

MODO GEOGRÁFICO DE ESPECIACIÓN DEL GÉNERO *EUGLOSSA*
(HYMENOPTERA: APIDAE)

Edward Hernán Molina Henao

Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia.
correo electrónico: edward.molina@correounivalle.edu.co

Yherson Franchesco Molina Henao

Harvard University, Apartado Aéreo 02138, Cambridge, MA, USA.
correo electrónico: molinahenao@fas.harvard.edu

Patricia Chacón de Ulloa

Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia.
correo electrónico: patricia.chacon@correounivalle.edu.co

RESUMEN

Las abejas del género *Euglossa* han sido objeto de diversos estudios etológicos, fisiológicos y ecológicos. *Euglossa* es considerado un linaje importante para la conservación de ecosistemas neotropicales, ya que los machos son los principales polinizadores de orquídeas y otras angiospermas, de las cuales obtienen compuestos químicos aromáticos para atraer a las hembras. De esta manera, se sugiere que estas fragancias juegan un papel importante en el aislamiento reproductivo entre linajes simpátricos, sin embargo se conoce poco acerca de la naturaleza de la diversificación de este grupo, particularmente la incidencia de especiación alopatrica vs. simpátrica. Por lo tanto, el presente trabajo evaluó el modo geográfico predominante de especiación en *Euglossa*. En este sentido, se reconstruyó la filogenia molecular del género, bajo el método de inferencia Bayesiana, usando 72 especies y los genes *COI*, *EF1-α*, *ArgK*, *Pol-II*, corroborando la monofilia de los subgéneros *Euglossa* s.str., *Euglossella*, *Dasystilbe* y *Glossuopoda*, junto con la parafilia de *Glossura* y *Glossurella*. Posteriormente, se calcularon los tiempos de divergencia de las especies por calibración de registro fósil bajo una estimación Bayesiana, siendo el subgénero más reciente *Glossuopoda* (6 Ma) mientras que *Dasystilbe* (19 Ma) sería la más ancestral. Se estimaron las áreas de distribución geográfica y los niveles de superposición de éstas con el modelo convex hull y finalmente se analizó la correlación edad-rango de distribución; los resultados no fueron estadísticamente significativos, así *Euglossa* no muestra un patrón preferiblemente simpátrico de especiación. Por lo tanto, esto indica que la alopatría también ha sido destacada en la historia evolutiva de estas abejas. Así, cambios etológicos y preferencias olfativas, no han sido prevalentes sobre el aislamiento geográfico apoyado en características como el largo vuelo, la posibilidad de colonizar nuevos lugares, sumado a cambios geológicos y climáticos durante el Plioceno y el Pleistoceno

Palabras clave: Aislamiento reproductivo, alopatría, diversificación, edad-rango de distribución, registro fósil, simpatría.

ABSTRACT

Euglossa bees have undergone various ethological, physiological and ecological studies. *Euglossa* is considered an important lineage for the conservation of neotropical ecosystems, since males are the primary pollinators of orchids and other flowering plants, from which obtain aromatic chemicals to attract females. Thus, it is suggested that these fragrances play a major role in reproductive isolation between sympatric lineages. But little is known about the nature of the diversification of this group, particularly the incidence of allopatric vs. sympatric speciation. Therefore, this study evaluates the predominant geographic mode of speciation in *Euglossa*. Here, We reconstruct the molecular phylogeny of the genus under Bayesian inference method, using 72 species and the genes *COI*, *EF1-α*, *ArgK*, *Pol-II*. Corroborating the monophyly of the subgenera *Euglossa* s.str., *Euglossella*, *Dasystilbe* and *Glossuopoda*, addition parafly of *Glossura* and *Glossurella*. Subsequently, we estimate the divergence times of the species using fossil record calibration under a Bayesian estimation, *Glossuopoda* (6 Myr) was the most recent subgenus, while *Dasystilbe* (19 Myr) the ancestral. We also estimate geographic areas and overlap level with the convex hull model, and finally, we perform age-range correlation analysis. The results were not statistically significant, so *Euglossa* shows no a predominant sympatric speciation pattern. Therefore, this indicates that the allopatry has also been important in the evolutionary history of these bees. Thus, ethological changes and olfactory preferences have not been prevalent on the geographical isolation supported by features like a long flight, the ability to colonize new areas, coupled with geological and climatic changes during the Pliocene and Pleistocene.

Key words: Allopatric, age-range, diversification, fossil record, reproductive isolation, sympatric.

INTRODUCCIÓN

El género *Euglossa* junto a *Aglae*, *Exaerete*, *Eulaema* y *Eufriesea* conforman la tribu Euglossini de la subfamilia Apinae; a estos géneros se les conoce como euglossinas o abejas de las orquídeas, dado que los machos colectan fragancias de estas flores. Por su parte, el género *Euglossa* es el más diverso dentro de la tribu, contiene cerca de 110 especies de abejas generalmente pequeñas en comparación con los otros géneros (Ramírez *et al.* 2010), su distribución va de México hasta el norte de Argentina y es el único que se encuentra en algunas islas del caribe como Jamaica. Los caracteres que diferencian a *Euglossa* de las otras abejas de las orquídeas son la presencia de dos manchas oscuras y ovales en el labrum, los machos tienen una hendidura en la tibia posterior que no alcanza el margen apical de ésta, la presencia generalmente de dos parches pequeños y “peludos” en el extremo basal del gran parche de la tibia media, así como que las hembras presentan un mechón negro en el escutelo (Michener 2007). Recientemente los investigadores han aumentado el conocimiento de la fauna local al describir nuevas especies (Ramírez *et al.* 2002); y también han aumentado los estudios taxonómicos de *Euglossa*, después del descubrimiento de los compuestos químicos que atraen a los machos y el uso de estos como método de colecta (Dodson *et al.* 1969).

