



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

Carátula

Programa Universitario de Investigación en Desarrollo Industrial -PUIDI-

(nombre del programa universitario de investigación de la Digi)

**Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y filogenética de abejas,
en tres ecosistemas de Guatemala**

nombre del proyecto de investigación

4.8.63.4.53

Partida presupuestaria

**Instituto de Investigaciones Químicas y Biológicas (IIQB),
Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia**

unidad académica o centro no adscrito a unidad académica avaladora

Natalia Escobedo Kenefic

nombre del coordinador del proyecto y equipo de investigación contratado por Digi

Guatemala ciudad, 29/02/2024

lugar y fecha de presentación del informe final dd/mm/año



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

Autoridades

Dra. Alice Burgos Paniagua
Directora General de Investigación

Ing. Agr. MARN Julio Rufino Salazar
Coordinador General de Programas

Ing. Liuba María Cabrera
Coordinadora del Programa Universitario de Investigación en Desarrollo Industrial -PUIDI-

Autores

Natalia Escobedo Kenefic, Coordinadora
Osbel Alfredo Mejía Coroy, Investigador
Quebin Bosbely Casiá Ajché, Auxiliar de Investigación II

Colaboradores (si aplica): anotar nombres apellidos e institución que representa

Edson Cardona Valenzuela, Investigador Asociado, Unidad de Biodiversidad, CECON, USAC.

María Eunice Enríquez Cotton, Coordinadora Titular, Unidad de Biodiversidad, CECON, USAC.

Universidad de San Carlos de Guatemala, Dirección General de Investigación (Digi), 2023. El contenido de este informe de investigación es responsabilidad exclusiva de sus autores.

Esta investigación fue cofinanciada con recursos del Fondo de Investigación de la Digi de la Universidad de San Carlos de Guatemala a través de la partida presupuestaria 4.8.63.4.53 en el Programa Universitario de Investigación en Desarrollo Industrial -PUIDI-.

Los autores son responsables del contenido, de las condiciones éticas y legales de la investigación desarrollada.



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

Índice general

Resumen	5
Introducción	7
Antecedentes.....	8
Planteamiento del problema	9
Marco teórico	11
Estado del arte.....	14
Objetivos	15
Hipótesis	15
Materiales y métodos	16
Aspectos éticos y legales.....	21
Resultados y discusión	22
Resultados	22
Discusión de resultados.....	33
Conclusiones.....	37
Recomendaciones.....	38
Vinculación.....	67
Estrategia de difusión, divulgación y protección intelectual.....	67
Aporte de la propuesta de investigación a los Prioridades Nacionales de Desarrollo (PND).....	68



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

Índice de figuras y tablas

Figura 1. Mapa con clasificación de zonas de vida	17
Figura 2. Composición de especies de abejas del ecosistema Selva lluviosa	25
Figura 3. Composición de especies de abejas del ecosistema Bosque de Montaña	26
Figura 4. Composición de especies de abejas del ecosistema Bosque Seco	26
Figura 5. Frecuencia de especies que presentan los distintos rasgos funcionales	27
Figura 6. Distancias intertegulares promedio por ecosistema	28
Figura 7. Métricas de rasgos funcionales	29
Figura 8. Diversidad filogenética por ecosistema	30
Figura 9. Relación entre la temperatura promedio anual y la riqueza funcional ...	31
Figura 10. Relación entre la temperatura promedio anual y la diversidad funcional..	32
Figura 11. Relación entre la temperatura promedio anual y la diversidad filogenética	32
Tabla 1. Revisión bibliográfica sobre rasgos funcionales de abejas nativas.....	22
Tabla 2. Modelos de la relación entre temperatura promedio anual, y la diversidad filogenética de las especies.....	31



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

1 Resumen

La diversidad taxonómica (número de especies), funcional (variaciones ecológicas, e.g., en alimentación y sociabilidad) y filogenética (variaciones en las relaciones evolutivas de los linajes) son factores importantes para preservar el servicio de polinización realizado por las abejas. Sin embargo, poco se conoce sobre los patrones de diversidad funcional y filogenética de abejas a escala de ecosistemas. En esta investigación se analizó el efecto de las condiciones espaciales-ambientales en la estructura funcional y filogenética de abejas, en los ecosistemas bosque de montaña, bosque seco y selva lluviosa de Guatemala. Partiendo de la selección de seis rasgos funcionales y las distancias filogenéticas entre especies de abejas, se obtuvo métricas de diversidad funcional y diversidad filogenética para cada ecosistema. Además, se realizó una exploración de la relación entre las condiciones espaciales (composición de los usos del suelo) y ambientales (temperatura y precipitación promedio) con la diversidad funcional y filogenética de las abejas. Se encontró que el tamaño promedio (estimado por la distancia entre tégulas) de las abejas de la selva lluviosa es significativamente menor que el de los otros ecosistemas. Asimismo, se encontró que la temperatura se relaciona significativamente con la estructura funcional y filogenética de las comunidades de abejas. Los resultados de esta investigación constituyen un aporte a la comprensión de los factores que influyen el ensamblaje de las comunidades de abejas en Guatemala, y al fundamento teórico para establecer prioridades de conservación enfocados en este grupo.

