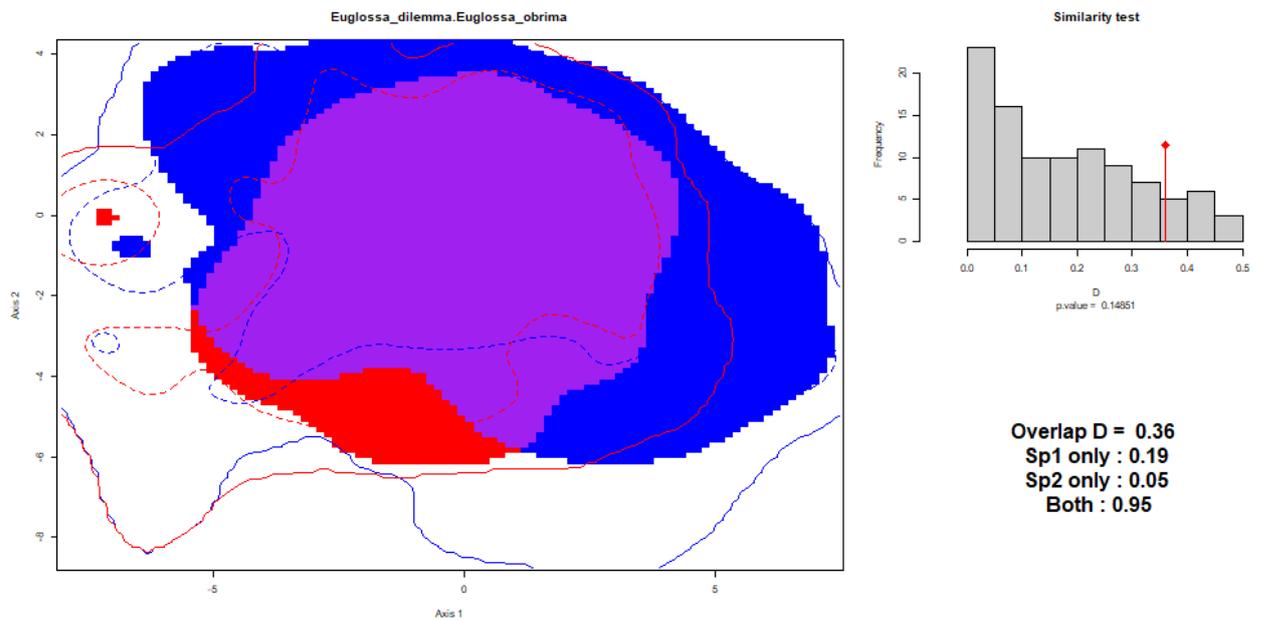


Figura 33. Traslape en el espacio ambiental. En azul se muestran las condiciones ambientales cubiertas por el nicho de la *E. dilemma*, en rojo las condiciones ambientales cubiertas por *E. obrima* y en morado las condiciones ambientales cubiertas por ambas especies. A la derecha, se encuentra un histograma con los resultados de una prueba de similitud de nicho.

E. dilemma vs *E. villosa*

Los primeros dos componentes del análisis de componentes principales (PCA) explicaron el 73.21% de la varianza de los datos. En los modelos de nicho de ambas especies graficados a través del PCA (Figura 34), se muestra que existe un traslape en el caso de las ocurrencias (Figura 34A), así como para las ocurrencias y los datos de fondo (Figura 34B). Al analizar el tamaño de las elipses, se observa claramente que *E. dilemma* tiene más tamaño que *E. villosa*, también, se observa en las ocurrencias que el área de traslape abarca casi la mitad de *E. villosa* y sólo una pequeña parte de *E. dilemma*.

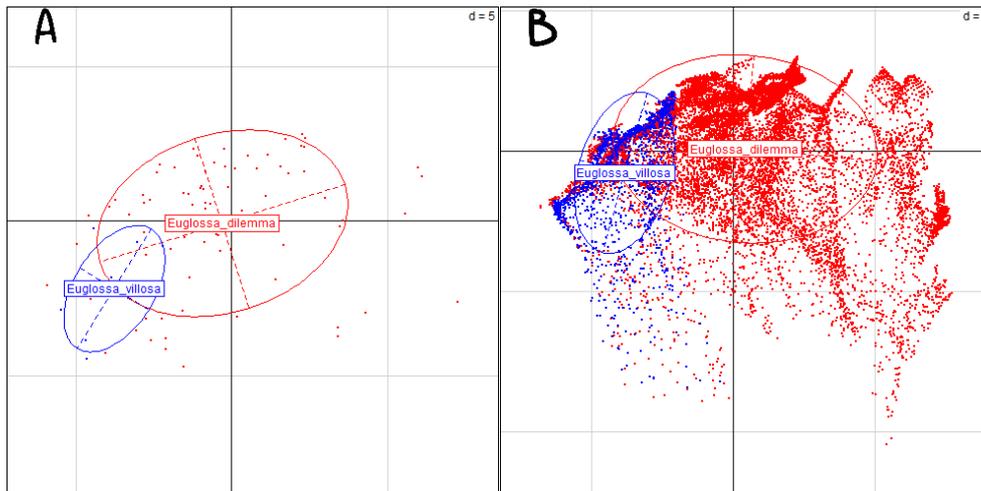


Figura 34. Análisis de componentes principales (PCA) con el conjunto de puntos de fondo. El gráfico A sólo presenta las ocurrencias, y el gráfico B presenta las ocurrencias y los datos de fondo. En azul está representada *E. villosa* y en rojo *E. dilemma*.

En cuanto a la densidad de ocurrencia para cada región del espacio ambiental (Figura 35), todas las condiciones ambientales disponibles, las líneas continuas, en el caso de *E. dilemma* (Figura 35A), se muestran más extensas que *E. villosa* (Figura 35B), y pareciera que el área que abarca *E. villosa* (Figura 35 B), estuviera dentro del *E. dilemma* (Figura 35A). La zona donde se representa el 50% de las condiciones ambientales más frecuentes con líneas discontinuas, nuevamente es más extensa en *E. dilemma* (Figura 35A), además, para esta especie se muestra un conjunto de condiciones ambientales separado del resto, donde probablemente existe poca ocurrencia de la especie o está es nula. Finalmente, la densidad más alta de ocurrencias para la especie representadas por las áreas oscuras, muestra mayor amplitud en *E. dilemma* (Figura 35A), en *E. villosa* (Figura 35B) a pesar de presentar un menor tamaño, la mayoría del área se encuentra coloreada mayormente oscura, hay que remarcar que, en cuanto a la posición en el plano, pareciera que *E. villosa* (Figura 35B) está dentro de *E. dilemma*, sin embargo, *E. villosa* (Figura 35B) está en un lugar donde *E. dilemma* (Figura 35A) no muestra densidad alta.

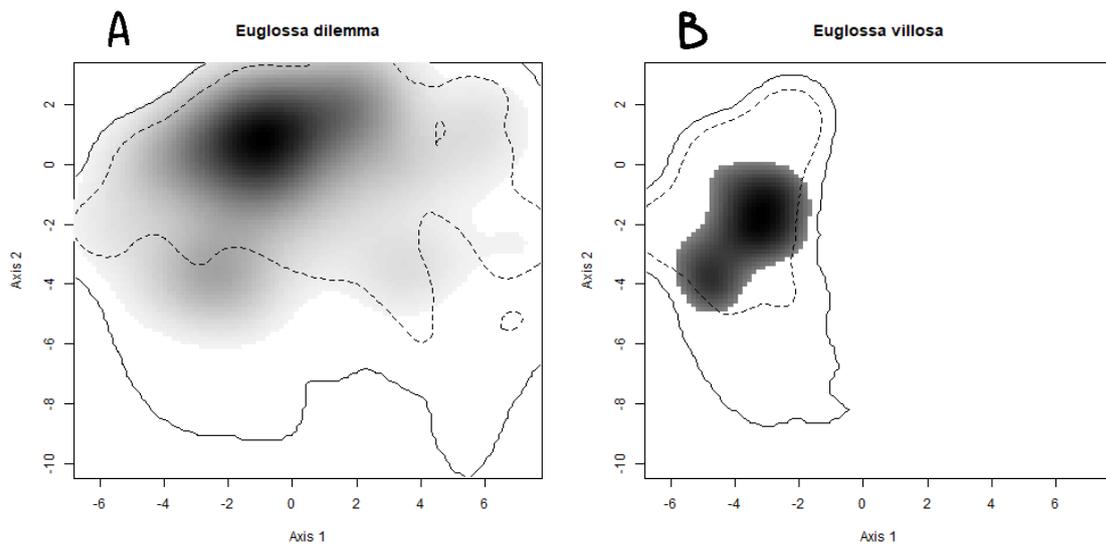


Figura 35. Densidad de ocurrencia en el espacio ambiental (*E. dilemma* gráfico A, *E. villosa* gráfico B). Las líneas continuas encierran las áreas donde existen todas las condiciones ambientales disponibles. Las líneas discontinuas encierran donde existe el 50 % de las condiciones ambientales más frecuentes y las zonas más oscuras donde hay densidades más altas.

En cuanto al valor obtenido a través de la métrica D fue un valor de 0.14, es decir, la ocurrencia de las especies en las condiciones óptimas de espacio ambiental de las especies es poco similar. La explicación del traslape en el espacio ambiental (Figura 36), se muestran las condiciones ambientales de *E. dilemma* en color azul la cual abarca 0.69, en rojo se muestran las condiciones ambientales de *E. villosa* que no abarca nada y en morado las condiciones ambientales que comparten ambas especies que es de 1, es decir, que las especies comparten las mismas condiciones ambientales. En la prueba de similitud (Figura 36) de nicho se obtuvo un valor de p de 0.12871, por lo que podemos considerar que las dos especies no son más similares de lo esperado por el azar.

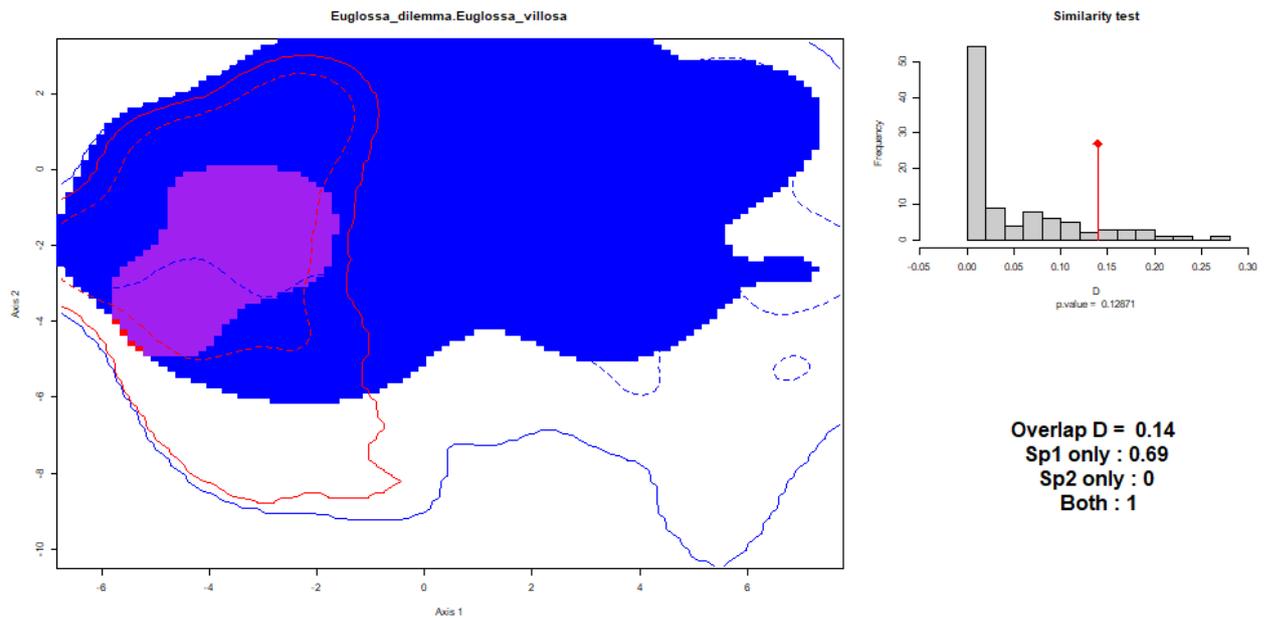


Figura 36. Traslape en el espacio ambiental. En azul se muestran las condiciones ambientales cubiertas por el nicho de la *E. dilemma*, en rojo las condiciones ambientales cubiertas por *E. villosa* y en morado las condiciones ambientales cubiertas por ambas especies. A la derecha, se encuentra un histograma con los resultados de una prueba de similitud de nicho.

E. viridissima vs *E. obrima*

Los primeros dos componentes del análisis de componentes principales (PCA) explicaron el 67.81% de la varianza de los datos. En los modelos de nicho de ambas especies graficados a través del PCA (Figura 37), se muestra que existe un traslape evidente en el caso de las ocurrencias (Figura 37A), así como para las ocurrencias y los datos de fondo (Figura 37B). Los tamaños de las elipses nos indican que *E. viridissima* abarca mayor variabilidad en el espacio ambiental en comparación con *E. obrima*, también se observa que en las ocurrencias (Figura 37A) el área de traslape de ambas especies abarca casi la mitad de su tamaño. En la parte de ocurrencias y datos de fondo, los puntos de ambas especies se entremezclan entre sí.

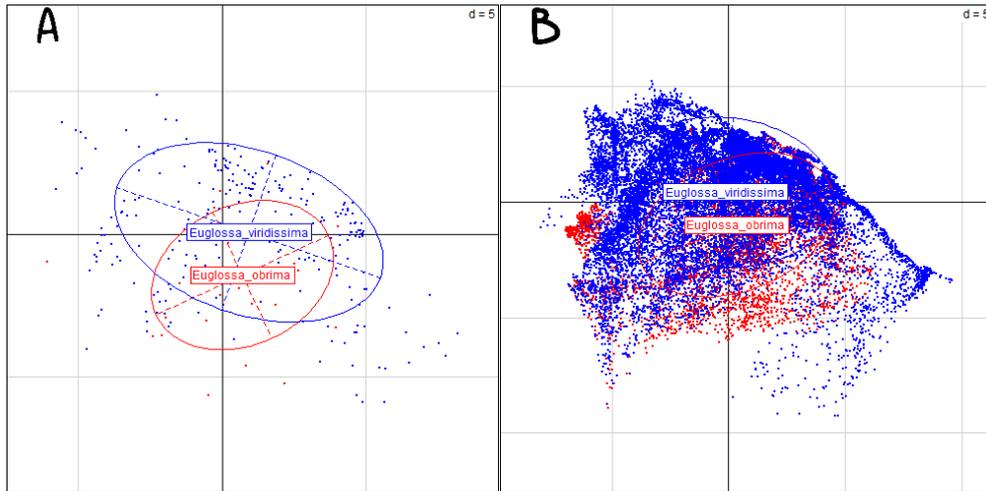


Figura 37. Análisis de componentes principales (PCA) con el conjunto de puntos de fondo. El gráfico A sólo presenta las ocurrencias, y el gráfico B presenta las ocurrencias y los datos de fondo. En azul está representada *E. viridissima* y en rojo *E. obrima*.

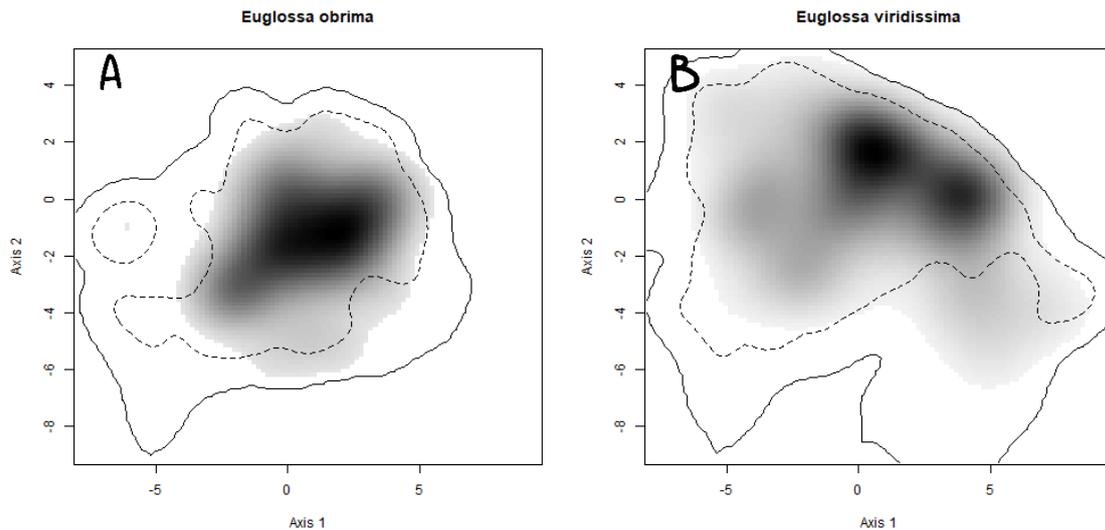


Figura 38. Densidad de ocurrencia en el espacio ambiental (*E. obrima* gráfico A, *E. viridissima* gráfico B). Las líneas continuas encierran las áreas donde existen todas las condiciones ambientales disponibles. Las líneas discontinuas encierran donde existe el 50 % de las condiciones ambientales más frecuentes y las zonas más oscuras donde hay densidades más altas.