La biología de muchos individuos de especies de *Euglossa*, y abejas euglossinas en general, ha sido estudiada en diferentes aspectos, entre ellos las asociaciones entre abejas de las orquídeas (Janzen 1981), ecología (Parra & Nates-Parra 2012), comportamiento al anidar (Garófalo 1992), y estacionalidad (Janzen *et al.* 1982), los primeros estudios fueron realizados por Zucchi *et al.* (1969) y posteriormente por Dressler (1982a), actualmente la información de estos trabajos ha sido recopilada y actualizada por Cameron (2004), Ramírez *et al.* (2002) y Roubik & Hanson (2004). Todos ellos concuerdan en que la colecta de fragancias de las orquídeas por parte de los machos para el cortejo es la característica más distintiva de estas abejas, las cuales son las principales polinizadoras de plantas de la familia Orchidaceae (Roubik & Hanson 2004) y de otras angiospermas de la gran diversidad que existe en el Neotrópico cumpliendo un rol muy importante en la conservación de hábitats tropicales (Cameron 2004), de esta forma más de 600 especies de orquídeas, equivalente al 10 % de las neotropicales, han desarrollado adaptaciones para la polinización por machos euglossinos, como la producción de compuestos volátiles atractivos, mecanismos complejos para la fijación del

polinario sobre el macho y la carencia de recompensas florales como néctar, polen o pseudopolen (Ramírez *et al.* 2011). El impacto ecológico de las abejas de las orquídeas en el Neotrópico es grande, por ejemplo hay hembras que pueden polinizar hasta 74 especies de plantas, de 41 familias diferentes. Además pueden volar a distancias superiores a los 23 km, lo que podría promover fertilización cruzada de plantas con bajas densidades poblacionales (Ramírez 2009).

Numerosos estudios se han llevado a cabo usando a *Euglossa* como grupo de referencia, principalmente basados en análisis ecológicos, fisiológicos y etológicos (Hinojosa-Díaz 2010, Cameron 2004), sin embargo, muy pocos se encargan de estudiar la historia y naturaleza de la diversificación en este grupo. Considerando que las fragancias podrían jugar un papel importante en el aislamiento reproductivo entre linajes simpátricos de *Euglossa*, ya que estas señales químicas son distinguibles de las usadas por otras especies e incluso rechazadas, surge la inquietud sobre el modo geográfico predominante de especiación en este linaje. La geografía es ampliamente reconocida como un factor clave en la diversificación. La principal clasificación de especiación, dentro de los llamados modos geográficos, está basado en el patrón de los rangos geográficos presentes entre especies hermanas (Mayr 1963); además el papel del aislamiento geográfico en la especiación ha sido un tema central de la biología evolutiva (Coyne & Orr 2004). Incluso antes de Darwin (1859), la biogeografía era vista como la principal fuente de información sobre especiación (Wallace 1852). Basado en sus observaciones de campo, Darwin inicialmente destacó el papel de aislamiento geográfico (Darwin 1909); sin embargo, en la década de 1850, mientras desarrollaba su “principio de divergencia”, se convenció de que la selección dependiente de las interacciones bióticas es tan importante como los factores abióticos en la conducción de la selección natural (Ospovat 1981). Este argumento lo llevó a la conjetura de que la competencia intraespecífica puede conducir a la especiación, incluso sin aislamiento geográfico (Darwin 1859).

A pesar de esto, a mediados del siglo XX la especiación se consideraba prácticamente imposible sin aislamiento geográfico completo (Mayr 1963). Esta visión ha sido cuestionada recientemente por una serie de modelos matemáticos y estudios de caso (Turelli *et al.* 2001; Drés & Mallet 2002; Coyne & Orr 2004) logrando que el número de biólogos que consideran que la especiación simpátrica es posible aumente (Coyne &

Orr 2004). Algunos estudios han usado filogenias para probar modos geográficos de especiación, examinando los cambios en los rangos de distribución de taxa hermanos a través del tiempo, usando métodos como la correlación edad-rango de distribución, o CER, con la hipótesis que la cantidad de solapamiento entre dos rangos geográficos depende en primer lugar de la geografía de la especiación, pero se convierte en aleatorio con el tiempo debido a los cambios independientes del rango (Lynch 1989, Barraclough & Vogler 2000, Berlocher & Feder 2002). De ello se desprende que exista una relación estadística entre el tiempo de divergencia (edad) y la cantidad de solapamiento del rango geográfico. Por ejemplo, la especiación alopátrica es predominante cuando taxa hermanos que divergieron recientemente, tiendan a no estar solapados geográficamente y el grado de solapamiento sea mayor entre los clados filogenéticos más profundos, como resultado de cambios en los rangos geográficos. En contraste, si la especiación simpátrica es la predominante, los taxa hermanos recientes estarán totalmente solapados, pero los clados hermanos más profundos en el árbol estarán menos superpuestos por cambios en sus rangos.

Por lo tanto, el objetivo de este estudio fue evaluar el modo geográfico de especiación del género *Euglossa*, a partir de la reconstrucción de la filogenia molecular y la estimación de los rangos de solapamiento en la distribución de las especies, de esta forma calcular la correlación edad-rango de distribución, esperando que, como los estudios etológicos lo sugieren, la especiación simpátrica sea la predominante en estos organismos.

MÉTODOS

Inferencia filogenética

Para 72 especies del género *Euglossa* se descargaron del GenBank las secuencias de los genes que codifican para citocromo oxidasa (*COI*), factor de elongación 1- α (*EF1- α*), arginina quinasa (*ArgK*) y ARN polimerasa II (*Pol-II*); creando una matriz que contenía los 4 loci para todas las especies. Posteriormente se realizaron los análisis filogenéticos usando el método de inferencia Bayesiana (IB). Se usó como grupo externo los taxa *Eulaema boliviensis*, *Eulaema cingulata*, *Eulaema mocsaryi* y *Aglae caerulea*. Se seleccionó el mejor modelo de sustitución, para los análisis basados en verosimilitud, usando el Criterio de Información de Akaike (AIC) implementado en jModeltest 0.1.1 (Posada 2008). Los análisis de IB se ejecutaron empleando BEAST 1.8.0 (Bayesian Evolutionary Analysis by Sampling Trees, Drummond & Rambaut 2007), se llevaron a cabo dos corridas de cuatro cadenas de Markov Monte Carlo, muestreando

un árbol cada mil generaciones, para un total de 10 millones de generaciones, descartando los resultados de los primeros 5 millones de generaciones.