Palabras clave: Diversidad funcional, diversidad filogenética. Apidae, ecología, insectos polinizadores



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

Abstract

Diversity of taxonomic (number of species), functional (ecological variations) and phylogenetic (evolutionary variations among lineages) traits, are important factors in preserving pollination services provided by bees. However, little is known about how functional and phylogenetic diversity patterns vary at the ecosystem level. In this work, the effect of spatial-environmental variables on the functional and phylogenetic structure of bee communities in three ecosystems (mountain forest, rainforest, and dry forest) of Guatemala was analyzed. Using a selection of six functional traits and phylogenetic distances among bee species, functional and phylogenetic metrics were obtained for each ecosystem. Also, an exploration of the relationship between spatial (land use) and environmental (temperature and average precipitation) variables with functional and phylogenetic diversity of bees was performed. Body size of bees, estimated from distances between tegulae, was significantly smaller in the rainforest ecosystem. Additionally, significant relationships between temperature and bee traits, both functional and phylogenetic, were found. These results contribute to the understanding of which factors influence the bee-community ensembles in Guatemala, and to the theoretical base needed to establish conservation priorities for bees in Guatemala.

Keywords: Functional diversity, phylogenetic diversity, Apidae, ecology, insect pollinators.



Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023. “Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”

2 Introducción

El análisis de la variación en la diversidad biológica es quizá la principal línea de investigación en ecología (Classen et al., 2015). Este patrón puede ser analizado en función de gradientes de hábitat constituidos por componentes espaciales y ambientales. En lo espacial, factores como la heterogeneidad del uso del suelo pueden explicar los patrones de diversidad de especies, mientras que, en lo ambiental, factores como la altitud y el clima pueden explicar los distintos niveles de diversidad de especies (Swenson, 2014). La diversidad biológica engloba la variación de las especies en determinada área o región, patrón que puede ser descrito en términos 1) taxonómicos, como la identidad y abundancia de las especies, 2) ecológicos, incluyendo interacciones entre miembros de distintos niveles tróficos y 3) evolutivos, donde la variedad de las especies se mide en función de su localización en un árbol filogenético (Faith, 2002; Li et al., 2020; Lyashevskaya & Farnsworth, 2012). Además, existe evidencia empírica de la relación positiva entre la biodiversidad y los procesos de los ecosistemas (Qiu & Cardinale, 2020), tanto en ecosistemas marinos, donde la diversidad de invertebrados marinos puede regular el establecimiento de poblaciones de especies exóticas (Stachowicz et al., 2002), como en ecosistemas terrestres (e. g. la composición compleja de especies de árboles puede facilitar la descomposición del carbono, además ser amortiguador de los cambios en las condiciones climáticas) (Nadrowski et al. 2010). Por lo tanto, determinar la respuesta de la diversidad biológica ante las condiciones espacio-ambientales es de suma importancia para identificar cualidades de hábitats favorecedoras para la diversidad biológica, y el mantenimiento de los servicios de los ecosistemas producto de niveles estables de diversidad (Tilman et al., 2014; Alirezazadeh et al., 2021).

En general, la arquitectura de las comunidades de abejas puede ser modulada por atributos del espacio (e.g., composición del paisaje) (Coutinho et al., 2021) y condiciones ambientales (e.g., temperatura y precipitación) (Ramírez et al., 2015). Investigaciones anteriores han demostrado las repercusiones negativas que posee la simplificación de los usos del suelo en la diversidad taxonómica de abejas, en paisajes agrícolas de zonas templadas (Hopfenmüller et al., 2014), y paisajes agrícolas neo tropicales (Meneses-Calvillo et al., 2010). Además, se ha descrito la influencia del aumento de la precipitación en el incremento de la abundancia y disponibilidad de recursos florales (e. g. polen, néctar y aceites) para las abejas. La mayor diversidad y recambio de especies de abejas suele ser encontrada durante la temporada lluviosa, en comparación a la estación seca. Esto sugiere el rol de la estacionalidad climática en la conformación de las comunidades de abejas (Escobedo-Kenefic et al., 2020; Dzekashu et al., 2021; Samnegård et al., 2015). Sin embargo, el enfoque de la conservación de la diversidad de abejas hacia la cuantificación de la variación taxonómica de las especies puede ser insuficiente para describir la diversidad de especies en términos ecológicos (e.g., la interacción entre distintos niveles tróficos) y evolutivos (e.g., las relaciones históricas de los linajes respecto a otros) (Grab et al., 2019).

En términos de historia evolutiva, la pérdida de especies de abejas en paisajes altamente agrícolas no es al azar. Existen linajes de abejas “favorecidas” y “desfavorecidas” por las



Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023. “Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”

condiciones de hábitat que impone la intensificación de la agricultura (Grab et al., 2019). La evidencia sugiere que linajes de abejas como *Lasioglossum* spp., con reciente historia evolutiva poseen cierta capacidad de adaptabilidad a condiciones perturbadas (Grab et al., 2019). Por otro lado, abejas como *Andrena* spp, con caracteres funcionales como la oligolectia, o alta especificidad a cierto grupo de plantas, son los linajes propensos a la extinción local (Coutinho et al., 2021; Grab et al., 2019). A este momento, no existen estudios abordando la diversidad de abejas desde una perspectiva funcional y filogenética a escala de ecosistemas en Guatemala, ni Mesoamérica. Esta situación deja a relucir un vacío de información para la conservación del ensamble de polinizadores más importante y dominante en los ecosistemas naturales y paisajes modificados por el hombre, como las zonas agrícolas con cultivos dependiente de la polinización.