La densidad de ocurrencia para cada región del espacio ambiental (Figura 38), observamos que el área marcada para *E. obrima* (Figura 38A) es menor que *E. viridissima* (Figura 38B). Las condiciones ambientales disponibles (líneas continuas), se muestra más extensa en *E. viridissima* (Figura 38B), además, de

manera general la posición del área en ambas especies parece estar localizado en la misma zona. El 50% de las condiciones ambientales más frecuentes (líneas discontinuas), vuelve a ser más extenso en *E. viridissima* (Figura 38B), y en el caso de *E. obrima* (Figura 38A) se muestra un conjunto de condiciones ambientales separados del resto. La densidad más alta de ocurrencias para la especie (áreas oscuras), en *E. viridissima* (Figura 38B) tiene mayor extensión, pero a pesar de que en *E. obrima* (Figura 38A) es menor, las zonas más oscuras tienen mayor área, también las zonas de alta ocurrencia entre ambas especies comparten un espacio en el plano.

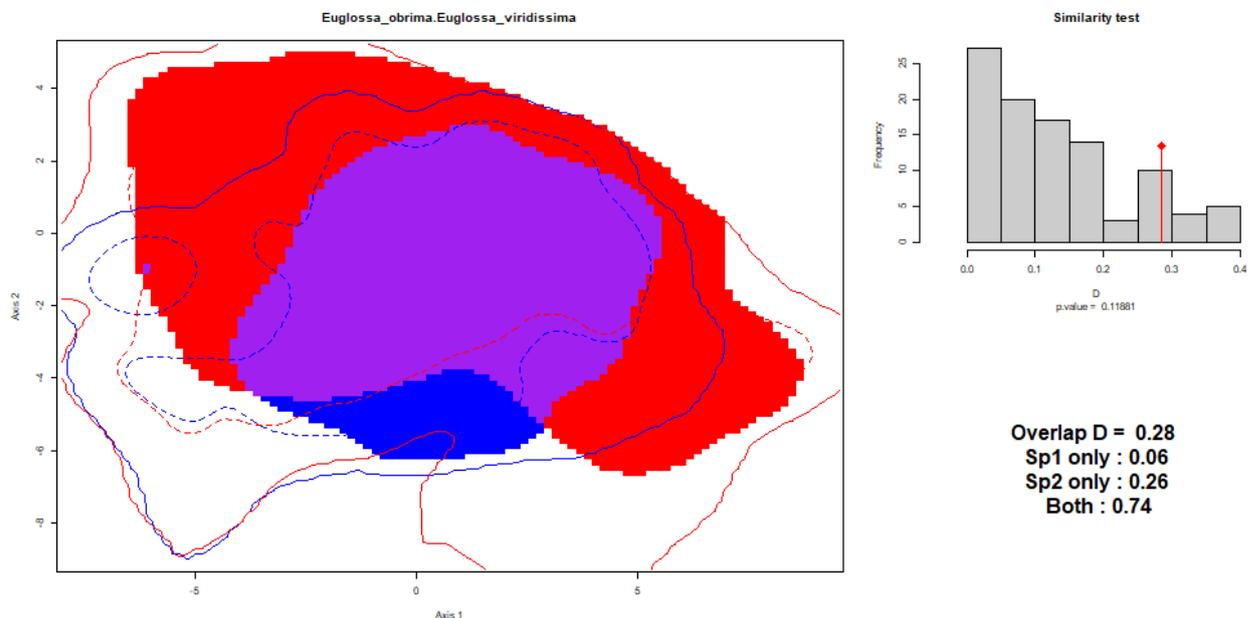


Figura 39. Traslape en el espacio ambiental. En azul se muestran las condiciones ambientales cubiertas por el nicho de la *E. obrima*, en rojo las condiciones ambientales cubiertas por *E. viridissima* y en morado las condiciones ambientales cubiertas por ambas especies. A la derecha, se encuentra un histograma con los resultados de una prueba de similitud de nicho.

En cuanto al valor obtenido a través de la métrica D fue un valor de 0.28, la ocurrencia de las especies en las condiciones óptimas de espacio ambiental de las especies es un tanto similar. La explicación del traslape en el espacio ambiental (Figura 39), se muestran las condiciones ambientales de *E. obrima* en color azul la cual abarca 0.06, en rojo se muestran las condiciones ambientales

de *E. villosa* que abarca 0.26 y en morado las condiciones ambientales que comparten ambas especies que es de 0.74, es decir, que las especies compartan condiciones ambientales, pero *E. obrima* comparte más que *E. viridissima*. En la prueba de similitud (Figura 39) de nicho se obtuvo un valor de p de 0.11881, por lo que podemos considerar que las dos especies no son más similares de lo esperado por el azar.

E. viridissima vs *E. villosa*

Los primeros dos componentes del análisis de componentes principales (PCA) explicaron el 70.94% de la varianza de los datos. Se observa a través del PCA los nichos graficados de ambas especies, a lo largo de los ejes de cada componente principal (Figura 40), en el caso de las ocurrencias (Figura 40A) se observa que entre las especies existe un pequeño traslape entre las elipses; en el caso de las ocurrencias y los datos de fondo (Figura 40B), existe una zona de traslape entre ambas especies, sin embargo, en cuanto a los puntos los rojos (*E. villosa*) sólo se encuentran restringidos en el lado de su elipse, mientras que los puntos azules (*E. viridissima*) abarcan toda el área. Para el tamaño de las elipses, se observa que *E. villosa* tiene una elipse bastante pequeña, es decir, que la variabilidad ambiental de *E. villosa* es menor; patrón similar tanto para las ocurrencias como para las ocurrencias + datos de fondo.

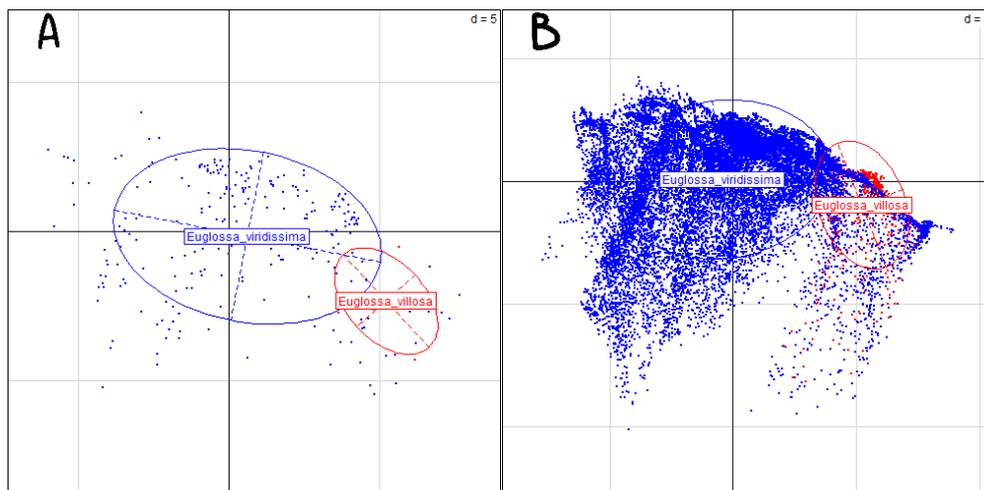


Figura 40. Análisis de componentes principales (PCA) con el conjunto de puntos de fondo. El gráfico A sólo presenta las ocurrencias, y el gráfico B presenta las ocurrencias y los datos de fondo. En azul está representada *E. viridissima* y en rojo *E. villosa*.

Respecto a la densidad de ocurrencia para cada región del espacio ambiental (Figura 41): Las líneas continuas representan todas las condiciones ambientales disponibles, *E. villosa* (Figura 41A) presenta una menor área de extensión y esta está acotada en la parte derecha del primer componente, pero se extiende por el segundo componente, mientras que *E. viridissima* (Figura 41B) se extiende por todo el plano, ambos componentes. Las líneas discontinuas, representan el 50% de las condiciones ambientales más frecuentes, en *E. villosa* (Figura 41A) se reduce la extensión que se tenía anteriormente en el segundo componente, posicionándose únicamente en la parte media derecha del plano; y *E. viridissima* (Figura 41B), a pesar de tener mayor extensión, esta reduce en comparación de las líneas continuas, principalmente en la parte derecha del plano. Las áreas oscuras, representa la densidad más alta de ocurrencias para la especie, para *E. villosa* (Figura 41A) se presenta un área muy pequeña, pero, está presenta sólo áreas bastante oscuras; y *E. viridissima* (Figura 41B) tiene un área más extensa con variación en la escala de grises, pero, la zona con áreas más oscuras parece tener un mismo tamaño que el de *E. villosa* (Figura 41A) y compartir una posición en el plano con esta especie.

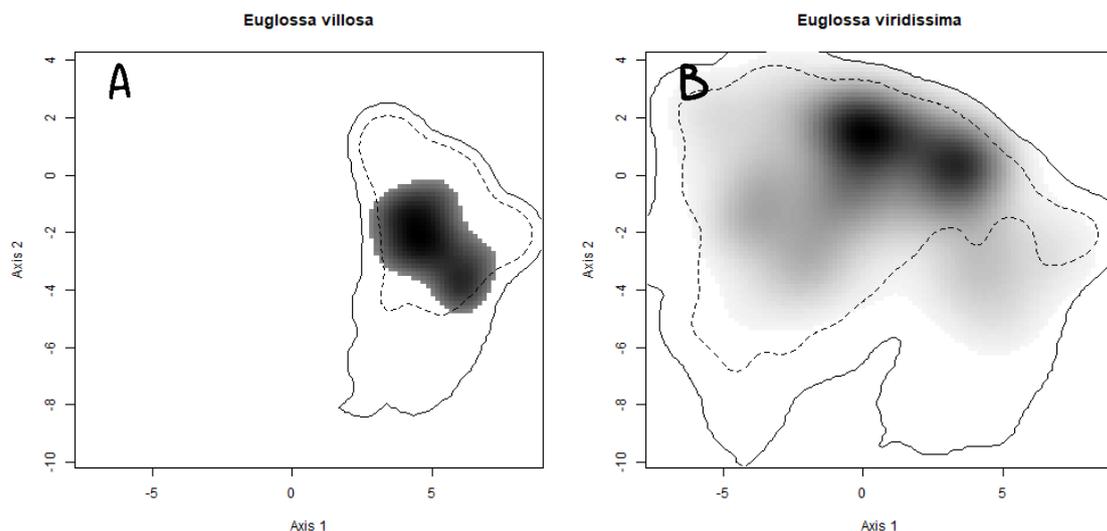


Figura 41. Densidad de ocurrencia en el espacio ambiental (*E. villosa* gráfico A, *E. viridissima* gráfico B). Las líneas continuas encierran las áreas donde existen todas las condiciones ambientales disponibles. Las líneas discontinuas encierran donde existe el 50 % de las condiciones ambientales más frecuentes y las zonas más oscuras donde hay densidades más altas.

En cuanto al valor obtenido a través de la métrica D se obtuvo un valor de 0.16, es decir, la ocurrencia de las especies en las condiciones óptimas de espacio ambiental de las especies es un poco similar. En la explicación del traslape en el espacio ambiental (Figura 42), se observa en azul las condiciones ambientales de *E. villosa* con un valor de 0, en rojo las condiciones ambientales de *E. viridissima* con 0.67 y en morado las condiciones ambientales que comparten ambas especies con 0.33; la parte roja, de *E. viridissima*, es la de mayor extensión en el gráfico, por lo tanto, las condiciones ambientales de *E. villosa* parecen estar dentro de las de *E. viridissima*. En la prueba de similitud (Figura 42) de nicho se obtuvo un valor de p de 0.10891, por lo que podemos considerar que las dos especies no son más similares de lo esperado por el azar.

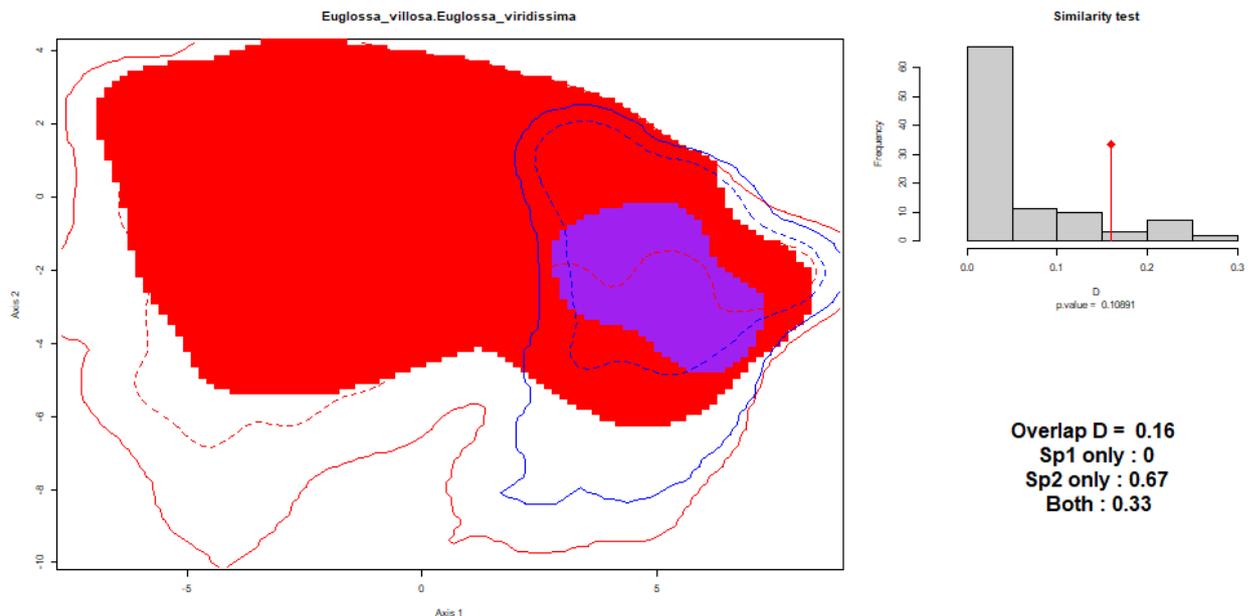


Figura 42. Traslape en el espacio ambiental. En azul se muestran las condiciones ambientales cubiertas por el nicho de la *E. villosa*, en rojo las condiciones ambientales cubiertas por *E. viridissima* y en morado las condiciones ambientales cubiertas por ambas especies. A la derecha, se encuentra un histograma con los resultados de una prueba de similitud de nicho.

Subgénero *Euglossa* vs Subgénero *Eurhytisma*

E. dilemma vs *E. obtusa*

Los primeros dos componentes del análisis de componentes principales (PCA) explicaron el 70.01% de la varianza de los datos. En los nichos graficados de ambas especies, a través del PCA (Figura 43), muestra en la parte de ocurrencias *E. obtusa* está contenida dentro de *E. dilemma* (Figura 43A). Sin embargo, cuando contemplamos las ocurrencias y los datos de fondo (Figura 43B), hay una pequeña parte de *E. obtusa* que no está dentro de *E. dilemma*. En cuanto al tamaño de las elipses, *E. dilemma* presenta un evidente mayor tamaño en ambos casos.

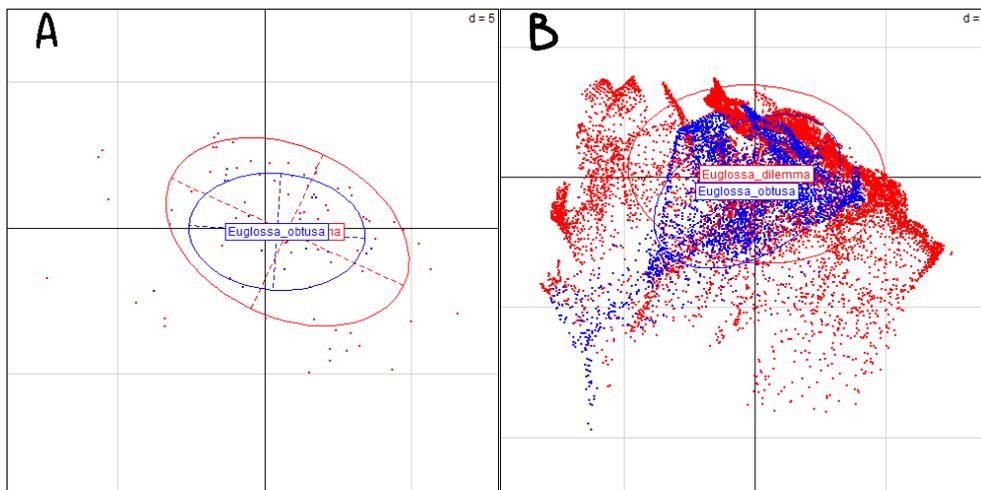


Figura 43. Análisis de componentes principales (PCA) con el conjunto de puntos de fondo. El gráfico A sólo presenta las ocurrencias, y el gráfico B presenta las ocurrencias y los datos de fondo. En azul está representada *E. obtusa* y en rojo *E. dilemma*.

Respecto a la densidad de ocurrencia para cada región del espacio ambiental (Figura 44): Las líneas continuas, representan todas las condiciones ambientales disponibles, *E. obtusa* (Figura 44B) tiene una menor área de extensión que *E. dilemma* (Figura 44A), la cual se extiende por todo el plano. Las líneas discontinuas representan el 50% de las condiciones ambientales más frecuentes, *E. obtusa* (Figura 44B) tiene un área más pequeña, sin embargo, pareciera que la extensión del área para ambas especies se distribuye principalmente en el área central del plano; además, ambas especies presentan

subconjuntos los cuales están separados de la mayoría del área. Las áreas oscuras, representa la densidad más alta de ocurrencias para la especie, *E. obtusa* (Figura 44B) tiene un área pequeña, pero está en su mayoría presenta una coloración oscura, es decir, existe mayor densidad entre tanto *E. dilemma* (Figura 44A) tiene un área más extensa con variación en la escala de grises, pero una pequeña zona más oscura, menor que en el caso de *E. obtusa* (Figura 44B); aunque en el caso de ambas, su posición en el plano parece ser compartida.