Estimación de edades de divergencia

Para obtener los tiempos de divergencia, se calibró el árbol usando el registro de *Euglossa moronei* (Engel 1999) cuya edad mínima estimada es de 20 Ma (Iturralde-Vinent & MacPhee 1996), llevando a cabo cuatro corridas independientes de 10 millones de generaciones cada una, usando un reloj relajado log-normal no correlacionado y un proceso de Yule como priori usando BEAST 1.8.0 (Bayesian Evolutionary Analysis by Sampling Trees; Drummond & Rambaut 2007). Los archivos log de salida se evaluaron en Tracer v1.5 (Drummond & Rambaut 2007). Los árboles resultantes se combinaron usando LogCombiner 1.8.0 (Drummond & Rambaut 2007). Finalmente se calculó un árbol con credibilidad máxima por clado e intervalos de confianza del 95 % para las edades calculadas, con un burn-in de 25 % usando TreeAnnotator 1.8.0 (Drummond & Rambaut 2007).

Puntos de ocurrencia de las especies

Para los datos de localidad georeferenciados, se usó la información del Global Biodiversity Information Facility GBIF (<http://data.gbif.org/welcome.htm>), del sistema brasileiro de información *SpeciesLink* (<http://splink.cria.org.br/>) y de la base de datos de la University of Georgia Discover Life (<http://www.discoverlife.org/>). Se usó el servidor NGA GEONet (<http://earth-info.nga.mil/gns/html/index.html>) para inferir las coordenadas geográficas cuando el sitio de colección de algún espécimen estaba disponible. Se colectaron un total de 3126 registros geográficos para 72 especies del género *Euglossa*, con registro de localidades puntuales. Se excluyeron los registros de dudosa autenticidad como los datos atípicos o con información imprecisa de la localidad. Todos los trabajos basados en GIS fueron llevados a cabo en ARCMAP 10.1 (ESRI, Redlands, California, USA). Para la conversión de datos puntuales de localidades en predicciones de distribuciones de especies se utilizó un método de polígono convexo mínimo (o convex hull), que estima un rango de distribución de especies como el polígono más pequeño que abarca la totalidad de puntos, restringiéndose a que ningún ángulo interno puede ser mayor a 180° (Sheth *et al.* 2008).

Muchas de las distribuciones resultantes contenían áreas en las que especies particulares no se encuentran, así que se recortaron las áreas cuando fue requerido, como en los límites costeros, de igual forma cuando el polígono indicaba la presencia en islas, sólo se incluyeron las islas con registros conocidos. El solapamiento se estimó dividiendo el área de simpatria por el área

menor, dadas dos especies, generando una matriz de datos en el software Microsoft® Excel 2010, con valores que van de 0-1 (Anderson & Evensen 1978).

Geografía de la especiación

Se usó el paquete *phyloclim* del programa R 3.1 (R Core Team 2014), ya que éste realiza una combinación de datos de la distribución estimada de especies, con datos de árboles filogenéticos. De esta forma se realizó la correlación edad-rango a partir de los resultados de LogCombiner 1.8.0 (Drummond & Rambaut 2007) y la matriz de proporción de solapamiento, esta correlación genera una regresión de mínimos cuadrados con la superposición geográfica como variable dependiente y las edades de divergencia estimadas como la independiente, después de 110 sub- réplicas aleatorias.

RESULTADOS

El análisis de inferencia bayesiana, a partir de los cuatro loci, dio respuesta a las relaciones filogenéticas en los linajes pertenecientes al género *Euglossa*, este método arrojó un árbol informativo (Fig. 2), congruente con el propuesto por Ramírez *et al.* (2010). El análisis relacionó como clado hermano a *Euglossella* + *Dasystilbe*, cuatro de los seis subgéneros (*Euglossa* s.str., *Euglossella*, *Dasystilbe* y *Glossuropoda*) resultaron monofiléticos, mientras que los dos restantes (*Glossura* y *Glossurella*) formaron grupos parafiléticos. El clado formado por *Euglossa* s.str. resultó ser hermano de la especie *E. stilbonota* y compartir ancestros con otros clados del subgénero *Glossurella* mientras que *Glossuropoda* presentó una fuerte relación con *Glossura* siendo hermana de un grupo de especies de este subgénero y compartir ancestros recientes con otras especies de este grupo.

Se propone que el grupo monofilético más reciente es *Glossuropoda* con aproximadamente 6 Ma (3.68-8.98 Ma), mientras que el subgénero *Dasystilbe* sería el más ancestral con 19 Ma (15.54-22.46 Ma), por otro lado *Euglossa* s.str. presentó una edad de 9 Ma (7.47-12.55 Ma) y *Euglossella* 13 Ma (9.7-16.91 Ma) (Fig. 3). Se colectaron un total de 3126 registros geográficos para 72 especies del género *Euglossa*, con registro de localidades puntuales. Se excluyeron los registros de dudosa autenticidad como los datos atípicos o con información imprecisa de la localidad. Las especies con áreas de distribución que mostraron mayor nivel de simpatria al comparar parejas de especies (ejemplo Fig. 4) fueron las ampliamente distribuidas *E. iopyrrha*, *E. imperialis* y *E. mixta*, compartiendo distribución con 70 especies, por el contrario *E. jamaicensis*, no comparte distribución con ninguna otra especie, por su parte *E. obtusa* y *E. crininota* comparten distribución con sólo 15 especies de *Euglossa*.

La correlación edad-rango, después de 110 repeticiones, presentó una pendiente negativa que sugiere un modo de especiación simpátrico (Fig. 5); sin embargo, estadísticamente no muestra que sea predominante en *Euglossa*; dados los valores del intercepto ($p=0.44$) y la pendiente ($p=0.3$).