Por lo tanto, en este anteproyecto realizó un análisis del efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y filogenética de abejas, en tres ecosistemas de Guatemala. Se buscó dar respuesta a las siguientes interrogantes: ¿Cómo es la diversidad funcional y filogenética de las comunidades de abejas en los ecosistemas de bosque de montaña, bosque seco y selva lluviosa de Guatemala? y ¿cómo influyen las condiciones espacio-ambientales en la diversidad filogenética y funcional de las comunidades de abejas de los ecosistemas de bosque de montaña, bosque seco y selva lluviosa de Guatemala? Partiendo de la selección de los rasgos funcionales en abejas (localización y construcción del nido, especialización de la dieta, sociabilidad y tamaño entre la tégulas) y la distancias entre las relaciones evolutivas en la filogenia de abeja, se calcularon métricas de diversidad funcional y diversidad filogenética para las comunidades de abejas, respectivamente. Además, se buscó establecer la relación de las condiciones espaciales (composición de los usos del suelo) y ambientales (temperatura y precipitación promedio), con las métricas de la diversidad funcional y filogenética de las abejas, para los ecosistemas de bosque de montaña, selva lluviosa y bosque seco de Guatemala. Se espera que los resultados de la investigación contribuyan a la comprensión de cómo están ensambladas las comunidades de abejas en los ecosistemas estudiados, y aporten a la identificación de áreas prioritarias para la conservación de las comunidades funcionales de abejas.

3 Antecedentes

El estudio de la relación entre la composición taxonómica y funcional de las comunidades ha sido abordado desde la perspectiva ecológica y desde la perspectiva filogenética. Es decir, qué tanto la estructura funcional puede explicarse por las relaciones evolutivas y qué tanto por las adaptaciones a las condiciones espacio-ambientales. La diversidad filogenética ha sido relacionada con áreas geográficas importantes evolutivamente hablando, y por lo tanto se considera de importancia para preservar la diversidad genética y para la conservación (Winter et al., 2013; Vane-Wright et al., 1991). En el caso de las abejas, se ha estudiado la relación de las condiciones espaciales y ambientales con la diversidad de abejas (Moretti et al., 2009).



Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023. “Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”

Según algunos estudios, factores ambientales como la precipitación y el cambio de estación pueden explicar cambios en composición taxonómica de mejor forma que las relaciones filogenéticas (Ramírez et al., 2015), las zonas con baja precipitación han sido relacionadas con una menor diversidad de abejas solitarias, grupo funcional dominante en las comunidades de abejas (Kammerer et al., 2021). Los cambios espaciales y ecológicos también pueden tener efectos sobre la estructura funcional y filogenética de las abejas. La elevación o el uso del suelo, pueden modificar la diversidad taxonómica (Coutinho et al., 2021; Escobedo Kenefic et al., 2020), funcional y filogenética de abejas (Sydenham et al., 2016). A su vez, tanto la proporción de vegetación natural (De Palma et al., 2017) como la latitud (Abrahamczyk et al., 2014) y la altitud (Conrad et al., 2021; Hoiss et al., 2012) han sido identificados como variables que influyen en la diversidad taxonómica y filogenética. Por otra parte, la importancia de la diversidad taxonómica y funcional de las comunidades de abejas para el servicio de polinización ha sido también estudiada anteriormente, tanto en sistemas naturales (Mason et al., 2005; Fontaine et al., 2005; Petchey & Gaston, 2006), como en plantas cultivadas para la alimentación humana abejas (Campbell et al., 2022; Martins et al., 2015). Asimismo, la diversidad filogenética ha sido asociada a una mejora en el servicio de polinización (Grab et al., 2019) y considerada como un factor de gran importancia para el mantenimiento de los procesos y funciones de los ecosistemas a largo plazo (Winter et al., 2013; Bracken & Low, 2012; Cadotte et al., 2011; Cadotte et al., 2012).

En cuanto a los estudios realizados en el país, el equipo de investigación de la Unidad para el Conocimiento, Uso y Valoración de la Biodiversidad, CECON, USAC, ha realizado diversos trabajos de investigación que han permitido consolidar una base de datos con información taxonómica y ecológica asociada a de más de 30,000.00 especímenes de abejas de todo el país. Estos estudios, entre otros temas, han abordado la influencia del uso del suelo sobre la diversidad de abejas (e.g. Escobedo-Kenefic et al., 2020, Escobedo-Kenefic et al. 2022), de sus interacciones planta-abeja (Casiá Ajché et al., 2023; Escobedo Kenefic et al. 2021), y de la altitud sobre la distribución y la vulnerabilidad de las especies de abejorros (Martinez-López et al., 2021). Esta información y análisis anteriores han servido de base para plantear el tema de investigación, y así realizar esta primera aproximación al estudio de los factores espaciales y ambientales sobre la diversidad funcional y filogenética de las abejas en el país.

4 Planteamiento del problema

La relación mutualista entre los niveles tróficos planta-polinizador puede dar lugar al servicio de polinización. A la vez que los visitantes florales pecorean en busca de polen, néctar y/o aceites de plantas en floración, los gametos de las plantas son transportados por los visitantes



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

florales a otras plantas, generando de forma potencial la polinización cruzada en las poblaciones vegetales (Wilmer, 2011). El servicio de polinización por animales es responsable de la producción alrededor de una tercera parte de los cultivos que forman parte de la dieta humana diaria (IPBES, 2016). En términos monetarios, la capitalización del servicio de polinización por parte de animales es estimada entre 195 a 387 miles de millones de dólares anualmente (Guimarães Porto et al., 2020). Además, un aproximado de 90 % de las plantas silvestres son polinizadas por animales (Ollerton et al., 2011). Sin embargo, el servicio de polinización es realizado por animales invertebrados, principalmente abejas silvestres y manejadas (Zattara & Aizen, 2021). Por desgracia, las poblaciones de abejas, tanto silvestres como manejadas, están enfrentando declives a nivel global, fenómeno que coloca en riesgo el importante servicio de los ecosistemas provisto por medio de la polinización (Potts et al., 2010).