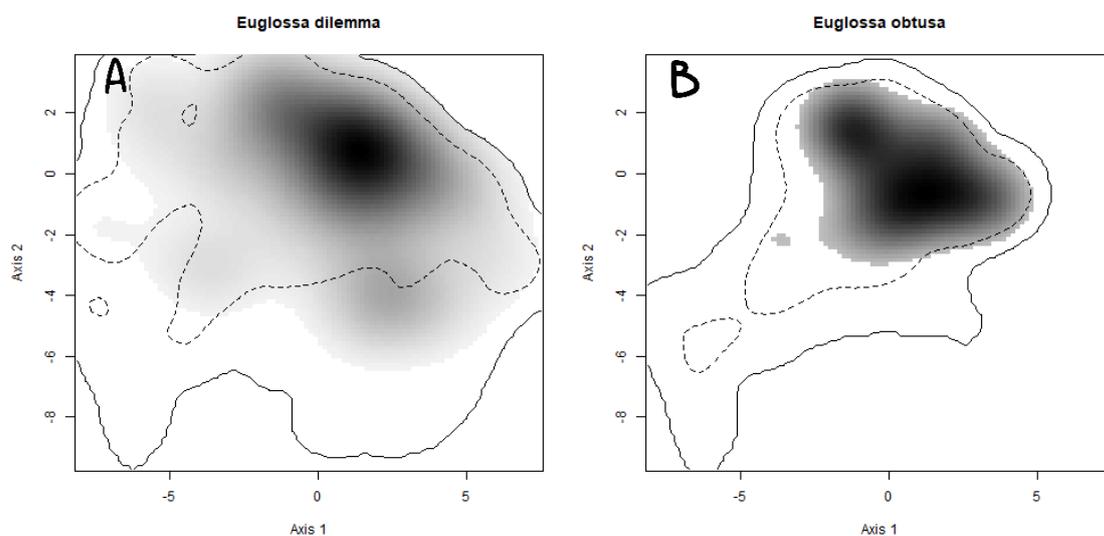


Figura 44. Densidad de ocurrencia en el espacio ambiental (*E. dilemma* gráfico A, *E. obtuso* gráfico B). Las líneas continuas encierran las áreas donde existen todas las condiciones ambientales disponibles. Las líneas discontinuas encierran donde existe el 50 % de las condiciones ambientales más frecuentes y las zonas más oscuras donde hay densidades más altas.

En cuanto al valor obtenido a través de la métrica D, fue un valor de 0.16, es decir, la ocurrencia de las especies en las condiciones óptimas de espacio ambiental de las especies es poco similar. En el gráfico 45 se observa la explicación del traslape en el espacio ambiental, en azul se muestran las condiciones ambientales de *E. dilemma* (0.29), en rojo las condiciones ambientales de *E. obtusa* (0) y en morado las condiciones ambientales que comparten ambas especies (1), como la parte morada es la que tiene mayor extensión y valor en el gráfico, y pareciera que *E. obtusa* prácticamente está dentro de *E. dilemma*, por lo cual, las especies comparten condiciones

ambientales. En la prueba de similitud (Figura 45) de nicho se obtuvo un valor de p de 0.014851, por lo que podemos considerar que las dos especies no son más similares de lo esperado por el azar.

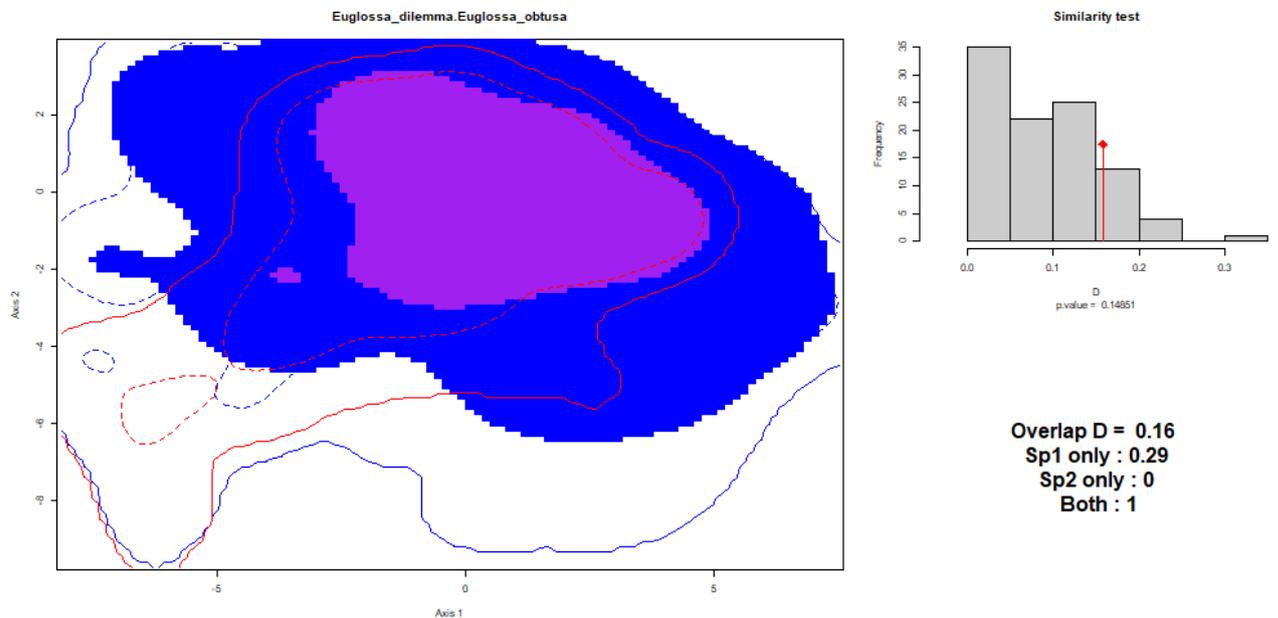


Figura 45. Traslape en el espacio ambiental. En azul se muestran las condiciones ambientales cubiertas por el nicho de la *E. dilemma*, en rojo las condiciones ambientales cubiertas por *E. obtusa* y en morado las condiciones ambientales cubiertas por ambas especies. A la derecha, se encuentra un histograma con los resultados de una prueba de similitud de nicho.

E. dilemma vs *E. dodsoni*

Los primeros dos componentes del análisis de componentes principales (PCA) explicaron el 74.77% de la varianza de los datos. Se observa a través del PCA los nichos graficados de ambas especies, a lo largo de los ejes de cada componente principal (Figura 46), en el caso de las ocurrencias (Figura 46A) se observa que entre las especies hay un traslape entre las elipses; para el caso de las ocurrencias y los datos de fondo (Figura 46B), existe una zona de traslape entre ambas especies, pero en los puntos de ambas especies sólo se combinan en la zona de traslape y un poco cerca, fuera de la zona de traslape estos se separa para cada especie. Para el tamaño de las elipses, se observa que *E. dilemma* es evidentemente más grande que *E. dodsoni*, tanto para sólo las ocurrencias como las ocurrencias con datos de fondo.

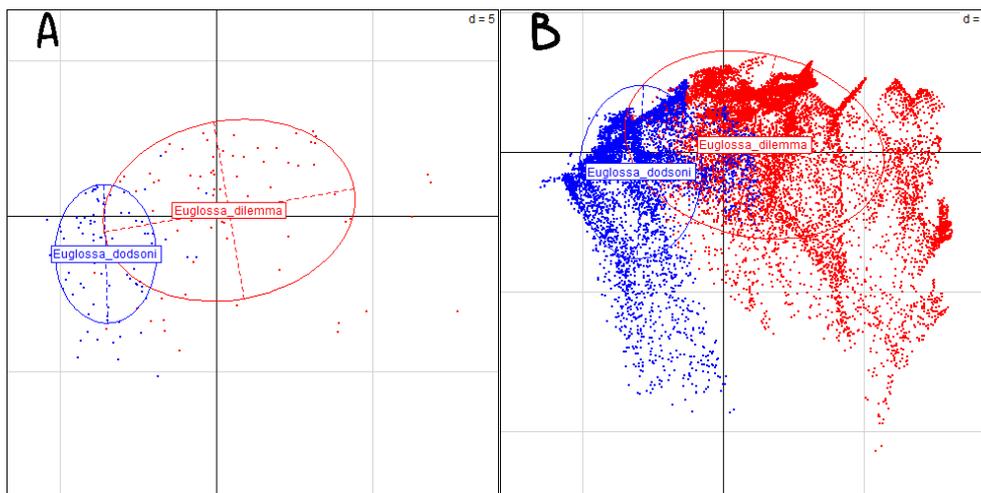


Figura 46. Análisis de componentes principales (PCA) con el conjunto de puntos de fondo. El gráfico A sólo presenta las ocurrencias, y el gráfico B presenta las ocurrencias y los datos de fondo. En azul está representada *E. dodsoni* y en rojo *E. dilemma*.

Respecto a la densidad de ocurrencia para cada región del espacio ambiental (Figura 47): Las líneas continuas representan todas las condiciones ambientales disponibles, *E. dilemma* (Figura 47A) tiene una mayor área de que se extiende por casi todo el plano, mientras que *E. dodsoni* (Figura 47B) tiene un área pequeña que se encuentra acotada en la parte izquierda del primer componente, pero, se extiende por casi todo el segundo componente. Las líneas discontinuas, representan el 50% de las condiciones ambientales más frecuentes, nuevamente *E. dilemma* (Figura 47A) tiene mayor extensión, que abarca el primer componente, pero, se concentra en la parte superior del segundo componente, en tanto, *E. dodsoni* (Figura 47B) tiene un área menor que se posiciona en la parte izquierda y superior del plano. Las áreas oscuras, representa la densidad más alta de ocurrencias para la especie, para *E. dilemma* (Figura 47A) se presenta un área de bastante extensión, que algunas partes sobresalen del área acotada por las líneas discontinuas, esta área presenta una variación en la escala de grises, aunque el área más oscura se localiza en la parte superior e izquierda–centro del plano, en tanto *E. dodsoni* (Figura 47B) tiene un área muy pequeña, aunque también presenta una escala de grises, donde las zonas más oscuras se concentran en la parte superior–izquierda del plano.

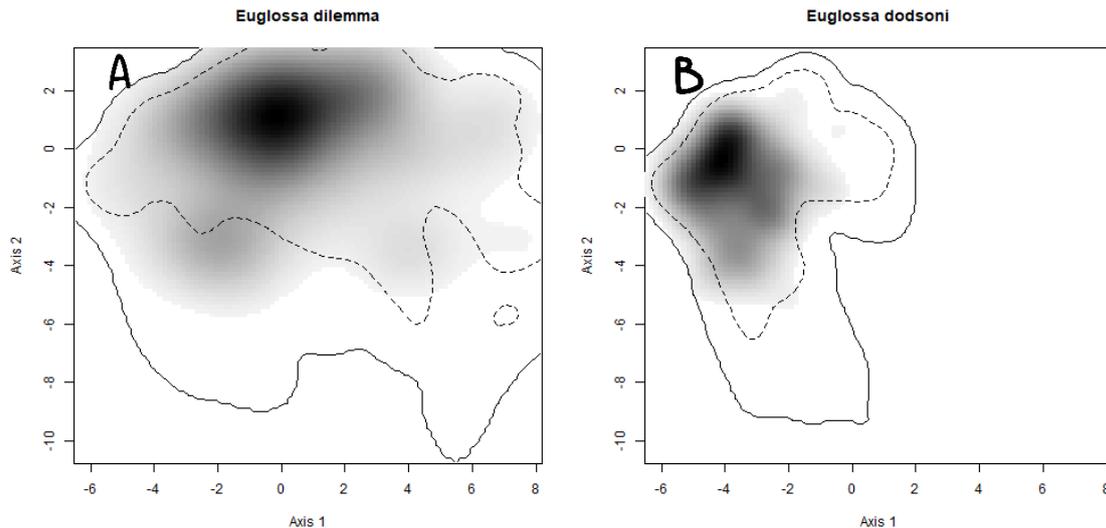


Figura 47. Densidad de ocurrencia en el espacio ambiental (*E. dilemma* gráfico A, *E. dodsoni* gráfico B). Las líneas continuas encierran las áreas donde existen todas las condiciones ambientales disponibles. Las líneas discontinuas encierran donde existe el 50 % de las condiciones ambientales más frecuentes y las zonas más oscuras donde hay densidades más altas.

En cuanto al valor obtenido a través de la métrica D, fue un valor de 0.31, es decir, la ocurrencia de las especies en las condiciones óptimas de espacio ambiental de las especies es algo similar para. En la explicación del traslape en el espacio ambiental (Figura 48), se observa en azul las condiciones ambientales de *E. dilemma* con un valor de 0.53, en rojo las condiciones ambientales de *E. dodsoni* con 0.02 y en morado las condiciones ambientales que comparten ambas especies con 0.98; la parte morada es la de mayor extensión en el gráfico, por lo tanto las condiciones ambientales de ambas especies son similares, y se puede apreciar que la mayoría de área de *E. dodsoni*, está en la zona de traslape. En la prueba de similitud (Figura 48) de nicho se obtuvo un valor de p de 0.10891, por lo que podemos considerar que las dos especies no son más similares de lo esperado por el azar.

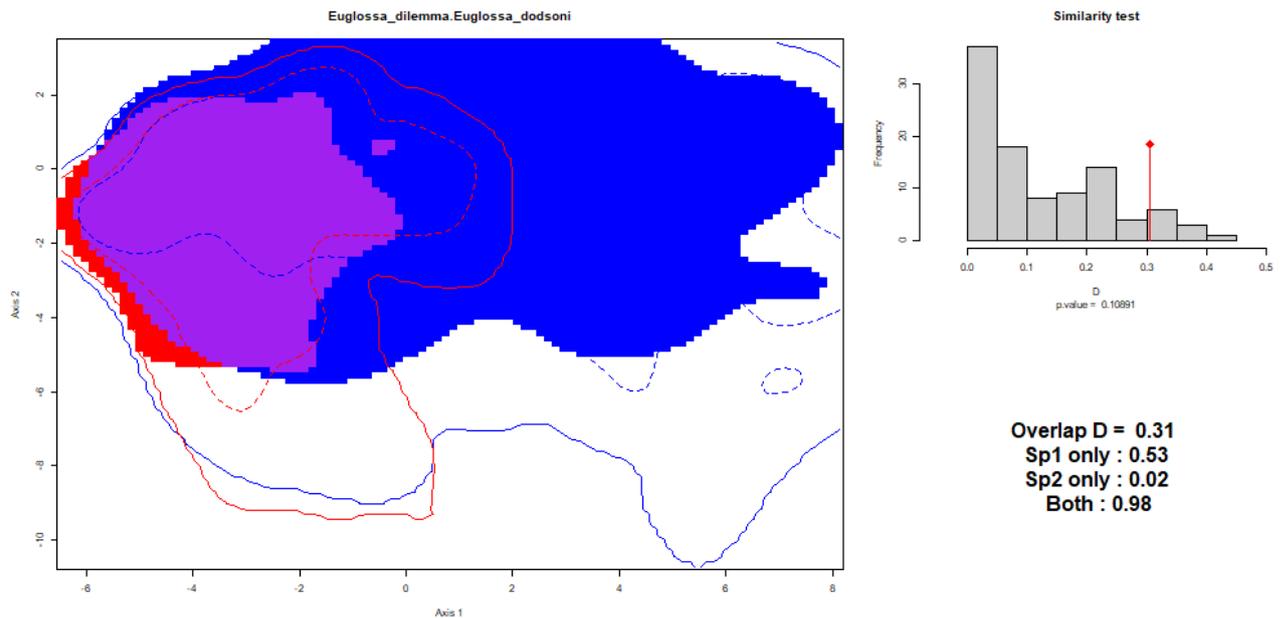


Figura 48. Traslape en el espacio ambiental. En azul se muestran las condiciones ambientales cubiertas por el nicho de la *E. dilemma*, en rojo las condiciones ambientales cubiertas por *E. dodsoni* y en morado las condiciones ambientales cubiertas por ambas especies. A la derecha, se encuentra un histograma con los resultados de una prueba de similitud de nicho.

E. viridissima vs *E. obtusa*

Los primeros dos componentes del análisis de componentes principales (PCA) explicaron el 68.57% de la varianza de los datos. En los nichos graficados de ambas especies a través del PCA (Figura 49), se observa que para las ocurrencias (Figura 49A) *E. obtusa* está contenida dentro de *E. viridissima*; mientras, en el caso de las ocurrencias y los datos de fondo (Figura 49B), *E. obtusa* no está completamente contenida dentro de *E. viridissima*, aunque sí existe una zona de traslape entre ambas especies y la mayoría del área de *E. obtusa* está en esta zona. El tamaño de las elipses en ambos casos *E. viridissima* se muestra mucho más grande.

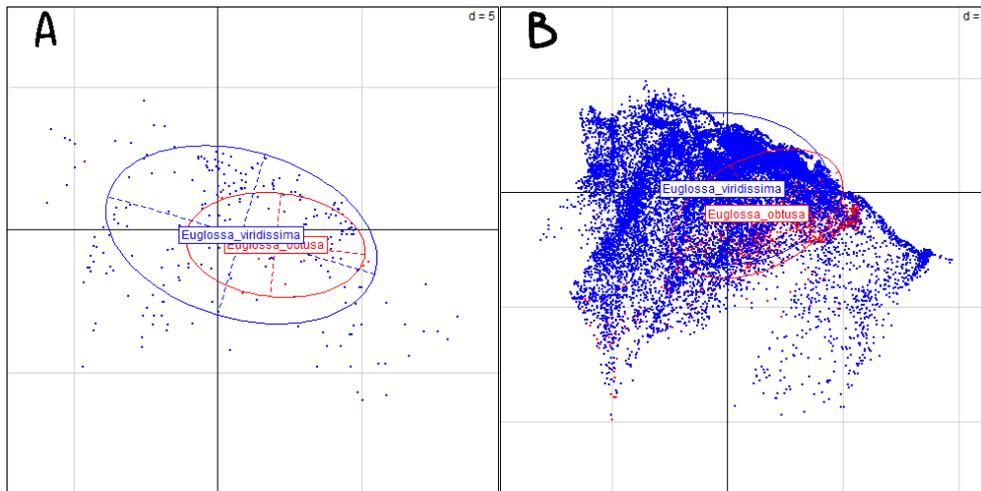


Figura 49. Análisis de componentes principales (PCA) con el conjunto de puntos de fondo. El gráfico A sólo presenta las ocurrencias, y el gráfico B presenta las ocurrencias y los datos de fondo. En azul está representada *E. viridissima* y en rojo *E. obtusa*.