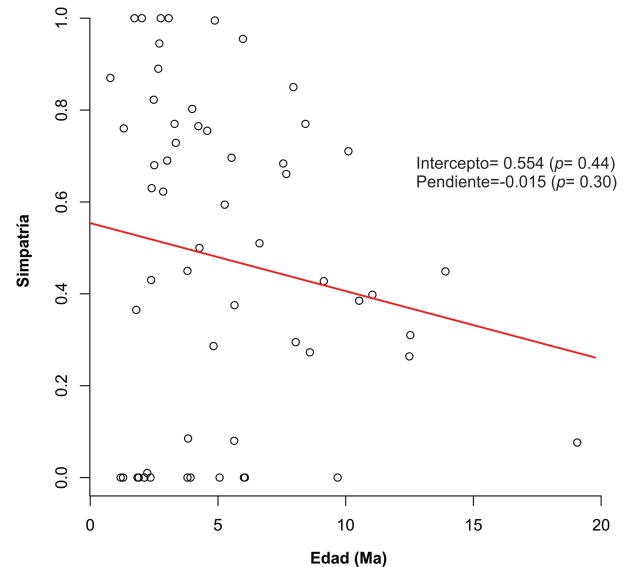


Figura 1. Correlación edad-rango de distribución después de 110 réplicas, con valores de p para el intercepto de 0,44 y para la edad de 0,3.

DISCUSIÓN

El análisis filogenético propone que los subgéneros *Glossura* y *Glossurella* son parafiléticos, concordando con los resultados de Ramírez *et al.* (2010). El subgénero *Glossura* se caracteriza por contener abejas grandes, con largas partes bucales, el labrum es más largo que ancho y el escutelo es biconvexo (Dressler 1978a), mientras que *Glossurella* contiene especies tanto grandes como pequeñas con lenguas relativamente largas, cuerpos robustos y depresiones semicirculares en el segundo esternito de los machos (Dressler 1982b). La parafilia de los subgéneros *Glossurella* y *Glossura*, soporta la propuesta de Moure *et al.* (2007) y Faria & Melo (2007) de transferir varias especies de *Glossurella* a *Glossura*, sin embargo, *Glossura* seguiría siendo parafilético dada la posición de *Glossuropoda* (Fig. 1). De igual forma los resultados de Ramírez *et al.* (2010) sugieren que todas las especies de los anteriores grupos, suprimiendo el grupo parafilético *bursigera* (Dressler 1982c), poseen cuerpos de tamaño relativamente grande y longitud de la lengua que sobrepasa el tamaño del cuerpo, reuniéndolo así en un solo grupo

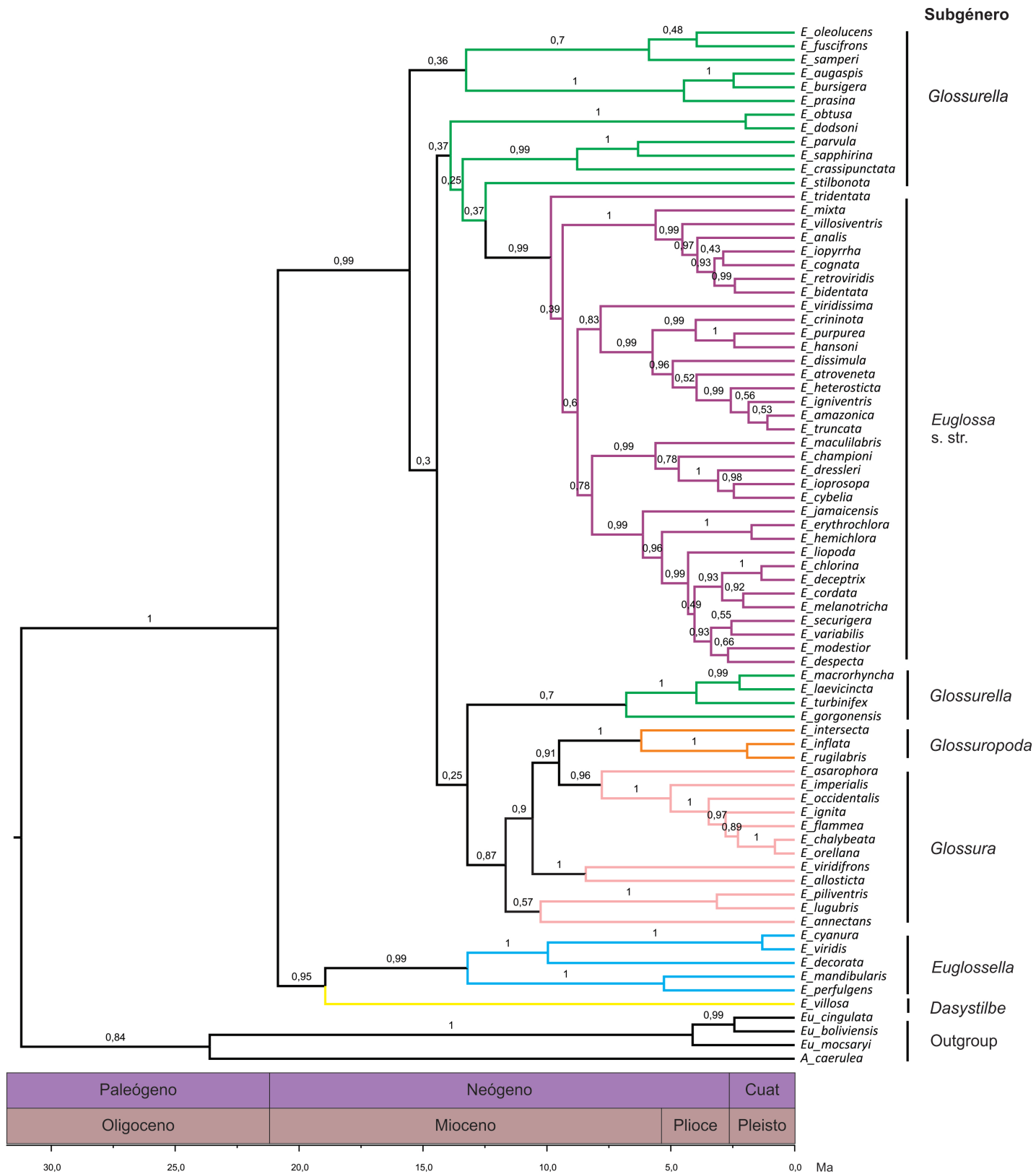


Figura 2. Árbol filogenético del género *Euglossa* basado en 4 genes, bajo un método de inferencia Bayesiana, valores posteriori en las ramas.