La relación entre la diversidad biológica y las funciones de los ecosistemas es un paradigma para la investigación en ecología de comunidades (Poisot et al., 2013). Esta aseveración se basa en la estrecha relación entre métricas de la diversidad y los procesos de los ecosistemas (Hatfield et al., 2018). Por ejemplo, la diversidad de grupos funcionales de abejas puede explicar un 45 % de la varianza en el *seed set* de *Cucurbita moschata* Duchesne, frente a un 32% de la varianza explicada por la diversidad taxonómica de abejas (Hoehn et al., 2008). Además, la pérdida de diversidad filogenética de abejas posee impactos negativos en la producción de frutos de las variedades de manzana Golden Delicious y McIntosh (Grab et al., 2019).

Los polinizadores (como las abejas) y los sistemas planta-visitante floral ofrecen un modelo útil para analizar la relación entre la diversidad de especies y las condiciones espacio-ambientales, por sus repercusiones directas en el servicio de la polinización (Winfree, 2013). El análisis del efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y filogenética de abejas, permite comprender los posibles efectos de cambios espaciales y ambientales en distintos grupos funcionales y filogenéticos dentro del grupo de las abejas. Además, el análisis se realizó en tres ecosistemas de Guatemala: bosque de montaña, bosque seco y selva lluviosa. Este enfoque no ha sido utilizado antes en el país para abordar prioridades de conservación en insectos. Esta investigación buscó identificar qué grupos presenten mayor vulnerabilidad, justificando su inclusión en estrategias de conservación a nivel nacional y regional.



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

5 Marco teórico

Dinámica ecológica

La diversidad biológica es una abstracción que abarca distintas dimensiones a manera de describir la complejidad y relaciones entre los distintos organismos y formas de vida sobre la tierra. Estas dimensiones son: A) taxonómico, B) genético, C) interacciones biológicas, D) funcional y F) filogenético (Andressen et al., 2018; Burch-Brown & Archer, 2017). Ante la actual pérdida de especies a nivel global (Dirzo et al, 2014, p. 402), se hace necesaria la inclusión de otras aproximaciones de la medición de la diversidad biológica, tales como métricas de diversidad funcional y filogenética. Esto con el objetivo de capturar otros aspectos de la diversidad y generar conclusiones robustas sobre la dinámica ecológica en los ecosistemas naturales y perturbados (Petchey & Gaston, 2006; Winter et al., 2013).

Diversidad biológica y servicios del ecosistema

El Convenio sobre la Conservación de la Diversidad Biológica, CBD por sus siglas en inglés, (1992) propone como “diversidad biológica” a la variabilidad de organismos de cualquier procedencia y, además, el concepto engloba la variación dentro de los organismos y las distintas relaciones entre los organismos y los ecosistemas. El marco conceptual sobre la relación entre conservación de la diversidad biológica y el bienestar de las poblaciones humanas desarrolló el concepto de “servicios de los ecosistemas” (e.g., producción de alimentos, calidad de agua, suelo y agua). Estos servicios son definidos como “funciones de los ecosistemas que de manera general proveen un beneficio a los seres humanos”. En el mismo sentido, los servicios de los ecosistemas son mediados por los “procesos de los ecosistemas” (e.g., producción primaria vegetal, flujo de nutrientes a través de las cadenas tróficas, entre otros), mismos que pueden ser definidos como las interacciones entre los organismos del mismo o distinto nivel trófico. Estos procesos usualmente gobiernan la estructura de las comunidades biológicas, y la dinámica de los ecosistemas (Mace et al., 2012). Asimismo, la biología de la conservación asume la relación directa entre la diversidad biológica y los servicios de los ecosistemas (Mace et al., 2012). Por ejemplo, el metaanálisis de Ricketts y colaboradores (2016) confirma la relación positiva entre la diversidad biológica y los servicios del ecosistema. Sin embargo, en ocasiones también se registran algunas relaciones no significativas o negativas entre la diversidad biológica y los servicios de los ecosistemas, en especial en áreas urbanas (Schwarz et al., 2017). Estos resultados pueden ser atribuidos a la incorrecta selección y manejo de las métricas de diversidad (e.g., taxonómica, funcional o filogenética) en las investigaciones explorando la relación diversidad biológica-servicios de los ecosistemas (Petchey & Gaston, 2006).



Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023. “Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”

Diversidad funcional

La diversidad funcional se circunscribe a la dimensión de la diversidad biológica relacionada a la descripción de las “actividades” de las especies en las comunidades y ecosistemas. Por ello, las “actividades” de las especies son asociadas a los rasgos físicos y de conducta de las mismas. Así, la diversidad funcional puede ser equiparada a la variedad y distribución de rasgos físicos y de conducta de las especies en las comunidades o ecosistemas. Esta variedad y distribución de los rasgos físicos y de conducta es relacionada positivamente con los servicios de los ecosistemas (Mason et al., 2005; Petchey & Gaston, 2006). Por ejemplo, comunidades de plantas polinizadas por un grupo de polinizadores con alta diversidad funcional registraron un 50% más de reclutamiento de nuevos individuos, en comparación a comunidades de plantas polinizadas por polinizadores con menor diversidad funcional (Fontaine et al., 2005). Además, el rendimiento en la producción de frutos y semillas, fruit set y seed set, de plantaciones de manzana *Malus domestica* Borkh. es mejorado por una alta diversidad funcional de abejas (Martins et al., 2015). Sumando a esto, el rendimiento en la producción de frutos fruit set de *Euterpe oleracea* Mart. es incrementado por una alta diversidad funcional de abejas sin aguijón (Campbell et al., 2022). En consecuencia, las comunidades de abejas con alta diversidad funcional pueden favorecer la polinización de plantas silvestres y cultivadas (Campbell et al., 2022; Martins et al., 2015).