Respecto a la densidad de ocurrencia para cada región del espacio ambiental (Figura 50): Las líneas continuas, todas las condiciones ambientales disponibles, tiene un área más amplia en *E. viridissima* (Figura 50B), al grado de extenderse por casi todo el plano, y para *E. obtusa* (Figura 50A) el área es mucho más reducida en comparación con *E. viridissima* (Figura 50B). Las líneas discontinuas, el 50% de las condiciones ambientales más frecuentes, otra vez *E. viridissima* (Figura 50B) es la que presenta mayor extensión, pero, la mayoría de su área se concentra en la parte superior izquierda del plano, entre tanto, *E. obtusa* (Figura 50A) tiene un área menor posicionada en el centro del plano. Las áreas oscuras, la densidad más alta de ocurrencias para la especie, en *E. viridissima* (Figura 50B) se presenta bastante extendida con escala de colores de grises, no obstante, las zonas más oscuras se posicionan casi al centro del plano; mientras que el área oscura en *E. obtusa* (Figura 50A) tiene una menor extensión, pero, está tiene mayor concentración de zonas muy oscuras que se concentran también en la parte central del plano.

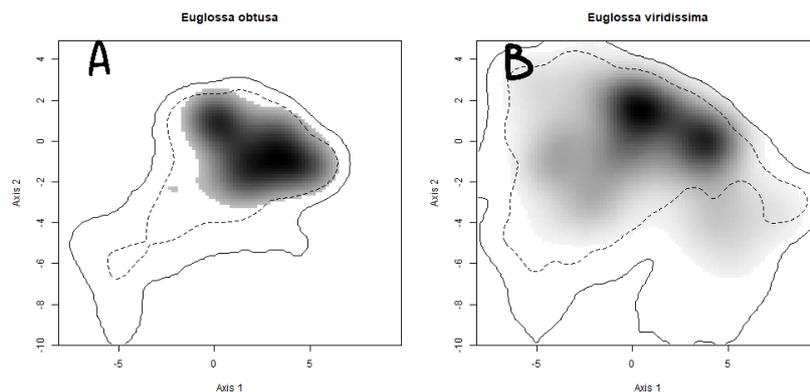


Figura 50. Densidad de ocurrencia en el espacio ambiental (*E. obtusa* gráfico A, *E. viridissima* gráfico B). Las líneas continuas encierran las áreas donde existen todas las condiciones ambientales disponibles. Las líneas discontinuas encierran donde existe el 50 % de las condiciones ambientales más frecuentes y las zonas más oscuras donde hay densidades más altas.

En cuanto al valor obtenido a través de la métrica D, fue un valor de 0.17, es decir, la ocurrencia de las especies en las condiciones óptimas de espacio ambiental de las especies es poco similar. En la explicación del traslape en el espacio ambiental (Figura 51), se observa en azul las condiciones ambientales de *E. obtusa* con un valor de 0, en rojo las condiciones ambientales de *E. viridissima* con 0.34 y en morado las condiciones ambientales que comparten ambas especies con 0.66; la parte morada es la de mayor extensión en el gráfico, por lo tanto las condiciones ambientales de ambas especies son similares, y en realidad se puede apreciar que nuevamente *E. obtusa* está contenida dentro de *E. viridissima*, resaltando que a pesar de que *E. viridissima* tiene contenida a la otra especie, todavía tiene bastante área que sólo está en rojo, es decir, tiene gran variabilidad de condiciones ambientales y mucha de esta no la comparte con *E. obtusa*. En la prueba de similitud (Figura 51) de nicho se obtuvo un valor de p de 0.0396, por lo que podemos considerar que las dos especies son más similares de lo esperado por el azar.

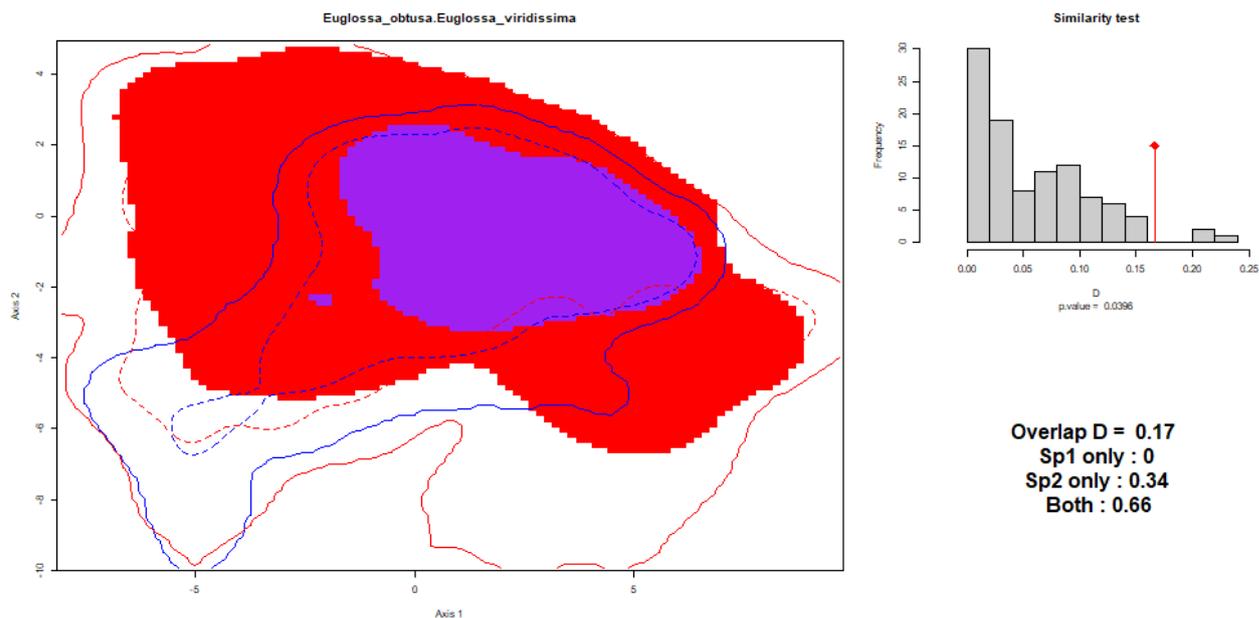


Figura 51. Traslape en el espacio ambiental. En azul se muestran las condiciones ambientales cubiertas por el nicho de la *E. obtusa*, en rojo las condiciones ambientales cubiertas por *E. viridissima* y en morado las condiciones ambientales cubiertas por ambas especies. A la derecha, se encuentra un histograma con los resultados de una prueba de similitud de nicho.

E. viridissima vs *E. dodsoni*

Los primeros dos componentes del análisis de componentes principales (PCA) explicaron el 74.25% de la varianza de los datos. Se observa a través del PCA los nichos graficados de ambas especies, a lo largo de los ejes de cada componente principal (Figura 52), en el caso de las ocurrencias (Figura 52A) se observa que entre las especies hay un pequeño traslape entre las elipses, y este representa menos de la mitad del área para cada especie; en el caso de las ocurrencias y los datos de fondo (Figura 52B), también existe una pequeña zona de traslape entre ambas especies, pero, los puntos de ambas especies sólo se combinan en la zona de traslape, y mientras se alejan de la zona de traslape estos se separa para cada especie. El tamaño de las elipses varía de manera visible mostrando *E. viridissima* un tamaño más grande que *E. dodsoni*, tanto para sólo las ocurrencias como las ocurrencias con datos de fondo.

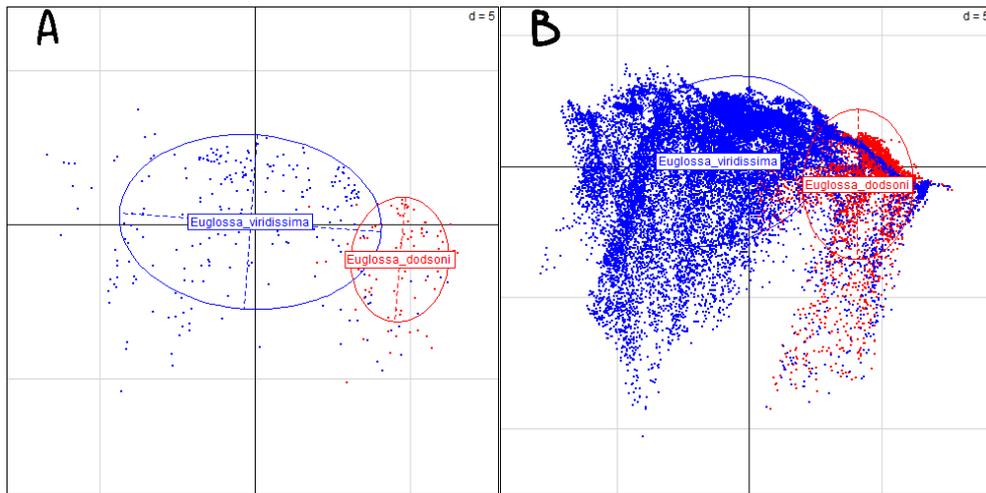


Figura 52. Análisis de componentes principales (PCA) con el conjunto de puntos de fondo. El gráfico A sólo presenta las ocurrencias, y el gráfico B presenta las ocurrencias y los datos de fondo. En azul está representada *E. viridissima* y en rojo *E. dodsoni*.

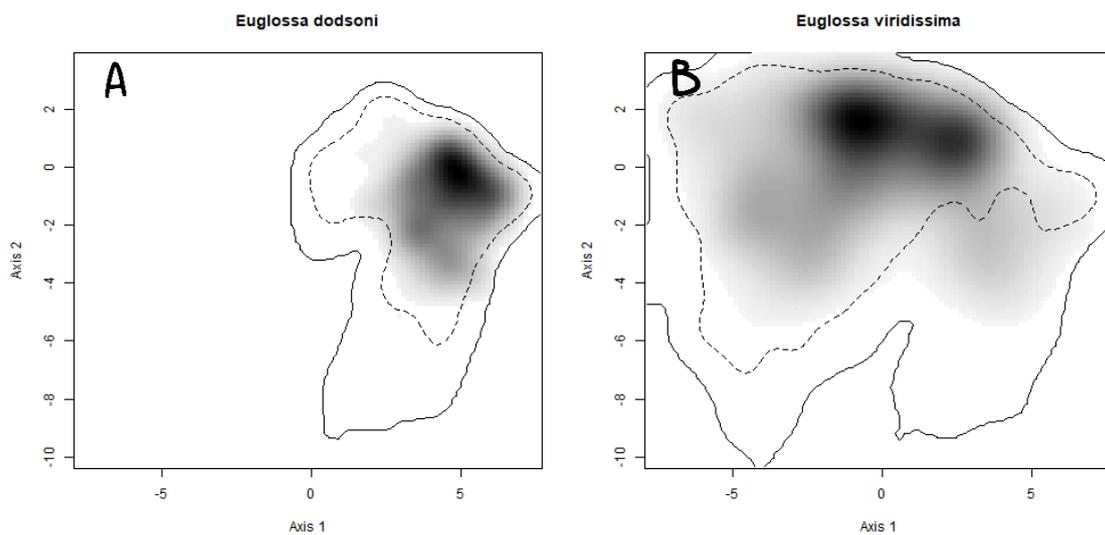


Figura 53. Densidad de ocurrencia en el espacio ambiental (*E. dodsoni* gráfico A, *E. viridissima* gráfico B). Las líneas continuas encierran las áreas donde existen todas las condiciones ambientales disponibles. Las líneas discontinuas encierran donde existe el 50 % de las condiciones ambientales más frecuentes y las zonas más oscuras donde hay densidades más altas.

Respecto a la densidad de ocurrencia para cada región del espacio ambiental (Figura 53): Las líneas continuas, todas las condiciones ambientales disponibles, *E. viridissima* (Figura 53B) presenta un área mucho mayor la cual se extiende

por casi todo el plano, y *E. dodsoni* (Figura 53A) se presenta un área menor, casi la mitad de *E. viridissima* (Figura 53B), que únicamente se concentra en la zona derecha del plano. Las líneas discontinuas, el 50% de las condiciones ambientales más frecuentes, de vuelta *E. viridissima* (Figura 53B) es la que presenta mayor área, concentrada en el área derecha– superior del plano, y *E. dodsoni* (Figura 53A) tiene un área menor e igual que el área marcada por las líneas continuas, esta se posiciona en la parte derecha del plano. Las áreas oscuras, la densidad más alta de ocurrencias para la especie, en *E. viridissima* (Figura 53 B) se presenta bastante extendida con escala de colores de grises; mientras *E. dodsoni* (Figura 53A) tiene una menor extensión con escala de grises.

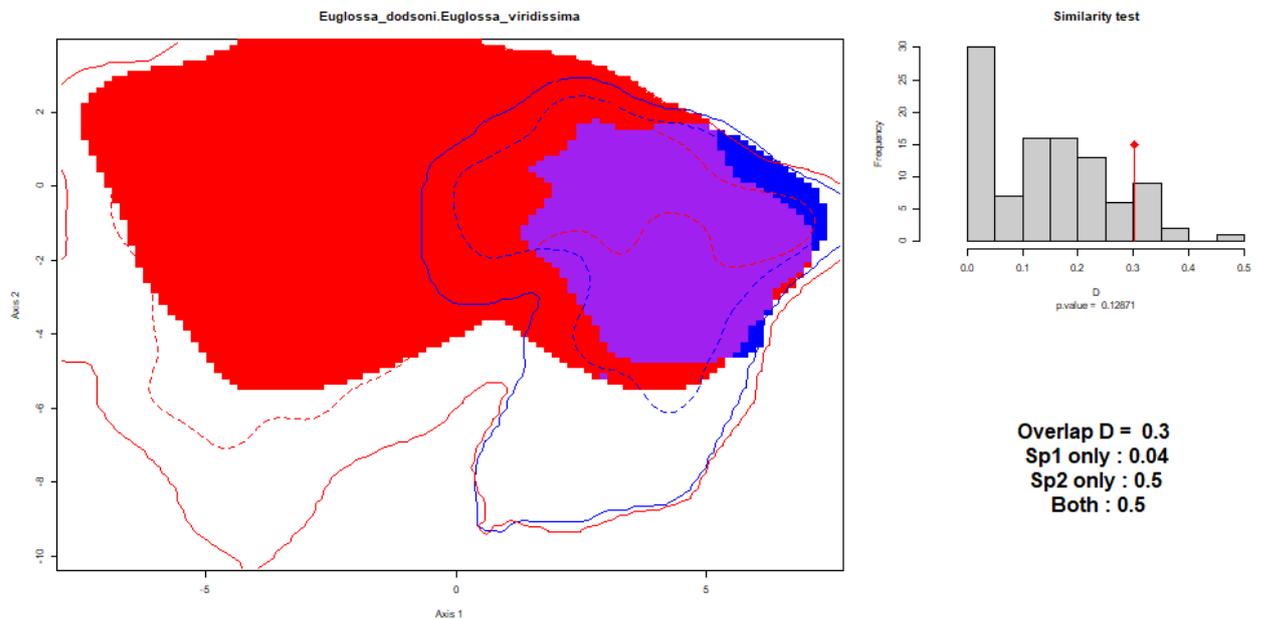


Figura 54. Traslaje en el espacio ambiental. En azul se muestran las condiciones ambientales cubiertas por el nicho de la *E. dodsoni*, en rojo las condiciones ambientales cubiertas por *E. viridissima* y en morado las condiciones ambientales cubiertas por ambas especies. A la derecha, se encuentra un histograma con los resultados de una prueba de similitud de nicho.

En cuanto al valor obtenido a través de la métrica D, fue un valor de 0.3, la ocurrencia de las especies en las condiciones óptimas de espacio ambiental de las especies es algo similar. En la explicación del traslaje en el espacio

ambiental (Figura 54), se observa en azul las condiciones ambientales de *E. dodsoni* con un valor de 0.04, en rojo las condiciones ambientales de *E. viridissima* con 0.5 y en morado las condiciones ambientales que comparten ambas especies con 0.5; la parte roja es la de mayor extensión en el gráfico, por lo tanto las condiciones ambientales de *E. viridissima* contemplan mayor variabilidad, además, de toda la mancha roja sólo una parte se comparte con la zona de traslape, mientras que en *E. dodsoni* la mayoría de su área está contenida en la zona de traslape. En la prueba de similitud (Figura 54) de nicho se obtuvo un valor de p de 0.12871, por lo que podemos considerar que las dos especies no son más similares de lo esperado por el azar.

Subgénero *Dasystilbe* vs Subgénero *Eurhytisma*

E. obrima vs *E. obtusa*

Los primeros dos componentes del análisis de componentes principales (PCA) explicaron el 66.75% de la varianza de los datos. En los nichos graficados de ambas especies a través del PCA (Figura 55), se observa en el gráfico que sólo contiene ocurrencias (Figura 55A) un evidente traslape, el cual representa más de la mitad en el caso de *E. obtusa* y casi la mitad en el caso de *E. obrima*; mientras que en el gráfico de las ocurrencias y datos de fondo (Figura 55B), la zona de traslape es mucho más amplia, casi abarcado a toda la superficie de *E. obtusa*, además, los puntos de ambas especies se entremezclan. El tamaño de las elipses en ambos gráficos se aprecia que *E. obrima* tiene un tamaño mayor que *E. obtusa*, sin embargo, esta variación no se aprecia a vista significativa.