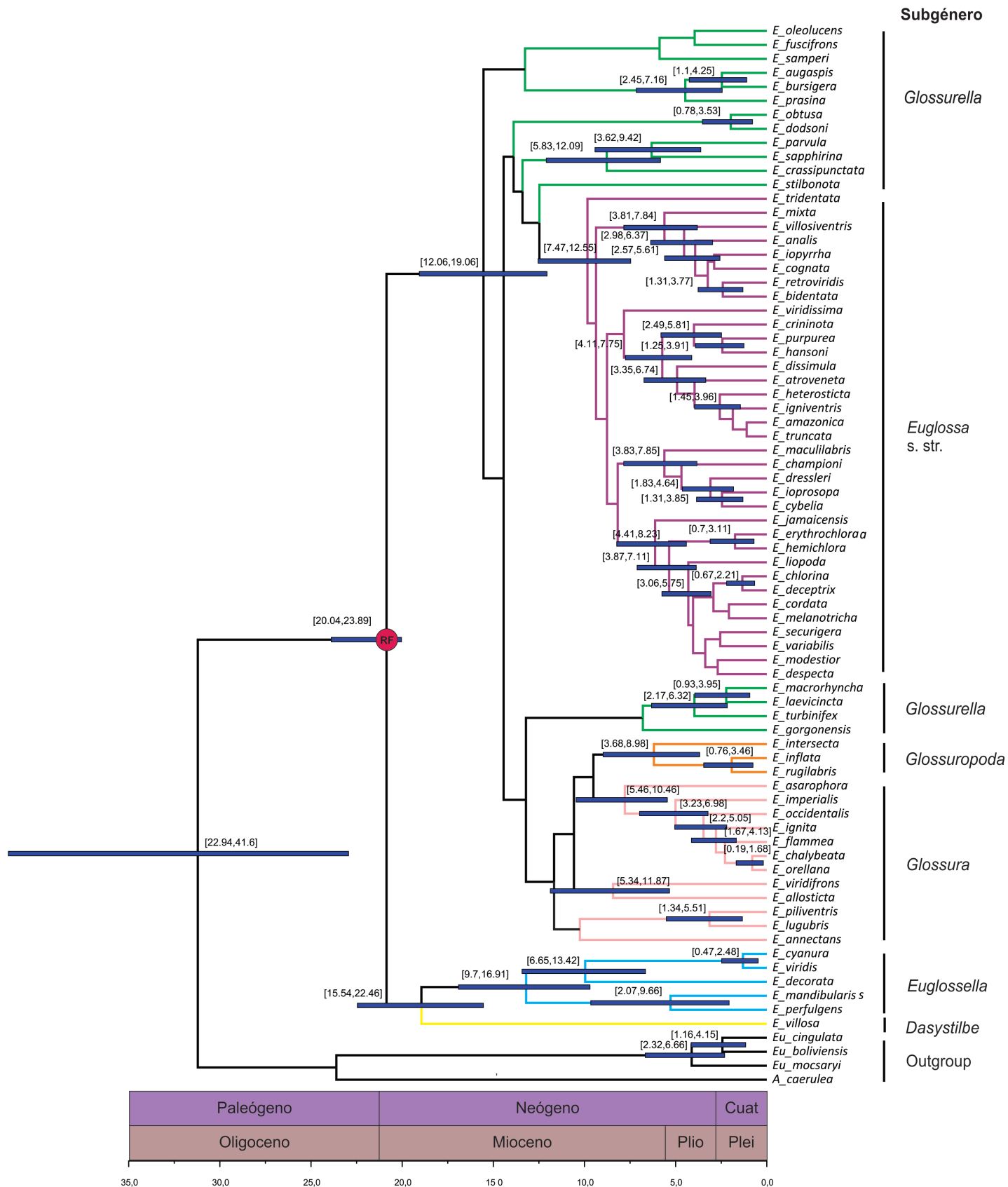


Figura 3. Árbol filogenético del género *Euglossa* basado en 4 genes, bajo un método de inferencia Bayesiana, con intervalos de confianza de las edades de los nodos tras calibración por registro fósil; RF, representa al registro fósil.



Figura 4. Ejemplos de los rangos de distribución geográfico estimados por el método *convex hull*, que muestra de izquierda a derecha, alopatría, simpatría parcial y simpatría total entre especies hermanas del género *Euglossa*.

altamente soportado; además este clado también es respaldado por el gonostilo bilobulado de la genitalia masculina (Ospina-Torres *et al.* 2006). Así mismo, todas las especies de *Euglossa* s.str. fueron registradas como monofiléticas., la definición de Dressler (1978a) para este subgénero se basó en caracteres sinapomórficos de los machos, como la tibia posterior romboide y el mechón anterior de la tibia media en forma de coma. Otra similitud con los resultados de Ramírez *et al.* (2010) es el estado monofilético del clado *Euglossella* + *Dasytilbe*, registrado como hermano del resto de *Euglossa*. El subgénero *Euglossella* contiene algunas de las especies más raras del género, como *E. decorata* y *E. perfulgens*, las cuales presentan integumento negro o café que asemejan a las abejas sin aguijón del género *Melipona* (Hinojosa-Díaz & Engel 2007). Mientras que *Euglossa villosa* hace parte del subgénero *Dasytilbe* (junto con *Euglossa obrima*, no incluida en este análisis), restringida a América Central y México.