Diversidad filogenética

La diversidad filogenética es un componente de la diversidad biológica que cuantifica similitudes y diferencias entre especies, con base en las relaciones evolutivas de las especies, permitiendo la inclusión de una noción profunda del tiempo en el estudio de la diversidad biológica (Winter et al., 2013; Srivastava et al., 2012). La incorporación del tiempo, en una escala amplia de tiempo, en la descripción de la diversidad biológica permite analizar a fondo la variabilidad de los organismos presentes en las comunidades y ecosistemas, ya que los diferentes fenotipos y rasgos de conducta de las especies son producto de la evolución de los linajes, además de su relación con el espacio y ambiente (Cadotte et al., 2012). Este enfoque de la medición de la diversidad puede aportar información complementaria y valiosa respecto de otras perspectivas de la conservación basadas en los conteos y diversidad de rasgos de conducta de las especies. Por lo general, los sitios con alta diversidad filogenética son consideradas áreas con historia evolutiva compleja. Esto sugiere que estas zonas poseen una alta importancia para la conservación hacia el futuro, con el objetivo de preservar los procesos ecológico-evolutivos que dieron lugar a la diversidad en sitios filogenéticamente disimiles (Winter et al., 2013; Vane-Wright et al., 1991). Además, las especies filogenéticamente distintas tienden a expresar variaciones en los rasgos funcionales y de conducta. Esto sugiere que la pérdida de linajes/especies podría implicar la pérdida de procesos y funciones de los ecosistemas. Por ejemplo, la baja diversidad filogenética de abejas se relaciona negativamente con la producción de los frutos de las variedades de manzana Golden Delicious y McIntosh. Esto sugiere que la alta similitud filogenética de linajes de abejas puede tener implicaciones



Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023. “Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”

negativas para el servicio de polinización de los cultivos de manzana en un futuro cercano (Grab et al., 2019). Por lo tanto, la conservación de una alta diversidad filogenética es crucial para el mantenimiento de los procesos y funciones de los ecosistemas a largo plazo (Winter et al., 2013; Bracken & Low, 2012; Cadotte et al., 2011; Cadotte et al., 2012).

Nicho ecológico y señal filogenética

En un sentido amplio, el concepto de “nicho” se refiere a la influencia de las interacciones entre miembros de un mismo o distinto nivel trófico y las condiciones ambientales como determinantes de la presencia y mantenimiento de las poblaciones de los organismos, en un área geográfica determinada (Poncheville, 2015). Sin embargo, el “nicho” puede ser dinámico a través de la historia evolutiva de las especies (e.g., desarrollo de tolerancia a nuevas condiciones ambientales) (Holt, 2009). Esta aseveración puede ponerse a prueba por medio del conservadurismo filogenético de nicho, modelo donde se espera que linajes con alto parentesco en su historia evolutiva presenten características ecológicas más similares que las esperadas por el azar (Losos, 2008). Además, la relación entre las similitudes ecológicas y filogenéticas de los linajes puede ser analizada por medio de la señal filogenética, enfoque que determina la fuerza de los linajes a asemejarse en su fenotipo y rasgos de conducta en comparación de un conglomerado de especies al azar, en una filogenia (Münkemüller et al., 2012). Para el ensamble de abejas, se ha detectado señal filogenética conservada en la longitud de la lengua de abejorros del género *Bombus* y la especificidad a el recurso de polen de plantas de la familia Fabaceae. Estos resultados sugieren que aun cuando los abejorros puedan presentar conductas generalistas en el uso de los recursos florales, existen restricciones evolutivas en la dieta de estas especies (Wood et al., 2021).

Diversidad funcional y filogenética de abejas en distintos hábitats

Las condiciones espacio-ambientales (e.g., elevación y manejo del uso del suelo) pueden modificar la diversidad funcional y filogenética de abejas (Sydenham et al., 2016). Esto puede explicarse por variación en la respuesta de las abejas a las condiciones espacio-ambientales del hábitat, patrón explicado por la diversidad de rasgos funcionales de las abejas de los sitios de estudio. Esto sugiere la existencia de especies de abejas “ganadoras” (especies con capacidad de tolerar nuevas condiciones de hábitat, mismas que mantiene o aumenta su diversidad) y especies “perdedoras” (especies sensibles a nuevas condiciones de hábitat, mismas que disminuyen su diversidad o sufren extinción local) (Cariveu & Winfree, 2015). Además, se ha encontrado que las zonas con baja precipitación albergan una baja abundancia de abejas solitarias (Kammerer et al., 2021). Sin embargo, la variación en las condiciones espacio-ambientales (e.g., diferentes configuraciones de paisaje y estacionalidad climática), podría generar otros resultados en la diversidad funcional de abejas, en otras regiones climáticas (e.g., zonas cálidas contra zonas lluviosas) (Moretti et al., 2009).



Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023. “Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”

6 Estado del arte

A este momento, la investigación sobre las relaciones de las condiciones espacio-ambientales en la diversidad funcional y filogenética de abejas ha generado resultados variados. Desde la perspectiva del espacio, la distribución y composición de los distintos usos del suelo ha sido identificado como determinante en la conformación de las comunidades de insectos. Como patrón general, las especies de hábitos especialistas, es decir, de alta especificidad a recursos alimenticios y establecimiento de nidos, son las más propensas a la disminución en diversidad (Gámez-Virués et al., 2015). Para las abejas esto no es una excepción, la diversidad funcional de estas especies está relacionada positivamente con el aumento de la complejidad de la composición y heterogeneidad de los usos del suelo en zonas agrícolas (Coutinho et al., 2021). También, se ha demostrado que la composición taxonómica de las comunidades de abejas puede cambiar en un rango altitudinal de 800 a 1000 metros en zonas tropicales, generando comunidades diferentes de abejas en tierras bajas y tierras altas (Conrad et al., 2021). Tomando en cuenta otros aspectos de la diversidad biológica, se ha registrado un declive de la proporción de abejas sociales, así como también del tamaño de las abejas, y un incremento de la similitud filogenética, con los aumentos de la altitud en zonas templadas. (Hoiss et al., 2012). Sumando a esto, investigaciones en zonas templadas han expuesto que las zonas con escasa vegetación seminatural han perdido el 10 % de la diversidad filogenética de abejas (De Palma et al., 2017). Generalmente las abejas con hábitos y conductas especializadas a los hábitats son las primeras en disminuir en abundancia, y, como consecuencia, la pérdida de especies especialistas puede representar la disminución del potencial evolutivo de todo el linaje, poniendo en peligro el servicio de polinización de las plantas visitadas por las especies especialistas a largo plazo (Lobo Raiol et al., 2021).