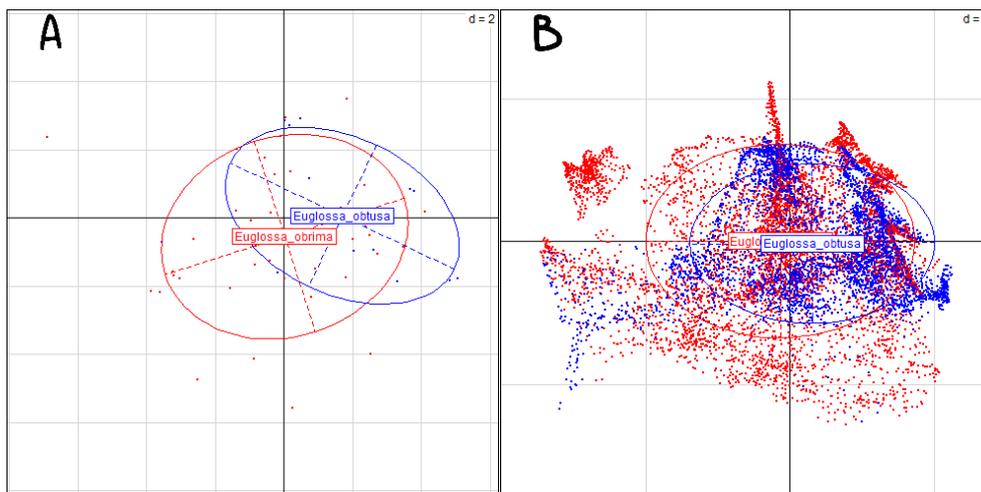


Figura 55. Análisis de componentes principales (PCA) con el conjunto de puntos de fondo. El gráfico A sólo presenta las ocurrencias, y el gráfico B presenta las ocurrencias y los datos de fondo. En azul está representada *E. obtusa* y en rojo *E. obrima*.

Respecto a la densidad de ocurrencia para cada región del espacio ambiental (Figura 56): El área rodeada por líneas continuas, todas las condiciones ambientales disponibles en *E. obrima* (Figura 56A) se presentan de manera más extensa en el plano, en un área mayor en comparación a *E. obtusa* (Figura 56B), la cual se extiende principalmente sobre el primer componente. El área rodeada por líneas discontinuas, el 50% de las condiciones ambientales más frecuentes,

en *E. obrima* (Figura 56A) se concentran principalmente en el área centro-derecha del primer componente y se extiende por todo el segundo componente, mientras que *E. obtusa* (Figura 56B) se reduce a un área que se encuentra en el centro-derecho del plano; ambas especies se tienen unos grupos que se separan de la masa central rodeada de líneas discontinuas. Las áreas oscuras, de densidad más alta de ocurrencias para la especie, en *E. obrima* (Figura 56A) es más extendida y la parte más oscura presenta una mancha grande continúa, entre tanto *E. obtusa* (Figura 56B) presenta una menor extensión, donde la mancha más oscura forma dos grupos, resaltando que la posición de las áreas en el plano resulta similar en ambas especies.

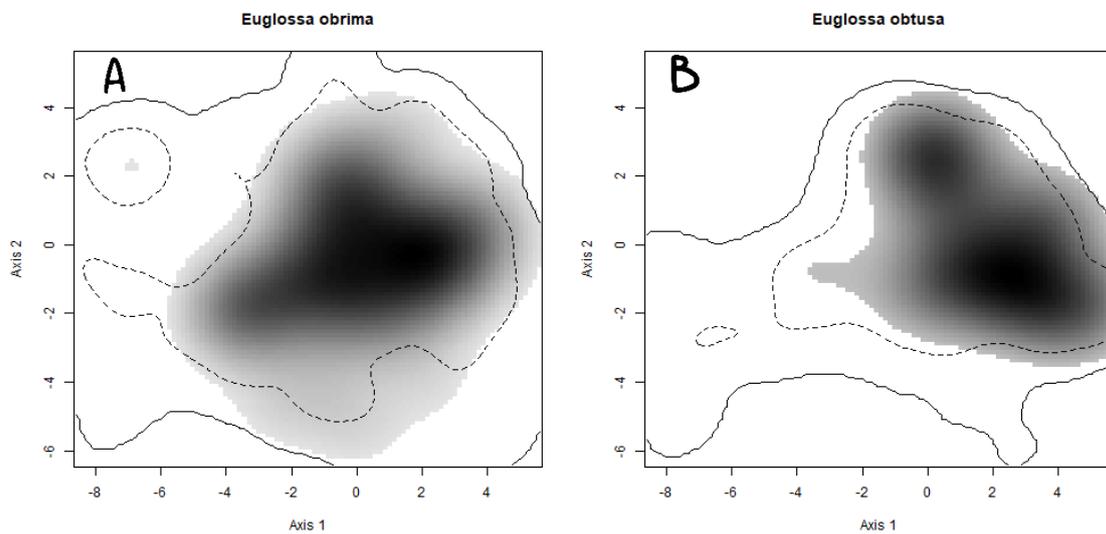


Figura 56. Densidad de ocurrencia en el espacio ambiental (*E. obrima* gráfico A, *E. obtusa* gráfico B). Las líneas continuas encierran las áreas donde existen todas las condiciones ambientales disponibles. Las líneas discontinuas encierran donde existe el 50 % de las condiciones ambientales más frecuentes y las zonas más oscuras donde hay densidades más altas.

En cuanto al valor obtenido a través de la métrica D, se obtuvo un valor de 0.47, es decir, la ocurrencia de las especies en las condiciones óptimas de espacio ambiental de las especies es similar para ambas especies. La explicación del traslape en el espacio ambiental (Figura 57), en azul se muestran las condiciones ambientales de *E. obrima* (0.26), en rojo las condiciones ambientales de *E. obtusa* (0.05) y en morado las condiciones ambientales que comparten ambas

especies (0.95), al ser la de mayor tamaño y valor, podemos sugerir que las especies comparten condiciones ambientales, y existe un traslape de nicho. En la prueba de similitud (Figura 57) de nicho se obtuvo un valor de p de 0.0099, por lo que podemos considerar que las dos especies son más similares de lo esperado por el azar.

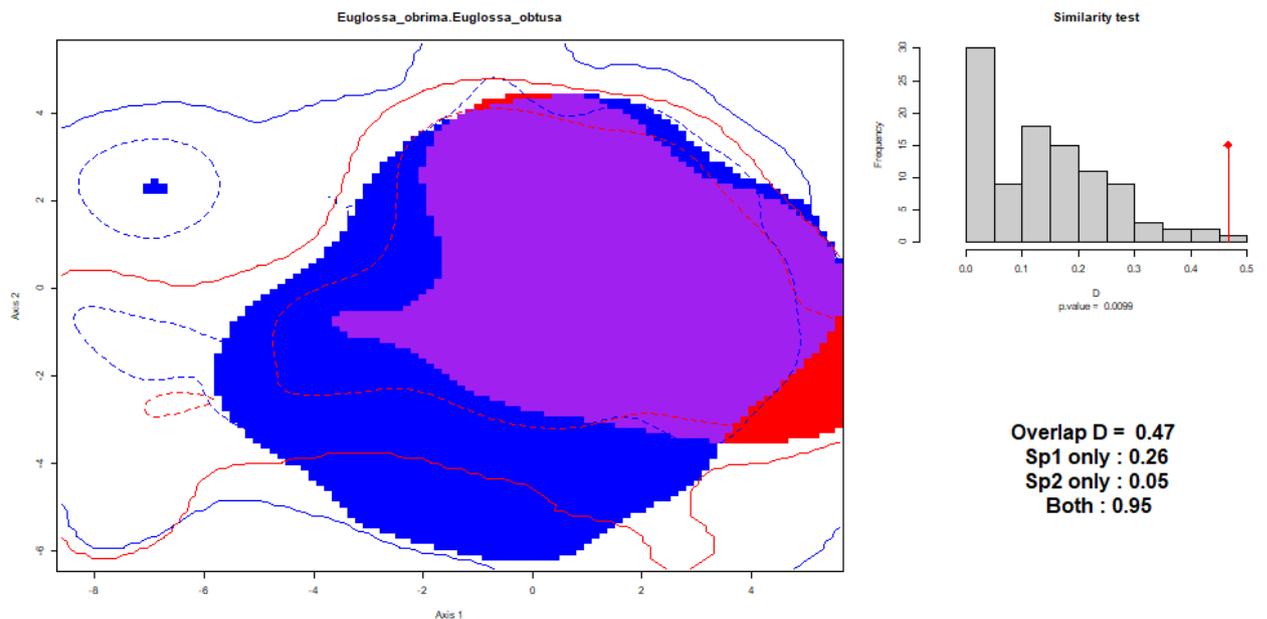


Figura 57. Traslape en el espacio ambiental. En azul se muestran las condiciones ambientales cubiertas por el nicho de la *E. obrima*, en rojo las condiciones ambientales cubiertas por *E. obtusa* y en morado las condiciones ambientales cubiertas por ambas especies. A la derecha, se encuentra un histograma con los resultados de una prueba de similitud de nicho.

E. obrima vs *E. dodsoni*

Los primeros dos componentes del análisis de componentes principales (PCA) explicaron el 72.78% de la varianza de los datos. En los nichos graficados de ambas especies a través del PCA (Figura 58), se observa en el gráfico de ocurrencias (Figura 58A) que no existe traslape entre las especies; además, que en cuestión de tamaño *E. dodsoni* tiene una elipse más pequeña, mientras que *E. obrima* es notablemente más grande, a pesar de la diferencia de puntos que en *E. dodsoni* son muchos más. En el gráfico de las ocurrencias y los datos de fondo (Figura 58B), existe un pequeño traslape entre las especies, en esta zona

los puntos de ambas especies se mezclan, pero, conforme nos alejamos de la zona, los puntos se quedan agrupados con su correspondiente especie; sobre el tamaño de las elipses se observa que *E. obrima* tiene un tamaño mayor que *E. dodsoni*.

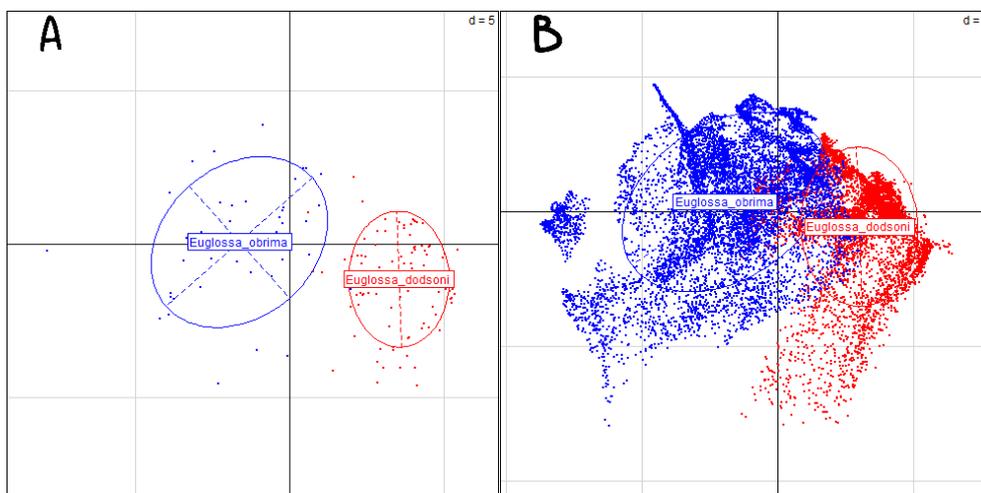


Figura 58. Análisis de componentes principales (PCA) con el conjunto de puntos de fondo. El gráfico A sólo presenta las ocurrencias, y el gráfico B presenta las ocurrencias y los datos de fondo. En azul está representada *E. obrima* y en rojo *E. dodsoni*.

Respecto a la densidad de ocurrencia para cada región del espacio ambiental (Figura 59): El área rodeada por líneas continuas, todas las condiciones ambientales disponibles, en *E. dodsoni* (Figura 59A) se presentan un área principalmente extendida en el segundo componente, pero, limitada en la parte derecha del primer componente acotada; *E. obrima* (Figura 59B), presenta un área más extendida, la cual tiende a concentrarse en la parte izquierda del plano. El área rodeada por líneas discontinuas, el 50% de las condiciones ambientales más frecuentes, en *E. dodsoni* (Figura 59A) se concentran principalmente en el área centro–derecho del plano, mientras que *E. obrima* (Figura 59B) presenta un área mayor, concentrada en la parte central del plano, además, de tener un grupo que se separan de la masa central. Las áreas oscuras, de densidad más alta de ocurrencias para la especie, en *E. dodsoni* (Figura 59A) la parte más oscura se reduce bastante, entre tanto *E. obrima* (Figura 59B) presenta una mayor extensión, donde existe más gama de grises, pero, la mancha más oscura se expande por el centro del plano.

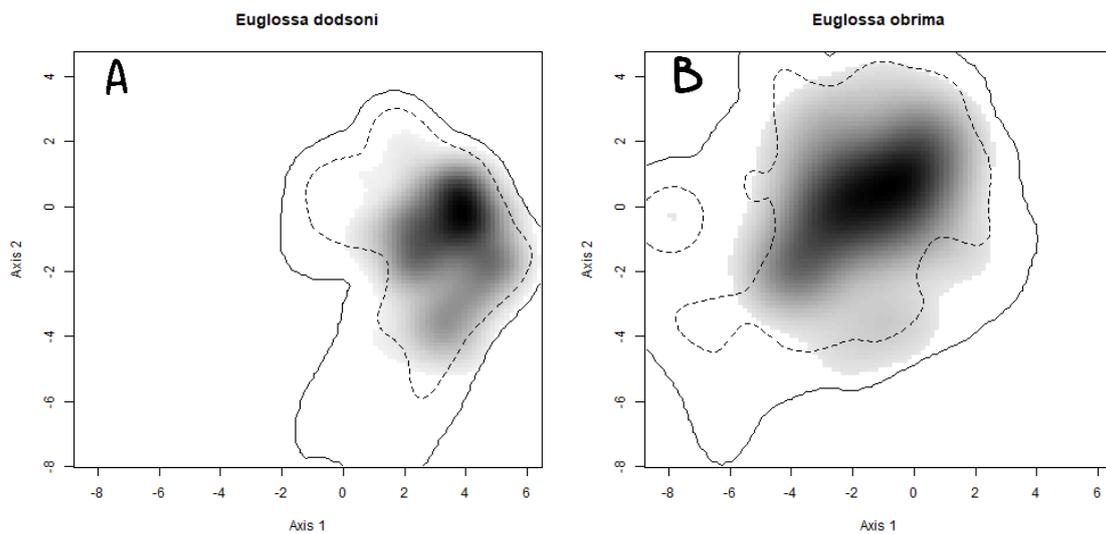


Figura 59. Densidad de ocurrencia en el espacio ambiental (*E. dodsoni* gráfico A, *E. obrima* gráfico B). Las líneas continuas encierran las áreas donde existen todas las condiciones ambientales disponibles. Las líneas discontinuas encierran donde existe el 50 % de las condiciones ambientales más frecuentes y las zonas más oscuras donde hay densidades más altas.

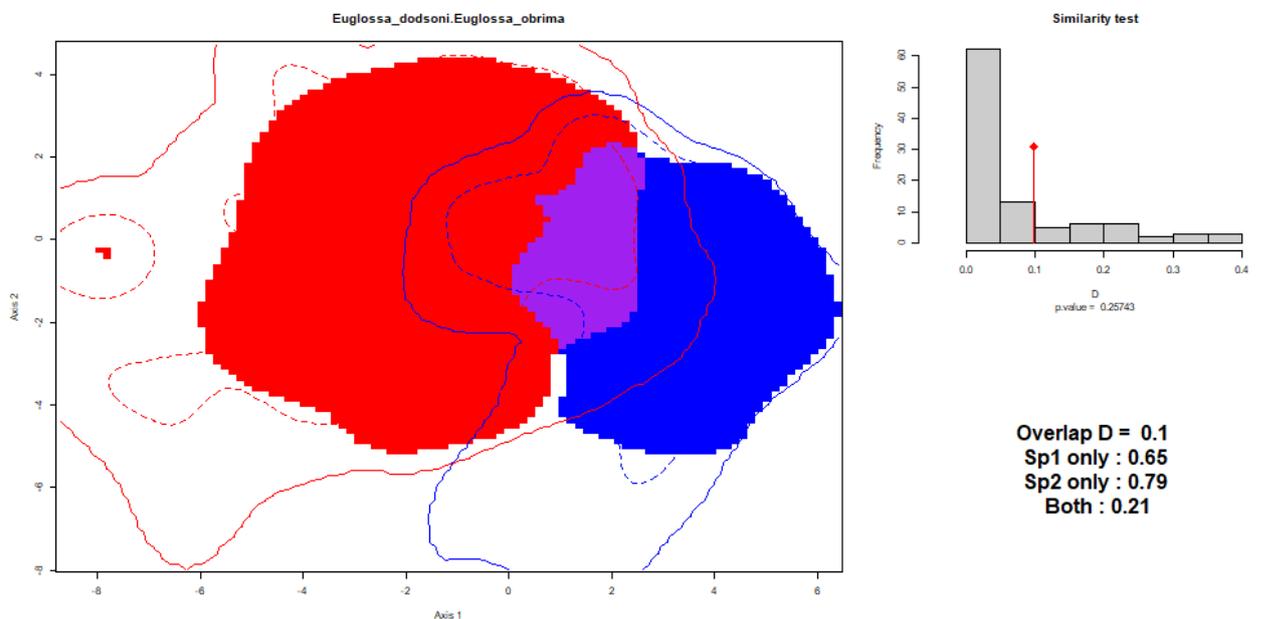


Figura 60. Traslape en el espacio ambiental. En azul se muestran las condiciones ambientales cubiertas por el nicho de la *E. dodsoni*, en rojo las condiciones ambientales cubiertas por *E. obrima* y en morado las condiciones ambientales cubiertas por ambas especies. A la derecha, se encuentra un histograma con los resultados de una prueba de similitud de nicho.