En el caso particular de la distribución de *Euglossa dilemma* a la cual se le excluyeron las coordenadas atípicas correspondientes al sureste de la Florida, ya que se introdujo accidentalmente a esta zona (Skov & Wiley 2005) y posteriormente se naturalizó (Pemberton & Wheeler 2006) indicando al parecer que presenta todas las condiciones ambientales necesarias para que la especie pueda subsistir (Skov & Wiley 2005). Según Hinojosa-Díaz (2010), esta especie puede distribuirse potencialmente por todo el extremo sur de la península de La Florida. La presencia y la naturalización de *E. dilemma* en Florida fortalece la idea de la no dependencia de las orquídeas como fuente de perfumes para las abejas (Pemberton & Wheeler 2006), ya que las fragancias de las orquídeas no se producen de manera natural en esa región y se ha demostrado que los machos reúnen los productos químicos de otras plantas (Pemberton & Wheeler 2006). En cuanto a las islas del Caribe, las euglossinas podrían haber permanecido sin depender de la presencia o ausencia de orquídeas, sin embargo la baja diversidad insular de euglossinas se explicaría mejor por los acontecimientos históricos. Los modelos de distribución potencial producidas por Hinojosa (2010) muestran un hábitat adecuado para el establecimiento de algunas euglossinas en la mayoría de las islas del Caribe. El registro fósil revela la presencia de dos especies (*Euglossa* y *Eufriesea*) en el Mioceno Temprano (Engel 1999), pero por diferentes eventos tectónicos podría haberse dado lugar a la extinción de estas especies en la región (Hinojosa-Díaz 2010).

El análisis de correlación edad-rango con pendiente negativa, no fue estadísticamente significativo, por lo que se propone que *Euglossa* no presenta un modo geográfico de especiación principalmente simpátrico.

Tanto eventos alopátricos como simpátricos parecen haber sido significativos en la diversificación del género, estos resultados de *Euglossa* se pueden comparar con los de Barraclough & Volger (2000) quienes demostraron que el modo prevalente de especiación en animales es el alopátrico. Por esto, los insectos han sido durante mucho tiempo el centro de debate en relación con el modo de especiación geográfico (Matsubayashi *et al.* 2010), para *Euglossa* un modo simpátrico se puede argumentar, dado que muchas de ellas se aparean en plantas hospederas específicas y este puede ser un factor fuerte dada la divergencia de selección entre hospederos (Berlocher & Feder 2002, Drés & Mallet 2002). De igual forma la selección de pareja es mediada en gran parte por el uso de señales químicas o “feromonas” por machos para atraer hembras y la cerrada especificidad de las especies por estas sustancias se asume que los sitúa en un alto grado de selección estabilizadora (Baker 2002), es así que preferencias sensoriales, particularmente aquellas que afectan la selección de la señal, podrían resultar en aislamiento reproductivo y apareamiento selectivo dentro de poblaciones (Boughman 2002).

La selección podría actuar para prevenir el apareamiento entre especies simpátricas, las cuales a menudo llevan a la producción de híbridos inviables. La preferencia de olores particulares por un subgrupo de poblaciones ha sido propuesto como un mecanismo para la especiación simpátrica por un direccionamiento sensorial. En un estudio Eltz *et al.* (2008) encontraron que los perfumes volátiles adquiridos del medio ambiente por *Euglossa viridissima* difieren entre dos morfotipos, los cuales un análisis genético mostró que eran linajes aislados reproductivamente. Estos resultados sugieren un cambio en preferencias olfatorias podrían haber llevado a la divergencia y subsecuente aislamiento reproductivo de los linajes en *E. viridissima*. Es así que un cambio en la expresión o abundancia del receptor olfativo podría haber modificado preferencias olfativas en machos y determinar cuáles perfumes ellos prefieren para coleccionar, pero este cambio debería coincidir con un cambio similar que afecta la preferencia de perfumes por las hembras (Jackson 2008).

Por otra parte, la facultad de las abejas *Euglossa* de recorrer grandes distancias (Kroodsma 1975) en busca de alimento, sitios de anidación, materiales para el nido y fuentes volátiles; sumado al potencial de adaptación a nuevos entornos (Skov & Wiley 2005), y su incidencia en los bordes del bosque (Brosi 2009) son evidencia de la posible capacidad de colonizar regiones distantes e iniciar procesos de especiación alopátricos, el surgimiento aproximado de *Euglossa* según el registro fósil data del Mioceno (20 Ma), probablemente su ancestro se originó entre la cordillera de

los Andes y la región del Amazonas, posterior a este en el Mioceno/Pleistoceno se presentó una radiación significativa de los linajes (Engel 1999, Dick *et al.* 2004, Roubik & Hanson 2004), de igual forma hay evidencia de radiación en otros grupos (Hewitt 1996, Avise *et al.* 1998) a través del Pleistoceno, Plioceno y Mioceno tardío.

Los análisis de geografía histórica de Ramírez y colaboradores (2010), dan información sobre el impacto de eventos geológicos en los patrones de diversificación de las abejas de las orquídeas, sugiriendo que sus actuales distribuciones geográficas y patrones de diversidad fueron influenciados por la dispersión a grandes distancias a través de barreras geográficas. Proponen que la primera diversificación de las abejas de las orquídeas, se produjo después que las poblaciones se movieron por el archipiélago del Istmo, o incluso a través de las Antillas Mayores y Menores, o un proto-Archipiélago de las Antillas, con la consiguiente dispersión y eventos de diversificación durante el cierre del Istmo de Panamá hace 2,7 Ma (Coates *et al.* 2004) concordando con el origen del mayor número de especies objeto de este estudio. Asimismo proponen que muchos linajes de *Euglossa* diversificaron en los bosques de tierras bajas del Amazonas, se dispersaron a través del proto-Archipiélago de las Antillas para dar lugar a los taxones endémicos de México. También que los linajes de montaña han divergido de clados hermanos de tierras bajas hace ~4-8 millones de años, correspondiendo con la altitud actual del levantamiento del norte de los Andes (10 Ma).