Desde la perspectiva ambiental, la precipitación y la temperatura han sido descritas como explicativas de la variación en los niveles de diversidad filogenética y funcional de abejas. Se ha encontrado una dispersión filogenética de abejas asociada a la transición de la estación seca-lluviosa. Esto significa que estas comunidades de abejas están constituidas por linajes poco relacionados en su historia evolutiva, patrón que sugiere la dominancia de la exclusión competitiva de las especies por los recursos del hábitat (Ramírez et al., 2015). Además, zonas con baja precipitación han sido relacionadas con una menor diversidad de abejas solitarias, grupo funcional dominante en las comunidades de abejas (Kammerer et al., 2021). Por otro lado, en gradientes latitudinales tropicales se ha encontrado que la diversidad filogenética sigue una curva unimodal, con valores mínimos de diversidad tanto hacia mayores o menores latitudes. La diversidad filogenética de abejas disminuye hacia mayores latitudes, patrón explicado por la estacionalidad climática del área. Sin embargo, la diversidad filogenética también disminuye hacia menores latitudes. Este patrón resulta inusual, pero puede estar ligado a la colonización de linajes de abejas filogenéticamente diferentes, en estos sitios (Abrahamczyk et al., 2014)



Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023. “Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”

A este momento no se ha estudiado la respuesta de la diversidad funcional y filogenética de abejas entre distintas regiones climáticas, a nivel de ecosistemas, no obstante, toda la evidencia presentada en los párrafos anteriores sugiere la existencia de efectos de las condiciones espaciales y ambientales en la diversidad de abejas (Moretti et al., 2009). Con los resultados de esta propuesta de investigación, se espera identificar como es el ensamblaje de las comunidades de abejas en los ecosistemas de bosque de montaña, bosque seco y selva lluviosa, y establecer grupos ecológicos de abejas prioritarios la conservación, aportando información a las estrategias de manejo de las abejas del país.

7 Objetivos

Objetivo general

Determinar el efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura filogenética y funcional de las comunidades de abejas en tres ecosistemas de Guatemala: bosque de montaña, bosque seco y selva lluviosa.

Objetivos específicos

- Describir la diversidad filogenética y funcional de las comunidades de abejas en tres ecosistemas de Guatemala: bosque de montaña, bosque seco y selva lluviosa.
- Cuantificar la relación entre la diversidad filogenética y funcional de las comunidades de abejas con las condiciones espacio-ambientales en tres ecosistemas de Guatemala: bosque de montaña, bosque seco y selva lluviosa.
- Explorar la relación de la expresión de los rasgos funcionales con las relaciones filogenéticas de las abejas en tres ecosistemas de Guatemala: bosque de montaña, bosque seco y selva lluviosa.

8 Hipótesis

La variación de la estructura funcional y filogenética de abejas será explicada por las condiciones espacio-ambientales de tres ecosistemas en Guatemala: bosque de montaña, bosque seco y selva lluviosa.

**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

9 Materiales y métodos

10.1. Delimitación en tiempo

Esta investigación fue ejecutada del 1 de febrero a 30 noviembre del año 2023. Los registros utilizados corresponden a colectas realizadas entre los años 2005 y 2020.

10.2. Delimitación espacial

En este estudio definimos los “ecosistemas” como las zonas bioclimáticas, sobre la base de la clasificación de zonas de vida presentada por el IARNA en el 2018, basada en el sistema de Holdridge (Fig. 1), según se describe en el Tabla 1.

Tabla 1

Definición de los ecosistemas contemplados en este estudio

Ecosistema	Región que abarca	Piso altitudinal	Zonas de vida incluidas
Bosque de montaña	Altiplano, meseta central y cadena volcánica	Montano	Bosque muy húmedo montano tropical
		Montano bajo	Bosque húmedo montano bajo tropical
Bosque seco	Valle del Motagua	Basal	Bosque seco tropical
	Regiones secas del oriente de Guatemala, Baja Verapaz y Huehuetenango.	Premontano	Bosque seco premontano tropical
Selva lluviosa baja	Áreas húmedas de la franja transversal del norte y boca costa.	Basal	Bosque muy húmedo tropical
		Premontano	Bosque muy húmedo premontano



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

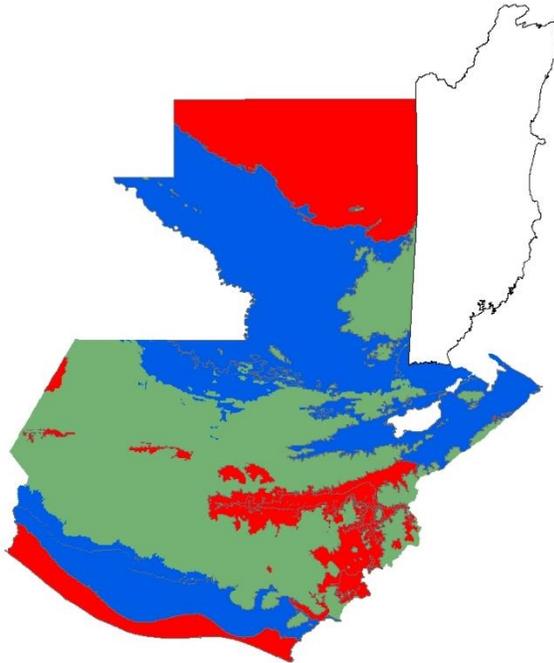


Figura 1. Mapa con clasificación de zonas de vida basada en el sistema de Holdridge, adaptado de (IARNA, 2018). La figura representa tres ecosistemas: en color rojo (bosque seco), en color verde (bosque de montaña) y en color azul (selva lluviosa).