En cuanto al valor obtenido a través de la métrica D, se obtuvo un valor de 0.1, es decir, la ocurrencia de las especies en las condiciones óptimas de espacio ambiental de las especies no es tan similar. En el gráfico 60 se explica la forma cómo interactúan los nichos ecológicos, en azul se muestran las condiciones ambientales de *E. dodsoni* (0.65), en rojo las condiciones ambientales de *E. obrima* (0.79) y en morado las condiciones ambientales que comparten ambas especies (0.21), por lo tanto, el traslape para ambas especies es menor que su nicho individual, es decir, no comparten tantas condiciones ambientales. En la prueba de similitud (Figura 60) de nicho se obtuvo un valor de p de 0.25743, por lo que podemos considerar que las dos especies no son más similares de lo esperado por el azar.

E. villosa vs *E. obtusa*

Los primeros dos componentes del análisis de componentes principales (PCA) explicaron el 68.99% de la varianza de los datos. Se observa a través del PCA los nichos graficados de ambas especies (Figura 61), en el caso de las ocurrencias (Figura 61A) se observa que no hay traslape entre las especies, además, la elipse de *E. villosa* es más pequeño que el de *E. obtusa*. En el caso de las ocurrencias y los datos de fondo (Figura 61B), existe un pequeño traslape donde los puntos de ambas especies únicamente se combinan ahí, mientras que el tamaño de *E. obtusa* es mayor que el de *E. villosa*.

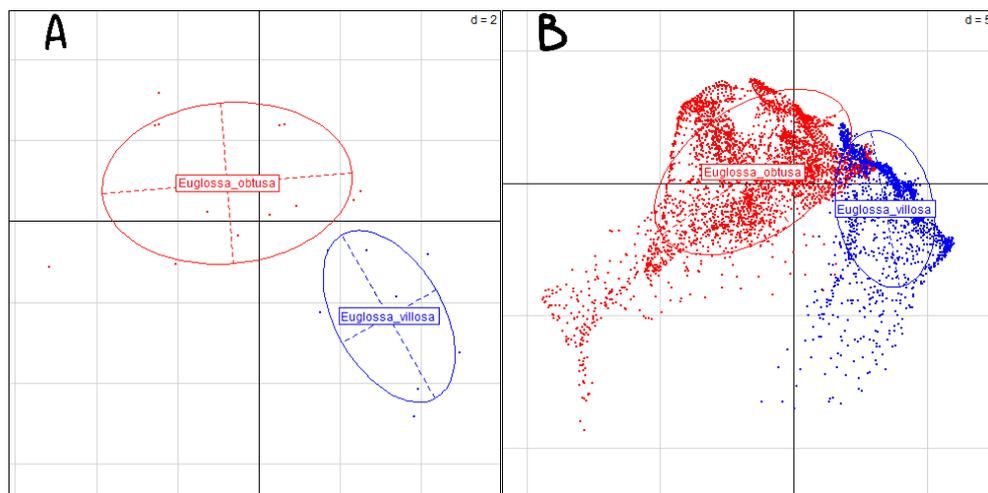


Figura 61. Análisis de componentes principales (PCA) con el conjunto de puntos de fondo. El gráfico A sólo presenta las ocurrencias, y el gráfico B presenta las ocurrencias y los datos de fondo. En azul está representada *E. villosa* y en rojo *E. obtusa*.

Respecto a la densidad de ocurrencia para cada región del espacio ambiental (Figura 62): El área rodeada por líneas continuas, todas las condiciones ambientales disponibles, *E. obtusa* (Figura 62A) presentan un área principalmente extendida en el segundo componente, aun así, más amplia que la de *E. villosa* (Figura 62B), la cual se encuentra acotada en la parte derecha del plano, pero, extendida en el segundo componente. El área rodeada por líneas discontinuas, el 50% de las condiciones ambientales más frecuentes, en *E. obtusa* (Figura 62A) el área reduce su extensión sobre el segundo componente ubicándose principalmente en la parte superior de este; igualmente *E. villosa* (Figura 62B) reduce su extensión sobre el segundo componente. Las áreas oscuras, de densidad más alta de ocurrencias para la especie, en *E. obtusa* (Figura 62A) el área se posiciona en la parte superior central del mapa, y la mayoría del área presenta colores oscuros; en la parte más oscura se reduce bastante, entre tanto *E. villosa* (Figura 62B) el área se concentra en la parte central–derecha del plano y con toda el área presentando un color oscuro.

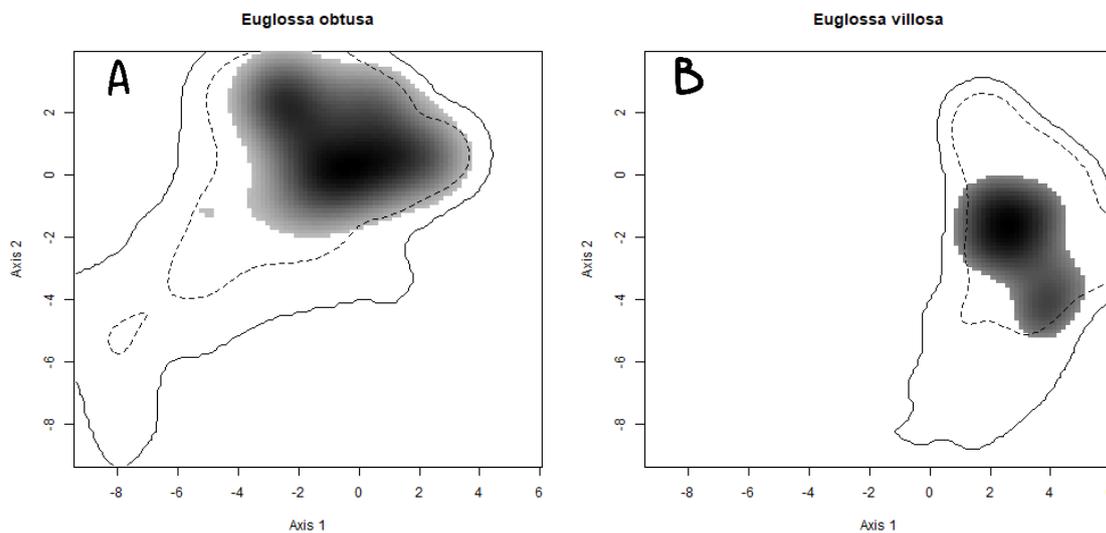


Figura 62. Densidad de ocurrencia en el espacio ambiental (*E. obtusa* gráfico A, *E. villosa* gráfico B). Las líneas continuas encierran las áreas donde existen todas las condiciones ambientales disponibles. Las líneas discontinuas encierran donde existe el 50 % de las condiciones ambientales más frecuentes y las zonas más oscuras donde hay densidades más altas.

En cuanto al valor obtenido a través de la métrica D, se obtuvo un valor de 0.08, es decir, la ocurrencia de las especies en las condiciones óptimas de espacio ambiental de las especies es no es similar. Esto se puede corroborar en el gráfico 63, en azul se muestran las condiciones ambientales de *E. obtusa* con un valor de 0.86, en rojo las condiciones ambientales de *E. villosa* con un valor de 0.56 y en morado las condiciones ambientales que comparten ambas especies con un valor de 0.44, es decir, los valores individuales de las especies son mayores al área que comparten. En la prueba de similitud (Figura 63) de nicho se obtuvo un valor de p de 0.12871, por lo que la similitud observada está dada por el azar.

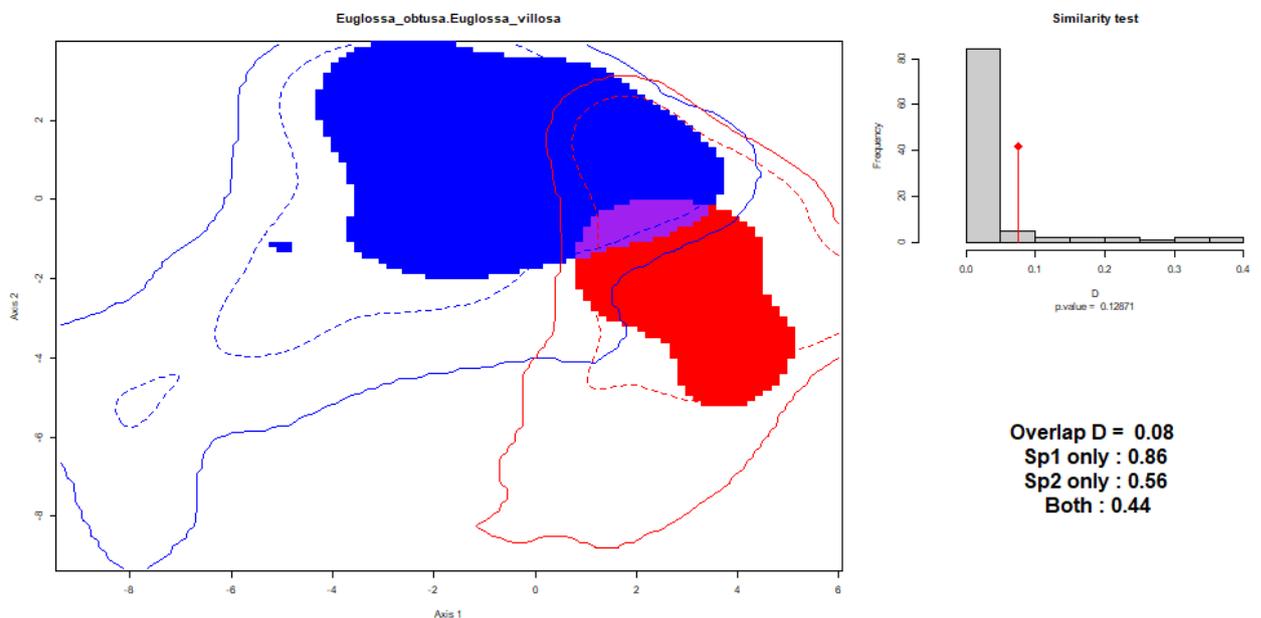


Figura 63. Traslape en el espacio ambiental. En azul se muestran las condiciones ambientales cubiertas por el nicho de la *E. obtusa*, en rojo las condiciones ambientales cubiertas por *E. villosa* y en morado las condiciones ambientales cubiertas por ambas especies. A la derecha, se encuentra un histograma con los resultados de una prueba de similitud de nicho.

E. villosa vs *E. dodsoni*

Los primeros dos componentes del análisis de componentes principales (PCA) explicaron el 60.76% de la varianza de los datos. En los nichos graficados de ambas especies a lo largo de los ejes de cada componente principal (Figura 64), se observa en el caso de las ocurrencias (Figura 64A) que las dos especies se traslapan de manera importante, *E. dodsoni* tiene una elipse mayor al de *E. villosa*, pero, ambas especies aún conserva áreas fuera de la zona de traslape. Mientras que en el caso de las ocurrencias y los datos de fondo (Figura 64B), existe una gran traslape, la elipse de *E. dodsoni* se nota mucho más grande que la de *E. villosa*, y de esta última sola una pequeña área se encuentra fuera de la zona de traslape, además, los puntos de *E. villosa*, se mezclan con lo puntos de *E. dodsoni*, pero, esta tiene puntos que no están en contacto con los de *E. villosa*.

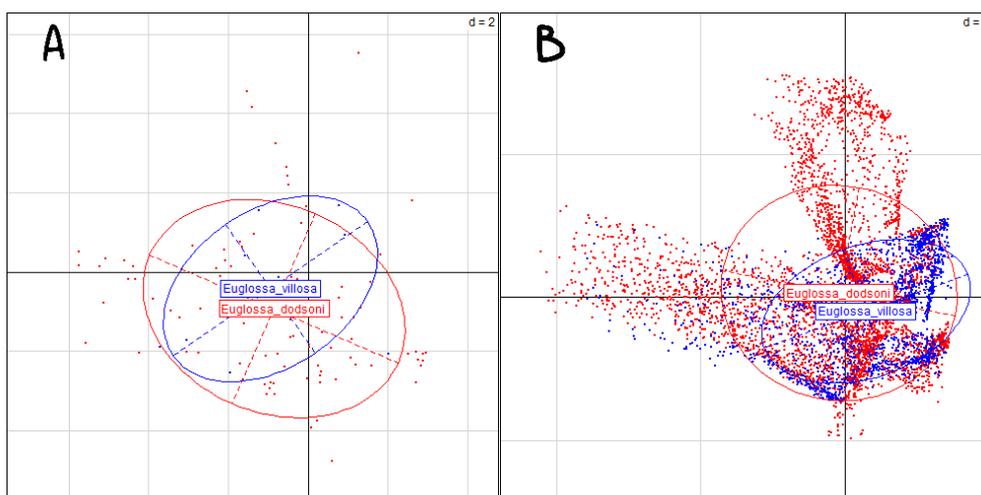


Figura 64. Análisis de componentes principales (PCA) con el conjunto de puntos de fondo. El gráfico A sólo presenta las ocurrencias, y el gráfico B presenta las ocurrencias y los datos de fondo. En azul está representada *E. villosa* y en rojo *E. dodsoni*.

Respecto a la densidad de ocurrencia para cada región del espacio ambiental (Figura 65): El área rodeada por líneas continuas, todas las condiciones ambientales disponibles, en *E. dodsoni* (Figura 65A) se muestra un área bastante extendida en todo el plano; y *E. villosa* (Figura 65B), presenta un área extendida sobre el primer componente, pero, delimitada en la parte de abajo del segundo componente. El área rodeada por líneas discontinuas, el 50% de las condiciones

ambientales más frecuentes, *E. dodsoni* (Figura 65A) sigue presentando un área mayor a la de *E. villosa* (Figura 65B), sin embargo, su área se reduce concentrándose en el área derecha del plano, mientras que *E. villosa* (Figura 65B) reduce su área casi a la mitad de la rodeada por líneas continuas, ubicándose en la esquina inferior derecha del plano. Las áreas oscuras, de densidad más alta de ocurrencias para la especie, en *E. dodsoni* (Figura 65A) sigue siendo mayor, sin embargo, las zonas con mayor tonalidad oscura son más pequeñas que las de *E. villosa* (Figura 65B).

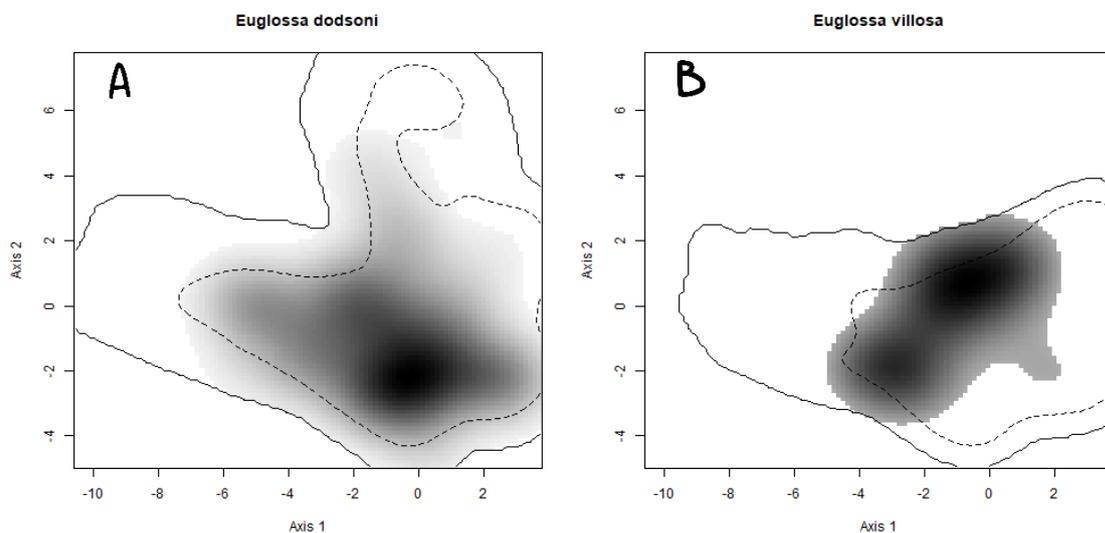


Figura 65. Densidad de ocurrencia en el espacio ambiental (*E. dodsoni* gráfico A, *E. villosa* gráfico B). Las líneas continuas encierran las áreas donde existen todas las condiciones ambientales disponibles. Las líneas discontinuas encierran donde existe el 50 % de las condiciones ambientales más frecuentes y las zonas más oscuras donde hay densidades más altas.

En cuanto al valor obtenido a través de la métrica D, se obtuvo un valor de 0.39, es decir, la ocurrencia de las especies en las condiciones óptimas de espacio ambiental de las especies es similar. En el gráfico 66 se observan el espacio ambiental, en azul se muestran las condiciones ambientales de *E. dodsoni* (0.39), en rojo las condiciones ambientales de *E. villosa* (0) y en morado las condiciones ambientales que comparten ambas especies (1), por lo cual ambas especies comparten condiciones ambientales, tanto que *E. villosa*, parece estar dentro de *E. dodsoni*. En la prueba de similitud (Figura 66) de nicho se obtuvo

un valor de p de 0.08911, por lo que podemos considerar que la similitud entre las dos especies está dada por el azar.