LITERATURA CITADA

- Anderson, S.A. and Evensen M. K. (1978), "Randomness in allopatric speciation", *Systematic Zoology*, Vol. 27, pp. 421–30.
- Avise, J.C., Walker, D. and Johns, G.C. (1998), "Speciation durations and Pleistocene effects on vertebrate phylogeography", *Proceedings of the Royal Society of London B*, Vol. 265, pp. 1707–12.
- Baker, T.C. (2002), "Mechanism for saltational shifts in pheromone communication systems", *Proceedings of the National Academy of Sciences*, Vol. 99, pp. 13368–70.
- Barraclough T.G. and Vogler, A.P. (2000), "Detecting the Geographical Pattern of Speciation from Species-Level Phylogenies", *The American Naturalist*, Vol. 155, No. 4, pp. 527–53.
- Berlocher, S.H. and Feder, J.L. (2002), "Sympatric speciation in phytophagous insects: moving beyond controversy?", *Annual Review of Entomology*, Vol. 47, pp. 773–815.
- Boughman, J.W. (2002), "How sensory drive can promote speciation", *Trends in Ecology & Evolution*. Vol. 17, pp. 571–77.
- Brosi, B.J. (2009), "The effects of forest fragmentation on euglossine bee communities (Hymenoptera: Apidae: Euglossini)", *Biological Conservation*, Vol. 142, pp. 414–23.
- Cameron, S.A. (2004), "Phylogeny and biology of neotropical orchid bees (Euglossini)", *Annual Review of Entomology*, Vol. 49, pp. 377–404.
- Coates, A.G., Collins L.S., Aubry M.P. and Berggren W.A. 2004. "The geology of the Darien, Panama, and the late Miocene–Pliocene collision of the Panama arc with northwestern South America", *Geological Society of America Bulletin*, Vol. 116, pp. 1327–44.
- Al finalizar este trabajo se pudo concluir que, la clasificación en subgéneros por caracteres morfológicos se aproxima a las relaciones filogenéticas moleculares dada la monofilia de *Euglossa* s str., *Glossuropoda* y *Euglossella*, junto al grupo monoespecífico *Dasystilbe*. Sin embargo la parafilia de *Glossura* y *Glossurella*, debe analizarse a mayor profundidad para proponer una nueva clasificación. Las especies *E. iopyrrha*, *E. imperialis* y *E. mixta*, presentaron los mayores rangos de distribución geográfica; las parejas de especies hermanas *E. erythrochlora*-*E. hemichlora*, *E. cordata*-*E. melanotricha*, *E. piliventris*-*E. lugubris*, presentaron un elevado nivel de simpatría (100 %), mientras parejas como *E. augaspis*-*E. bursigera*, *E. obtusa*-*E. dodsoni*, *E. parvula*-*E. sapphirina*, se distribuyen completamente de manera alopatrica. Finalmente que, eventos de especiación alopatrica, facilitados probablemente por la capacidad de largo vuelo y la colonización de sitios alejados; al igual que especiación simpátrica, facilitada probablemente por la preferencias olfativas, pudieron contribuir en la diversificación en el género *Euglossa*.

AGRADECIMIENTOS

A la dirección del programa de posgrado en ciencias biológicas de la Universidad del Valle, por el préstamo de sus equipos y programas, al ingeniero topográfico Luis Eduardo Restrepo y a la bióloga Adriana Guerrero por su asesoría en sistemas de información global (GIS). Por otras ayudas técnicas a Nicolás Hazzi, Levy Obonaga y Stevan Quiroz.

- Coyne, J.A., and Orr, H. A. (2004), *Speciation*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Darwin, C. (1859), *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London, UK.
- Dick C.W., Roubik, D.W., Gruber, K.F. and Bermingham, E. (2004), “Long-distance gene flow and cross-Andean dispersal of lowland rainforest bees (Apidae: Euglossini) revealed by comparative mitochondrial DNA phylogeography”, *Molecular Ecology*, Vol. 13, pp. 3775–85.
- Drés, M. and Mallet, J. (2002), “Host races in plant-feeding insects and their importance in sympatric speciation”. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, Vol. 357, pp. 471–92.
- Dressler, R.L. (1978a), “New species of *Euglossa* from Mexico and Central America”, *Revista de Biología Tropical*, Vol. 26, No.1, pp. 167–85.
- Dressler, R.L. (1978b), “An infrageneric classification of *Euglossa*, with notes on some features of special taxonomic importance (Hymenoptera: Apidae)”, *Revista de Biología Tropical*, Vol. 26, No. 1, pp. 187–98.
- Dressler, R.L. (1982a), “Biology of the orchid bees (Euglossini)”, *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol. 13, pp. 373–94.
- Dressler, R.L. (1982b). “New species of *Euglossa*. II. (Hymenoptera: Apidae)”, *Revista de Biología Tropical*, Vol. 30, No. 2, pp 121–29.
- Dressler, R.L. (1982c). “New species of *Euglossa*. III. The bursigera species group (Hymenoptera: Apidae)”, *Revista de Biología Tropical*, Vol. 30, No. 2, pp. 131–40.
- Drummond, A.J. and Rambaut A. (2007), “BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees”, *BMC Evolutionary Biology*, Vol. 7, pp. 214.
- Dodson C.H., Dressler, R.L., Hills, H.G., Adams, R.M. and Williams, N. (1969), “Biologically active compounds in orchid fragrances”, *Science*, Vol. 164, pp.1243–49.
- Eltz, T., Zimmermann, Y., Pfeiffer, C., Pech, J.R., Twele, R., Francke, W., Quezada-Euan, J.J.G. and Lunau, K. (2008), “An olfactory shift is associated with male perfume differentiation and sibling species divergence in orchid bees”, *Current Biology*. Vol. 18, pp. 1844–48.
- Engel, M.S. (1999), “The first fossil *Euglossa* and phylogeny of the orchid bees (Hymenoptera: Apidae; Euglossini)”, *American Museum Novitates*, Vol. 3272, pp. 1–14.
- Faria, L.R.R. Jr and Melo, G.A.R. (2007), “Species of *Euglossa* (*Glossura*) in the Brazilian Atlantic forest, with taxonomic notes on *Euglossa stellfeldi* Moure (Hymenoptera, Apidae, Euglossina)”, *Revista Brasileira de Entomologia*, Vol. 51, pp. 275– 84.
- Futuyma, D.J. (2008), *Sympatric speciation: norm or exception? Specialization, Speciation and Radiation: The Evolutionary Biology of Herbivorous Insects*, University of California Press, Berkeley, CA.
- Garófalo, C.A. (1992), “Comportamento de nidificação e estrutura de ninhos de *Euglossa cordata* (Hymenoptera: Apidae: Euglossini)”, *Revista Brasileira de Biologia*, Vol. 52, No. 1, pp. 187–98.
- Hewitt, G.M. (1996), “Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation”, *Biological Journal of the Linnean Society*, Vol. 58, pp. 247–76.
- Hinojosa-Díaz I.A. and Engel M.S. (2007), “Two new orchid bees of the subgenus *Euglossella* from Peru (Hymenoptera: Apidae)”, *Beiträge zur Entomologie*, Vol. 57, pp. 93–104.
- 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*, University of Kansas, Lawrence, KS.
- Iturralde-Vinent, M.A. and MacPhee, R.D.E. (1996), “Age and paleogeographical origin of Dominican amber”, *Science*, Vol. 273, pp. 1850–52.
- Jackson, D.E. (2008), “Sympatric Speciation: Perfume Preferences of Orchid Bee Lineages”, *Current Biology*, Vol. 18, No. 23, pp. 1092–93.
- Janzen, D.H. (1981), “Bee arrival at two Costa Rican female *Catasetum* orchid inflorescences, and a hypothesis on euglossine population structure”, *Oikos*, Vol. 36, pp. 177–83.
- Janzen, D.H., Devries P.J., Higgins M.L. and Kimsey L.S. (1982), “Seasonal and site variation in Costa Rican euglossine bees at chemical baits in lowland deciduous and evergreen forests”, *Ecology*, Vol. 63, No. 1, pp. 66–74.