10.3. Enfoque de la investigación

El enfoque de esta investigación es cuantitativo.

10.4. Método

Se realizó una revisión y depuración de los datos de presencias geográficas de alrededor de 30,000 especímenes depositados en la Colección de Abejas Nativas de Guatemala. Se utilizó herramientas de sistemas de información geográfica para segregar los datos según su localización, utilizando una grilla de 5x5 grados latitud y longitud. Asimismo, se realizó una clasificación según la completitud de los datos de recolección de los especímenes, como la ubicación geográfica, método y año de recolección de datos. Todo esto con el fin de obtener unidades de análisis y controlar sesgos espaciales y temporales. Después de aplicar el procedimiento anterior, se obtuvieron 50 unidades de análisis distribuidas en los ecosistemas de bosque de montaña, bosque seco y selva lluviosa, de Guatemala.



Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023. “Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”

Para cada unidad de análisis, se calcularon métricas de la diversidad funcional y filogenética a partir de las mediciones de seis rasgos funcionales de las especies, y se evaluaron las relaciones evolutivas del ensamble. Además, se caracterizó cuantitativamente las condiciones espacio-ambientales de cada ecosistema, describiendo la composición de los usos del suelo y la temperatura y precipitación promedio, para cada unidad de análisis. Sumado a esto, se elaboró modelos lineales mixtos para establecer como es la relación entre las condiciones espacio-ambientales con la diversidad funcional y filogenética de las abejas. Por último, se exploró la relación de la expresión de los rasgos funcionales con las relaciones filogenéticas de las abejas, para intentar identificar una posible señal filogenética.

10.5. Recolección de información

Compilación de datos y depuración de datos

Se revisó la información disponible de alrededor de 30,000 especímenes depositados en la Colección de Abejas Nativas de Guatemala, en el Centro de Estudios Conservacionistas de la Universidad de San Carlos Guatemala. Para la depuración del conjunto de datos, se aplicaron los siguientes criterios: 1) existencia de número de catálogo del espécimen en la Colección de Abejas Nativas de Guatemala, 2) existencia de la referencia geográfica completa del espécimen, 3) registro del esfuerzo de recolección de datos y 4) identificación del espécimen hasta el menor nivel taxonómico posible. Los datos de los especímenes que no cumplieron con los cuatro criterios anteriores fueron descartados. Los registros fueron asignados a un ecosistema de estudio (selva lluviosa, bosque de montaña o bosque seco) según la localidad de colecta de cada espécimen.

Delimitación de las unidades de análisis

Se observó la localización geográfica de los datos de presencia de abejas en Guatemala, usando el programa de información geográfica ArcGIS. Con el mismo programa, se generó una grilla de 5 grados longitud x 5 grados latitud para separar el conjunto total de datos depurados utilizando dos criterios: 1) ubicación de los datos en las cuadrillas de la grilla y 2) el año de recolección de datos. Con este procedimiento se obtuvo un conglomerado de unidades de análisis diferentes por su ubicación en el espacio geográfico de Guatemala, como también por el año de recolección de datos. Por esta razón, cada unidad de análisis fue considerada como una réplica representativa de las condiciones espacio-ambientales en los ecosistemas a analizar en esta propuesta de investigación. Todo esto fue realizado en las instalaciones de la Unidad para el Conocimiento, Uso y Valoración de la Biodiversidad, del Centro de Estudios Conservacionistas de la Universidad de San Carlos de Guatemala.

**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

10.6. Técnicas e instrumentos

Diversidad funcional

Selección de rasgos funcionales de abejas

Se seleccionó seis rasgos funcionales con el objetivo de analizar las diferencias ecológicas en el ensamble de especies de abejas. Los rasgos funcionales que fueron tomados en cuenta para la investigación son: localización del nido (e.g., bajo el suelo o sobre el nivel del suelo), construcción del nido (e.g., excavación en el suelo, aprovechamiento de orificios previamente establecidos, o constructor de nidos que se sostienen por sí mismos), sociabilidad (e.g., solitarias, gregarias o sociales), longitud de la glosa (glosa corta vs glosa larga), especialización de la dieta (oligolectia contra polilectia) y distancia intertegular. Se buscó y compiló información sobre rasgos funcionales de las abejas en publicaciones indizadas. Además, se utilizó el tamaño corporal de la abeja, estimado a partir de la distancia entre las tégulas (o la base de las alas) de un mínimo de 5 especímenes diferentes por sexo de cada especie.

Métricas de diversidad funcional

Se tomaron los criterios de Hooper y colaboradores (2002), seguidos en Coutinho y colaboradores (2021) para la selección de métricas de la cuantificación de la diversidad funcional de abejas, las cuales son:

- a) Riqueza Funcional (*Functional richness*): métrica que cuantifica el volumen, entendido como los n-componentes del nicho, en un espacio conformado por múltiples rasgos funcionales de las especies, en una comunidad (Villéger et al., 2008).
- b) Divergencia Funcional (*Functional divergence*): métrica que calcula la diferencias en la distancia del espacio conformado por múltiples rasgos funcionales de las especies, tomando en cuenta la abundancia de las especies (Mason et al., 2005).
- c) Dispersión Funcional (*Functional dispersion*): métrica que estima la distancia promedio en la distancia del centroide en el espacio definido por múltiples rasgos funcionales (Laliberté et al., 2014)

Además, se empleó la metodología seguida por De Palma y colaboradores (2017) para el análisis de la diversidad funcional, con la métrica de Rao.