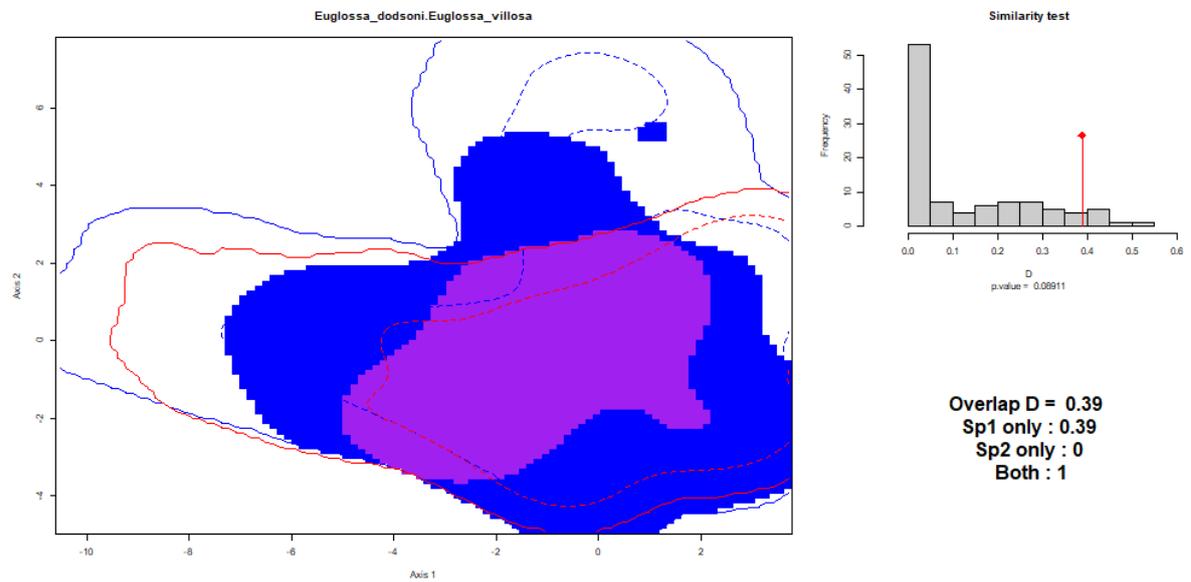


Figura 66. Traslapo en el espacio ambiental. En azul se muestran las condiciones ambientales cubiertas por el nicho de la *E. dodsoni*, en rojo las condiciones ambientales cubiertas por *E. villosa* y en morado las condiciones ambientales cubiertas por ambas especies. A la derecha, se encuentra un histograma con los resultados de una prueba de similitud de nicho.

Discusión

En este estudio se realizaron comparaciones de nicho ecológico de tres pares de especies hermanas del género *Euglossa*, para poner a prueba la premisa central del conservadurismo de nicho, es decir, si existe mayor similitud de nicho ecológico entre ellas, que con especies no tan cercanamente emparentadas y si este influyó en la especiación de dentro de estos subgéneros.

El par de especies del subgénero *Euglossa* fue el que mostraron mayor traslape. Mientras que en las comparaciones dentro de los otros dos subgéneros: *Dasystilbe* y *Eurhytisma*, el traslape en gráfico y la similitud (D de Schoener) de nicho fue bastante baja, los valores más bajos de las comparaciones ($D=0.05$, $D=0.06$, respectivamente). Por lo tanto, en el subgénero *Euglossa* existe mayor similitud dentro del subgénero, mientras que para *Dasystilbe* y *Eurhytisma* hay mayor similitud entre subgéneros que dentro de los subgéneros. En primera instancia podría considerarse que en dos de tres casos no se presenta conservadurismo de nicho y que puede deberse a que la similitud de nicho está mayormente influenciada por el factor geográfico e histórico, que por el filogenético. Sin embargo, en el subgénero *Euglossa* no es clara una mayor influencia de un factor (conservadurismo filogenético o geográfico) sobre otro, ya que son especies de reciente divergencia que comparten parte del área de distribución (simpátricas). Esta premisa donde el parentesco no es tan influyente como la distribución se ha presentado en otros trabajos. En un estudio realizado por Silva *et al.* (2014) donde se enfocaron en otros géneros de la tribu Euglossini (*Eulaema* y *Eufriesea*), concluyen que las especies simpátricas muestran mayor traslape de nicho independiente del parentesco, mientras que las especies alopátricas, aunque exista parentesco presentan menor grado de similitud de nicho. Este patrón no solo se presentó en abejas sino en ranas de la familia Dendrobatidae (Graham *et al.*, 2004), lagartijas del género *Anolis* (Losos *et al.*, 2003) y aves del género *Sylvia* (Böhning-Gaese *et al.*, 2003), donde la similitud de nicho está mayormente influida por la historia geográfica que por el parentesco filogenético.

La similitud de los nichos en el subgénero *Euglossa* (*E. dilemma* + *E. viridissima*), fue la mayor de todas las comparaciones, lo cual puede estar dado por varios factores y/o una combinación de éstos; estos por su distribución actual (simpátricas), su parentesco (especies hermanas) y su reciente divergencia, hace 150,000 años (Brand *et al.*, 2020). A pesar de que se considera que existe una separación de los linajes que está incompleta, se reconocen como dos especies soportadas, tanto por caracteres moleculares como morfológicos (Eltz *et al.*, 2011; Brand *et al.*, 2020) y se considera que la especiación entre ambas especies estuvo influenciada principalmente por cuestiones ecológicas, como la preferencia química de los machos hacia ciertos aromas, más que por un factor geográfico. Asimismo, en la comparación de las especies del subgénero *Euglossa* con las especies de los otros dos subgéneros, se obtuvieron altos valores de traslape; ambas especies, *E. dilemma* y *E. viridissima*, tienen una distribución amplia y comparten territorio con especies de los otros subgéneros, por lo tanto, hay una división de los nichos en una misma área geográfica con adaptación a diferentes ambientes y diferentes historias filogenéticas, lo hace que muestren similitud de nicho geográfico con todas las especies del presente estudio.

La similitud de los nichos dentro de los subgéneros *Dasystilbe* (*E. obrima* + *E. villosa*) y *Eurhytisma* (*E. obtusa* + *E. dodsoni*) fueron los que presentaron menor similitud de nicho, pero, si analizamos su distribución actual podemos observar en los mapas (Figura 27 y 30) que se trata de especies alopátricas, apoyando la premisa de Silva *et al.* (2014). En la comparación entre subgéneros observamos que los pares de especies *E. obrima* + *E. dodsoni* y *E. villosa* + *E. obtusa*, son especies alopátricas y no relacionadas, obtuvieron poca similitud y un pequeño traslape; de manera contraria, las especies no relacionadas, pero, simpátricas mostraron mayor similitud y traslape de nicho: *E. obrima* + *E. obtusa* y *E. villosa* + *E. dodsoni*.

Un caso interesante es la similitud existente entre *E. villosa* y *E. dodsoni*, en donde observamos mayor similitud de nicho entre ellas que con las otras especies, a pesar de no estar relacionadas podemos observar que son especies simpátricas, y comparten parte de su distribución (Figura 8 y 9), por lo tanto se

justificaría esta similitud, sin embargo, al realizar la prueba de similitud de nicho en el espacio ambiental observamos que la similitud no es diferente de lo esperado por el azar, resultado que consideramos está influenciado por el tamaño de muestra, específicamente por parte de *E. villosa* que tiene muy pocos registros. No descartamos que el valor de p nos da una idea o hipótesis de cómo se comportan nuestros datos, pero debemos de tomar con cuidado su interpretación ya que el valor de p cuenta con varias limitaciones (Halsey, 2019); y muy probablemente si aumentamos la muestra, nos dé valores significativos. Otro ejemplo donde la falta de muestra afecta es en la métrica D , ya que esta depende en gran medida de los datos de fondo seleccionado, y en la gran mayoría de los casos, a menor cantidad de puntos, menor número de puntos de fondo y por ende, menor valor de la métrica D . Lamentablemente, debido a la falta de muestreo y acceso a más bases de datos, nuestros modelos de nicho o resultados de comparaciones se pueden ver afectados, no obstante, consideramos que nuestros resultados pueden ser una buena aproximación para comprender la historia evolutiva de estas especies. Peterson (2011) hace una revisión de diferentes trabajos sobre conservadurismo de nicho y determina que uno de los factores importantes para los resultados de los diferentes trabajos es la metodología, la cual puede estar influida por el muestreo, es decir la cantidad de datos y que consideramos que es un factor importante en el presente estudio; la disponibilidad ambiental, qué tantas variables ambientales usar y cómo éstas afectan de manera diferente, nivel de importancia, a unas y otras especies; y el ajuste del modelo la manera en que se usa las mismas limitantes de los índices. por lo cual las diferentes conclusiones de conservadurismo de nicho se pueden deber a un artefacto metodológico (Peterson, 2011).

El género *Euglossa* se formó hace aproximadamente 20–25 millones de años (Ramírez *et al.*, 2010), la reconstrucción filogenética de la tribu Euglossini sugiere que han existido muchos eventos de dispersión en regiones separadas durante el Mioceno–Plioceno. Los autores sugieren que varios linajes de *Euglossa* se diversificaron en Sudamérica y luego se dispersaron a través del archipiélago Proto-Antillano para finalmente llegar a establecerse en México, sin embargo, otras divergencias del género coinciden con la formación del Istmo de Panamá el cual inició hace 22–23 millones de años (Rebêlo, 2001) y finalizó hace 2

millones de años (Rebêlo, 2001), generando divisiones entre linajes centroamericanos y sudamericanos, tal es el caso de *E. dodsoni* y *E. obtusa* que diversificaron hace 2–5 millones de años, y *E. (Dasystilbe) villosa* del resto de las especies del género hace 13–17 millones de años.

El trabajo realizado por Ramírez *et al.* (2010) es un buen referente para comprender la historia evolutiva y biogeográfica de las abejas de las orquídeas, sin embargo, en parte también es una limitante para describir e hipotetizar patrones de similitud de nicho entre y dentro de los subgéneros presentados en este estudio, debido a que dos de las especies estudiadas en el presente trabajo, no están contempladas en la filogenia y la calibración con reloj molecular, por lo cual se hace complicado elaborar una hipótesis acerca de la similitud encontrada. Una de ellas es *E. dilemma*, para quien estudios posteriores confirman su estrecha relación con *E. viridissima* y cuando ambas especies divergieron (Eltz *et al.*, 2011).

En el caso del Subgénero *Dasystilbe*, se sabe divergió hace aproximadamente 13–17 millones de años (Ramírez *et al.*, 2010) de los demás subgéneros, sin embargo, estos resultados se obtuvieron de un análisis hecho únicamente con representantes de la especie *E. villosa*, por lo tanto, no existe información disponible de cuándo *E. villosa* y *E. obrima* divergieron y hasta ahora las únicas pertenecientes a *Dasystilbe*, aunque existe cierta similitud con el caso del par de especies hermanas del subgénero *Eurhytisma* tomadas para este trabajo, donde *E. (Eurhytisma) obtusa* + *E. (Dasystilbe) obrima* comparten parte de su área de distribución y su nicho es más similar entre ellas que con sus especies hermanas; de la misma manera *E. (Eurhytisma) dodsoni* + *E. (Dasystilbe) villosa* comparten más similitud de nicho entre ellas que con sus especies hermanas, por lo que consideramos que las abejas del subgénero *Dasystilbe*, a pesar de no contar con una filogenia donde estén las dos especies, sufrieron un escenario similar a las del subgénero *Glossurella*, donde la formación del Istmo de Panamá influyó en su diversificación.

Si bien consideramos que en dos subgéneros la similitud encontrada en los nichos está mayormente influida por una historia biogeográfica similar que, por

una relación de parentesco, no descartamos que factores ecológicos, como la preferencia de aroma de los machos, tasas de competencia o diferencias de microhábitat (Silva *et al.* 2014), también influyen en la dinámica del nicho ecológico de las especies, pero el enfoque y escala del trabajo no permite conocer su influencia. Además, no descartamos que la cantidad de datos utilizados, que en dos especies fueron pocos, así como el método utilizado de alguna manera influyeron en los resultados obtenidos (Warren *et al.*, 2008; Peterson, 2011).

En cuanto a los modelos de nicho realizados por especie, el modelo generado para *E. dodsoni* fue un buen modelo con valores altos de AUC y baja omisión, sin embargo, los modelos realizados para *E. viridissima*, *E. dilemma* y *E. obrima*, a pesar de tener un valor aceptable de AUC, su tasa de omisión es alta. Y los modelos generados para *E. villosa* y *E. obtusa*, fueron modelos con tasas de omisión altas, esto posiblemente debido a la baja cantidad de registros que se obtuvieron. Para *E. villosa* casi una cuarta parte de los datos fueron excluidos por el modelo, en otras palabras, de los nueve registros con los que se realizó el modelo se están excluyendo dos registros y únicamente generando un modelo con siete registros, es decir, muy pocos datos, y a pesar de que la validación fue por el método de Jackknife, la cantidad de datos es muy poca para tener un modelo robusto. De manera similar para *E. obtusa* se obtuvo una tasa de omisión del 23%, es decir, aproximadamente tres registros. La baja cantidad de datos en insectos generalmente se debe a que hay a pocos muestreos.

En los mapas generados por los modelos observamos que las altas probabilidades de presencia son variadas entre las seis especies. En *E. dilemma* principalmente resaltan las zonas donde existen registros de la especie, sin embargo, en la Península de Yucatán, donde también existen registros de la especie, la idoneidad ambiental no es tan alta. En *E. viridissima*, se conservan como zonas de alta presencia donde está registrada la especie, pero la probabilidad de encontrarla se reduce igualmente en la Península de Yucatán y en Honduras y Nicaragua, donde todavía no existen registros. Para *E. obrima* aumenta un poco hacia las áreas de alta probabilidades de presencias, abarcando parte de Belice, pero, de manera general se conservan las zonas de

alta probabilidad donde hay registros de la especie. Finalmente, *E. dodsoni* las áreas de mayor probabilidad se acotan al sur, a Costa Rica y Panamá, sin embargo, parece interesante que no existan registros en la mayoría de la región que abarca Nicaragua, y el mapa generado por el modelo indique que en esa zona existe muy poca o nula idoneidad ambiental de la especie, y que los registros obtenidos para Honduras tengan poca idoneidad ambiental en los mapas, por lo que probablemente esos registros de *E. dodsoni* reportados para Honduras estén mal identificados y en realidad se trate de registros de *E. obtusa*.

De las variables que se mantuvieron en la mayoría de las especies fueron: la temperatura media anual, que en el caso de *E. viridissima* y *E. villosa* la mayor presencia de la especie se encuentra en temperaturas bajas, aproximadamente entre los 5°C y los 10°C, aunque en el caso de *E. villosa* debe tomarse con cautela, debido a la poca cantidad de datos con las que se realizó el modelo, en el caso de *E. viridissima* la especie muestra una distribución amplia podría presentar tolerancia a diversas variaciones de temperatura. Recientemente, Falcón–Brindis et al. (2018) registraron a esta especie en la Península de Baja California, fuera del área donde anteriormente se había reportado, donde de acuerdo con datos de INEGI (2020) la temperatura promedio está entre los 19°C a 20°C, pero, la mínima es de entre los 5°C– 9°C. En el caso de *E. dilemma* y *E. dodsoni* existe mayor idoneidad ambiental aproximadamente a los 20 °C, temperatura característica del neotrópico (Hartshorn, 2002; Jaramillo, 2012) donde se distribuyen principalmente estas abejas. Finalmente, *E. obrima* resalta al tener mayor intervalo de temperaturas donde existe mayor presencia, al contemplar temperaturas bajas (10°C–15°C) como temperaturas altas entre los 20°C y los 25°C. En *E. obtusa*, la temperatura anual no fue importante para el modelo, pero, el modelo realizado fue malo debido a la cantidad de información disponible.

Otra variable, relacionada con la temperatura, que influyó en la mayoría de las especies fue la isothermalidad, oscilación de temperatura durante el día en comparación con la variación anual, valores altos indican que la variación de temperatura al día es igual a la anual (Williams, 2007; Soledad & Katinas, 2015). En la mayoría de las especies donde se presentó la variable (para *E. villosa*, la

variable no fue importante para el modelo) la isotermalidad presentó un valor entre el 70% y el 80%, valores considerados altos, por lo tanto, es más probable encontrar a las especies en zonas donde la temperatura diaria y anual no varíe tanto. Sin embargo, *E. obtusa* obtuvo un valor de 50% de isotermalidad cuando existe mayor presencia de la especie, esto es que la variación de la temperatura durante el día sea la mitad a la variación anual de la temperatura.

La última variable relacionada con temperatura que tuvo influencia en cuatro de las seis especies (excepto *E. villosa* y *E. obtusa*) fue el rango diario de temperatura o variación de la temperatura durante el día. En las cuatro especies la mayor idoneidad ambiental está entre los 13 °C y los 18 °C, datos sobre el clima neotropical muestran que la variación de temperatura en un día soleado es más grande que la diferencia que existe entre los días cálidos y fríos (Hartshorn, 2002), y esta es aproximadamente 14 °C, que esta variación aumenta en regiones montañosas (Hartshorn, 2002).

La precipitación anual fue la variable relacionada con precipitación que contribuye de manera importante a la distribución de cinco especies (excepto *E. villosa*), esta variable se comportó casi de manera similar en todas las especies, ya que, a precipitaciones altas, la idoneidad ambiental de las especies también es alta; la única diferencia es para *E. obrima* y *E. dodsoni*, cuya probabilidad comienza a ser alta a los 2,000 mm, mientras que para el resto a los 4,500 mm. Este tipo de precipitación es muy característico y normal en el neotrópico, donde la precipitación anual está por arriba de los 1,800 mm (Williams, 2007; Soledad & Katinas, 2015), por lo cual los resultados obtenidos son congruentes.