- Kroodsmas, D.E. (1975), "Flight distances of male euglossine bees in orchid pollination", *Biotropica*, Vol. 7, pp. 71–72
- Lynch, J.D. (1989), "The gauge of speciation: on the frequency of modes of speciation", in Otte, D. and Endler, J. A. (Ed.), *Speciation and its consequences*. Sinauer Associates, Sunderland, MA, pp. 527–553
- Matsubayashi, K.W., Ohshima, I. and Nosil, P. (2010), "Ecological speciation in phytophagous insects", *Entomologia Experimentalis et Applicata*, Vol. 134, pp. 1–27.
- Mayr, E. (1963), *Animal species and evolution*, Belknap, Cambridge, UK.
- Michener, C.D. (2007), *The Bees of the World*, Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- Moure J.S., Melo G.A.R. and Faria L.R.R. Jr. (2007), "Euglossini Latreille, 1802", in Moure J.S., Urban D. and Melo G.A.R. (Ed), *Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region*, Sociedade Brasileira de Entomologia, Curitiba, Brazil, pp. 214–255.
- Ospina-Torres, R., Parra-H, A. and Gonzalez V.H. (2006), "The male gonostylus of the orchid bee genus *Euglossa* (Apidae: Euglossini)", *Zootaxa*, Vol. 1320, pp. 49–55.
- Ospovat, D. (1981), *The development of Darwin's theory*, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Parra, A. and Nates-Parra, G. (2012), "The Ecological Basis for Biogeographic Classification: an Example in Orchid Bees (Apidae: Euglossini)", *Neotropical Entomology*, Vol. 41, pp. 442–49.
- Pemberton, R. W. and Wheeler, G.S. (2006), "Orchid bees don't need orchids: evidence from the naturalization of an orchid bee in Florida", *Ecology* Vol. 87, pp. 1995–2001.
- Posada, D. (2008), "JModelTest: phylogenetic model averaging", *Molecular Biology and Evolution*, Vol. 25, pp. 1253–1256.
- R Core Team (2014). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ramírez, S.R. (2009), "Orchid bees", *Current Biology*, Vol. 19, No. 23, pp. 1061–63
- Ramírez, S.R., Dressler, R.L. and Ospina, M. (2002), "Abejas euglosinas (Hymenoptera: Apidae) de la Región Neotropical: listado de especies con notas sobre su biología", *Biota Colombiana*, Vol. 3, pp. 7–118.
- Ramírez, S.R., Roubik, D.W., Skov, C. and Pierce, N. (2010), "Phylogeny, diversification patterns and historical biogeography of euglossine orchids bees (Hymenoptera: Apidae)", *Biological Journal of the Linnean Society*, Vol. 100, pp. 552–72.
- Ramírez, S.R., Eltz, T., Fujiwara, M.K., Gerlach, G., Goldman-Huertas, B., Tsutsui, N.D. and Pierce, N.E. (2011), "Asynchronous Diversification in a Specialized Plant-Pollinator Mutualism", *Science*, Vol. 333, pp. 1742–46.
- Roubik, D.W. and Hanson, P. E. (2004), *Orchid bees of tropical America: biology and field guide*. Instituto Nacional de Biodiversidad. INBio, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.
- Sheth S.N., Lohmann L.G., Consiglio T. and Jiménez I. (2008), "Effects of detectability on estimates of geographic range size in Bignoniaceae", *Conservation Biology*, Vol. 22, pp. 200–211.
- Skov, C. and Wiley, J. (2005), "Establishment of the Neotropical orchid bee *Euglossa viridissima* (Hymenoptera: Apidae) in southern Florida", *Florida Entomologist*, Vol. 88, pp. 225–27.
- Turelli, M., Barton, N.H. and Coyne, J.A. (2001), "Theory and speciation", *Trends in Ecology & Evolution*, Vol. 16, pp. 330–43.
- Wallace, A.R. (1852), "On the monkeys of the Amazon", *Proceedings of the Zoological Society of London*, Vol. 20, pp. 107–10.
- Zucchi, R., Sakagami S.F. and Camargo J.M.F. (1969), "Biological observations on a neotropical parasocial bee, *Eulaema nigrita*, with a review on the biology of Euglossinae (Hymenoptera, Apidae). A comparative study", *Journal of the Faculty of Science Hokkaido University*, Vol. 17, No. 2, pp. 271–380.