La humedad específica media fue considerada en cuatro de las seis especies (a excepción de *E. villosa* y *E. obtusa*) donde la variabilidad de humedad entre las mismas no es mucha. En *E. dilemma*, la idoneidad ambiental se encuentra por arriba de los 1,700 (Kg agua/ Kg aire); para *E. viridissima* tiene dos picos donde hay mayor probabilidad en los 1,000 (Kg agua/ Kg aire) y los 1,800 (Kg agua/ Kg aire), *E. obrima* tiene mayor presencia en humedades mayores a los 1,100 (Kg agua/ Kg aire) y *E. dodsoni* un pico en los 1,900 (Kg agua/ Kg aire). La humedad en el neotrópico en una época es elevada, ya que es traída por los vientos en el

mar Caribe, que se descargan en el barlovento de las sierras y cordilleras de México hasta Venezuela (Hartshorn, 2002), mientras que en sotavento los vientos viajan con poca humedad, prolongando la estación seca, como ejemplo la costa del Pacífico (Hartshorn, 2002), lo que explicaría los dos picos en *E. viridissima* al distribuirse ampliamente en el continente americano, abarcando regiones del Pacífico como del Atlántico, al igual que en *E. obrima* se explicaría que a partir de los 1,100 (Kg agua/ Kg aire) ya que algunos registros se localizan en Chiapas y Guatemala. La estacionalidad de la humedad o desviación estándar de la humedad específica media es otra variable que influyó de manera similar en las cuatro especies anteriormente mencionadas con un valor de 20,000 (Kg agua/ Kg aire).

En insectos, en general, existe desinformación acerca de la distribución de las especies y su taxonomía. En este caso, esto influyó de manera importante en nuestros resultados, sin embargo, consideramos que éstos muestran una aproximación de las relaciones ambientales entre las especies, además pueden ayudar a entender los patrones de especiación. A pesar de la cantidad de datos, nuestros resultados concuerdan con estudios anteriores para analizar el conservadurismo de nicho. Cabe resaltar la importancia de usar otras variables como los remanentes de vegetación originales o los recursos aromáticos de las abejas de las orquídeas en los modelos las cuales pudieran llegar a entender la dinámica ecológica y evolutiva de las especies.

Conclusiones

- El subgénero *Euglossa* fue el único donde existió mayor similitud de nicho ecológico entre sus especies hermanas.
- Las especies de los subgéneros *Dasystilbe* y *Eurhytisma* mostraron poca similitud en los nichos ecológicos dentro de los subgéneros, con los valores más bajos de todas las comparaciones.
- Las especies simpátricas que no tienen una relación filogenética cercana tuvieron mayor similitud de nicho, pero, no tanto como cuando están relacionadas.
- La premisa de conservadurismo de nicho ecológico no se cumplió y la similitud de nicho estuvo mayormente influida por la historia biogeográfica de las especies, por lo tanto, el conservadurismo de nicho no ha sido influyente en la divergencia de los linajes.
- Las variables de temperatura, precipitación y humedad influyen en todos los modelos de nicho realizados.
- Todas las especies tienen mayor probabilidad de encontrarse en temperaturas entre los 17°C y 25°C, con precipitación abundante y, a excepción de *E. obrima* asociado con humedad alta.
- La poca cantidad de registros de las especies *E. villosa* y *E. obtusa*, no permitió realizar modelos robustos y comparaciones significativas, además, dificultó la interpretación de la influencia de variables como temperatura, precipitación y humedad sobre su distribución.

Referencias Bibliográficas

Ascher J. S. & Pickering J. (2018). *Discover Life bee species guide and world checklist (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila)*. [En línea] Disponible en: http://www.discoverlife.org/mp/20q?guide=Apoidea_species

Böhning-Gaese K., Schuda M.D. & Helbig A.J. (2003). Weak phylogenetic effects on ecological niches of *Sylvia* warblers. *J. Evol. Biol.* 16:956–965

Bougeard S. & Dray S. (2018). Supervised Multiblock Analysis in R with the ade4 Package. *Journal of Statistical Software* 86(1): 1–17. doi: 10.18637/jss.v086.i01

Brand P., Hinojosa-Díaz I.A., Ayala R., Daigle M., Yurrita Obiols C.L., Eltz T. & Ramírez, S.R. (2020). The evolution of sexual signaling is linked to odorant receptor tuning in perfume-collecting orchid bees. *Nature Communications*. 11 (204): 1–11

Broennimann O., Di Cola V. & Guisan A. (2021). *ecospat: Spatial Ecology Miscellaneous Methods*. R package version 3.2. <https://CRAN.R-project.org/package=ecospat>

Cameron S. A. & Mardulyn P. (2001). Multiple molecular data sets suggest independent origins of highly eusocial behaviour in bees (Hymenoptera: Apinae). *Systematic Biology*. 50: 194–214

Chessel D., Dufour A. & Thioulouse J. (2004). The ade4 Package – I: One-Table Methods. *R News* 4(1): 5–10. <URL: <https://cran.r-project.org/doc/Rnews/>>

Chichilnisky G. & Heal G. (1998). Economic returns from the biosphere. *Nature*, 391: 629–630

CONABIO. (2021). Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad. Registros de ejemplares. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ciudad de México, México. Acceso 27 de febrero de 2021 [En línea] <https://www.snib.mx/>

- Costanza R., d'Arge R., de Groot R., Farber S. & Grasso M. (1997). The value of the world's service and natural capital. *Nature*, **387**: 253–260
- Dray S. & Dufour A. (2007). The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software* **22**(4): 1–20. doi: 10.18637/jss.v022.i04
- Dray S., Dufour A. & Chessel D. (2007). The ade4 Package – II: Two–Table and K–Table Methods. *R News*, **7**(2): 47–52.
- Dressler R.L. (1979) *Eulaema bombiformis*, *E. meriana*, and mullerian mimicry in related species (Hymenoptera: Apidae). *Biotropica* **11**: 144–151.
- Dressler R.L. (1982). New species of Euglossa. II. (Hymenoptera: Apidae). *Revista de Biología Tropical* **30**(2): 121–129.
- Eliosa H.R., Nieto A. & Navarro M.C. (2010). Conservadurismo filogenético del nicho ecológico un enfoque integral de la evolución. *Ciencias*. 98: 64–69
- Elton C. (1927) *Animal ecology*. Sedgwick and Jackson, Londres, Inglaterra.
- Eltz, T., Fritsch, F., Zimmermann, Y., Pech, J., Ramirez, S.R., Quezada–Euan, J.J.G. y Bembe, B. (2011). Characterization of the orchid bee *Euglossa viridissima* (Apidae: Euglossini) and a novel cryptic sibling species, by morphological, chemical, and genetic characters". *Zoological Journal of the Linnean Society*. 163: 1064–1076.
- Engel M.S. (2021). A key to the subgenera of the orchid bee genus *Euglossa* (Hymenoptera: Apidae). *Entomologist's Monthly Magazine* **157**: 225–241
- Engel M.S. & Rasmussen C. (2020). Corbiculate Bees. En: C. K. Starr (ed.), *Encyclopedia of Social Insects*. Springer, Berlin. pp. 1–9
- Falcón–Brindis A., Ayala R., Jiménez M.L. & Hinojosa–Díaz I.A. (2018). A missing piece in the puzzle: the presence of *Euglossa viridissima* in the Baja California Peninsula (Hymenoptera, Apidae). *ZooKeys* **726**: 15–23

Ferrari R.R., Nemésio A. & Silveira F.A. (2017). Phylogeny of the orchid–bee genus *Euglossa* Latreille (Hymenoptera: Apidae), with emphasis on the subgenera *E. (Glossura)* Cockerell and *E. (Glossuropoda)* Moure. *Zoologischer Anzeiger* **267**: 82–100

Fick S.E. & Hijmans R.J. (2017). WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **37**(12): 4302–4315

GBIF.org (2021a). *Euglossa dilemma*. Acceso 20 de julio de 2021 [En línea] GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.xdqhq4>

GBIF.org (2021b). *Euglossa dodsoni*. Acceso 11 de julio de 2021 [En línea] GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.2r57f4>

GBIF.org (2021c). *Euglossa obrima*. Acceso 20 de julio de 2021 [En línea] GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.t6k4r6>

GBIF.org (2021d). *Euglossa obtusa*. Acceso 11 de julio de 2021 [En línea] GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.ubgt7v>

GBIF.org (2021e). *Euglossa villosa*. Acceso 20 de julio de 2021 [En línea] GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.4xv2t2>

GBIF.org (2021f). *Euglossa viridissima*. Acceso 20 de julio de 2021 [En línea] GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.7fa7qr>

Ghassemi–Khademi T. (2018). New insight into the phylogeny of the orchid bees (Apidae: Euglossini). *Journal of Wildlife and Biodiversity* **2**(1): 19–35.

Genaro J.A., Hinojosa–Díaz A.I. & McDowell Johnson L. (2020) First record of the orchid bee *Euglossa dilemma* (Hymenoptera: Apidae) in Hispaniola, the Antilles. *Insecta Mundi* 0779: 1–5

Google Earth (2021). Google Earth Pro versión: Versión 7.3.4.

Graham C.H., Ron S.R., Santos J.C., Schneider C.J & Moritz C. (2004). Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanism in Dendrobatid Frogs. *Evolution* **58**(8): 1781–1793

Grinnell J. (1917). The Niche–Relationship of the California Thrasher. *The Auk* **3**(4): 427– 433

Halsey L.G. (2019). The reign of the p–value is over: what alternative analyses could we employ to fill the power vacuum? *Biol. Lett.* **15**: 20190174. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2019.0174>

Hanley J.A. & McNeil B.J. (1982). The Meaning and Use of the Area under a Receiver Operating Characteristic (ROC) Curve. *Diagnostic Radiology* **143**(1): 29–36

Hartshorn G.S. (2002). Biogeografía de los bosques neotropicales. En: Kattan G.H. & Guariguata M.R. Ecología y conservación de los bosques neotropicales. Ediciones LUR, Cartago, Costa Rica

Hijmans RJ, Phillips S, Leathwick J & Elith J (2020). dismo: Species Distribution Modeling. *R package version 1.3-3*. <https://CRAN.R-project.org/package=dismo>

Hinojosa–Díaz I.A. (2010). *Comparative Genital Morphology, Phylogeny, and Classification of the Orchid Bee Genus Euglossa Latreille (Hymenoptera: Apidae), with Distributional Modeling of Adventive Euglossines*. Tesis para obtener el grado de Doctorado, University of Kansas.

Hinojosa–Díaz I.A. & Brosi B.J. (2013). First records and description of metallic red females of *Euglossa (Alloglossura) gorgonensis* Cheesman, with notes on color variation within the species (Hymenoptera, Apidae). *ZooKeys* **335**: 113–119

Hinojosa–Díaz I.A. & Engel M.S. (2011a) Revision of the orchid bee subgenus *Euglossella* (Hymenoptera, Apidae), Part I, The decorata species group. *ZooKeys* **140**: 27–69

Hinojosa–Díaz, I.A. & Engel, M.S. (2011b). *Euglossa williamsi*, a new species of orchid bee from the Amazon Basin of Ecuador and Peru, with notes on its taxonomic association and biogeography (Hymenoptera, Apidae). *ZooKeys* **159**: 49–63

Hinojosa–Díaz I.A., Melo G. & Engel M. (2011). *Euglossa obrima*, a new species of orchid bee from Mesoamerica, with notes on the subgenus *Dasystilbe* Dressler (Hymenoptera, Apidae). *ZooKeys* **97**: 11–29

Hinojosa–Díaz I.A., Nemésio A. & Engel M.S. (2012). Two new species of *Euglossa* from South America, with notes on their taxonomic affinities (Hymenoptera, Apidae). *ZooKeys* **221**: 63–79

Hutchinson G. E. (1957). 'Concluding remarks', Cold Spring Harbor. *Symp. Quant. Biol.* **22**: 415–427.

INEGI (2020) Cuéntame de México. Territorio. Climas [En línea]. Disponible en: <https://cuentame.inegi.org.mx/territorio/climas.aspx?tema=T>

Jaramillo C. (2012). Historia geológica del bosque húmedo neotropical. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **36**(138): 57–77

Kass JM, Vilela B, Aiello-Lammens ME, Muscarella R, Merow C & Anderson RP. (2018). Wallace: A flexible platform for reproducible modeling of species niches and distributions built for community expansion. *Methods in Ecology and Evolution.* **9**:1151–1156 <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12945>

Kass JM, Muscarella R, Galante PJ, Bohl CL, Pinilla-Buitrago GE, Boria RA, Soley-Guardia M & Anderson RP (2021). ENMeval 2.0: Redesigned for customizable and reproducible modeling of species' niches and distributions. *Methods in Ecology and Evolution.* <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13628>

Kawakita A., Ascher J.S., Sota T., Kato M & Roubik D.W. (2008). Phylogenetic analysis of the corbiculate bee tribes based on 12 nuclear protein–coding genes (Hymenoptera: Apoidea: Apidae). *Apidologie* **39**: 163–175

Kearns C.A., Inouye D.W. & Waser N.M. (1998). Endangered mutualisms: the conservation of plantpollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* **29**: 83–112

Latreille P. A. (1802). Histoire Naturelle, Générale et Particulière des Crustacés et des Insectes. *Paris: Dufart* 3: 467 pp. [384-385]

Losos J.B., Jackman T.R., Larson A., de Queiroz K. & Rodríguez-Schettino L. (1998). Historical contingency and determinism in replicated adaptive radiations of island lizards. *Science* 279: 2115–2118

Michener C. D. (2007). *The bees of the world*. (Segunda edición). The Johns Hopkins University Press Baltimore, E.U.A

Nemésio A. & Engel M.S. (2012). Three new cryptic species of Euglossa from Brazil (Hymenoptera, Apidae). *ZooKeys* **222**: 47–68.

Oliveira M.L. (2006) Três novas espécies de abelhas da Amazônia pertencentes ao gênero *Eulaema* Lepeletier, 1841 (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). *Acta Amaz* 36: 121–128.

Oliveira M.L. (2008) Catálogo comentado das espécies de abelhas do gênero *Eulaema* Lepeletier, 1841 (Hymenoptera: Apidae). *Lundiana* 8: 113–136.

Ollerton J., Winfree R. & Tarrant S. (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* **120**:321–32

Orr M. C, Hughes A.C., Chesters D., Pickering J., Zhu Chao–Dong & Ascher J.S. (2020). Global Patterns and Drivers of Bee Distribution. *Current Biology* **31**: 1–8
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.10.053>

Ospina–Torres R., Parra–H A. & Gonzalez V. H. (2006). The male gonostylus of the orchid bee genus *Euglossa* (Apidae: Euglossini). *Zootaxa* **1320**: 49–55

Phillips S.J., Anderson R.P. & Schapire R.E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3), 231–259 doi: 10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026

Pearson R.G., Raxworthy C. J., Nakamura M. & Peterson, A.T. (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*. **34**: 102–117

Peterson A.T. (2011). Ecological niche conservatism: a time–structured review evidence. *Journal of Biogeography* **38**: 817–827

R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Ramírez S.R., Roubik D.W., Skov C. & Pierce N.E. (2010). Phylogeny, diversification patterns and historical biogeography of euglossine orchid bees (Hymenoptera: Apidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **100**: 552–572

Rebêlo J.M.M. (2001). História Natural das Euglossineas. As Abelhas das Orquídeas. Sao Luís: Lithograf Editora, Brasil

Roubik D. W. (1989). *Ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge University Press, New York, E.U.A

Roubik, D.W. & Hanson, P. (2004). *Orchid bees: biology and field guide*. INBio, Heredia, Costa Rica.

Sasso D. & Almeida E.A.B. (2021). Corbiculate Bees (Hymenoptera: Apidae): Exploring the Limits of Morphological Data to Solve a Hard Phylogenetic Problem. *Insect Systematics and Diversity* **5**(3): 2: 1–40 doi: 10.1093/isd/ixab008

Schoener T.W. (1968). Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* **49**: 704–726

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

Shcheglovitova M. & Anderson R.P. (2013). Estimating optimal complexity for ecological niche models: a jackknife approach for species with small sample sizes. *Ecological Modelling* **269**: 9–17.

Skov C. & Wiley J. (2005). Establishment of the neotropical orchid bee *Euglossa viridissima* (Hymenoptera: Apidae) in Florida. *Florida Entomologist* **88**: 225–227

Soberón J. y Peterson A.T. (2005). Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Area. *Biodiversity Informatics*, 2: 1–10.

Thioulouse J., Dray S., Dufour A., Siberchicot A., Jombart T. & Pavoine S. (2018). *Multivariate Analysis of Ecological Data with ade4*. Springer. doi: 10.1007/978-1-4939-8850-1

Soledad V.M & Katinas L. (2015). Modelado de distribución de las especies argentinas de *Smallanthus* (Asteraceae), el género del “yacón”: un cultivo potencial para la agricultura familiar. *Rev. Fac. Agron. La Plata* **114**(1): 110–121

Vega G.C., Pertierra L.R. & Olalla-Tárraga M.A (2018). Data from: MERRAclim, a high-resolution global dataset of remotely sensed bioclimatic variables for ecological modelling, Dryad, Dataset, <https://doi.org/10.5061/dryad.s2v81>

Warren D.J., Glor R.E. & Turelli M. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* **62**: 2868–2883

Wiens J.J. & Graham C.H. (2005). Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **36**: 519–539

Wiens J.J. & Donoghue M.J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution*. **19**(12): 639–644

Williams P. (2007). *Species Distribution Modeling*. A 2-week laboratory module Universidad de California, Santa Bárbara, California, EUA