- d) Índice Rao (*Rao index*): métrica que mide la diversidad de los rasgos funcionales de una comunidad, tomando en cuenta la abundancia de las especies (Rao, 1982).



Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023. “Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”

Diversidad filogenética de las abejas

Para el análisis filogenético se utilizó el grupo de las abejas sin aguijón, ya que se cuenta con un número suficiente de registros en la colección, y muestreos constantes (Escobedo-Kenefic et al., 2017; Enríquez & Ayala, 2014), lo que hace que este grupo esté suficientemente representado en todos los ecosistemas estudiados. Además, para este grupo se cuenta con la taxonomía mayormente resuelta, por lo que fue posible obtener la robustez necesaria para realizar las comparaciones y análisis propuestos.

Selección de árbol filogenético

Se buscó y seleccionó la filogenia que contenga las relaciones evolutivas resueltas de los géneros de abejas sin aguijón analizadas en el proyecto (e.g., las filogenias en www.timetree.org). Se siguió los criterios de Lobo Raiol y colaboradores (2021) para la manipulación de la información filogenética. Los árboles filogenéticos fueron editados, agregando o eliminando linajes del mismos, a manera de incluir a las especies de abejas sin aguijón presentes en cada unidad de análisis. Este procedimiento fue realizado en el programa PHYLOCOM 4.2 (Web et al. 2008).

Métricas de diversidad filogenética

Se calculó las siguientes métricas basadas en la diversidad y distancia filogenética de las unidades de análisis:

Índice ponderado de Faith (*Weighted Faith index*): cálculo de la distancia total que conecta a todas las especies del ensamble, en el árbol filogenético. Este valor es corregido por la abundancia de las especies del ensamble (Faith, 1992).

Obtención de las condiciones espacio-ambientales

Espacio

Se empleó el programa de sistema de información geográfica ArcGIS para estimar la composición de los usos del suelo de cada unidad de análisis. Para ello, se obtuvo imágenes de satélite de Google asociadas a cada unidad de análisis, y el paisaje fue clasificado en 1) vegetación natural y 2) zonas de cultivos y 3) urbanización, en áreas circulares de 1000 metros de radio.



Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023. “Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”

Ambiente

Se usó la información climática de precipitación y temperatura anual promedio, asociada a cada unidad de análisis, provista por el repositorio climático global de WorldClim (Fick & Hijmans, 2017). Además, se usará la clasificación de las zonas bioclimáticas y ecosistemas para Guatemala, elaborada por el Instituto de Investigaciones en Ciencias Naturales y Tecnología (IARNA), de la Universidad Rafael Landívar (2018) (Fig. 1).

Señal filogenética

Se analizó la señal filogenética en los rasgos funcionales de las abejas con sus relaciones filogenéticas, utilizando las métricas λ de Pagel y K de Blomberg: ambas métricas estiman la tendencia de las especies a expresar similitudes en sus rasgos funcionales, bajo un modelo nulo de evolución al azar (Pagel 1999; Blomberg et al., 2003).

10.7. Procesamiento y análisis de la información

Primero, se calculó las métricas de la diversidad funcional del ensamble de abejas de los tres ecosistemas bajo análisis (*functional richness, functional divergence, funcional dispersion y Rao index*), usando la librería “*fundiversity*” (Grenié & Gruson, 2022), del programa R Studio. Se cuantificó la diversidad filogenética (*weighed Faith index*), empleando la librería “*greiger*” (Pennell et al., 2014) picante, en el programa R Studio. Posteriormente, se utilizó un análisis ANOVA para comparar los seis rasgos funcionales (localización y construcción del nido, sociabilidad, longitud de la glossa, especialización de la dieta y distancia intertegular), y las métricas de diversidad funcional y filogenética entre los ecosistemas bajo estudio. Además, se utilizaron modelos lineales mixtos gaussianos para establecer la relación de entre las variables dependientes. a) diversidad funcional (*functional richness, functional divergence, funcional dispersion y Rao index*) y b) diversidad filogenética (*weighed Faith index*), con las variables independientes: 1) usos del suelo en áreas circulares de 1000 metros de radio, y los valores de temperatura y precipitación promedio de los tres ecosistemas contemplados en esta propuesta, para cada unidad de análisis. Para estos modelos, se definió como variables aleatorias el año de recolección de datos y el ecosistema de la localidad del conjunto de datos. Esta prueba estadística fue realizada a un valor de p de .05, en el programa R Studio. Por último, se exploró la relación de los rasgos funcionales de las abejas con sus distancias filogenéticas, mediante las pruebas de señal filogenética λ de Pagel y K de Blomberg, bajo un modelo de dinámica evolutiva browniana, mediante la librería Phytools (Revell, 2024), en el programa Rstudio.

11. Aspectos éticos y legales

No aplica.



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

12. Resultados y discusión

12.1 Resultados

Después de la aplicación de los criterios de depuración de datos, se seleccionaron 8,522 registros de 292 especies / morfoespecies, en el bosque de montaña, bosque seco y selva lluviosa. 3103 individuos y 175 especies / morfoespecies se encuentran en el bosque de montaña; 3400 individuos y 146 especies / morfoespecies forman parte del bosque seco, y 2019 individuos y 113 especies / morfoespecies están presentes en la selva lluviosa (apéndice 1). Para todas las especies/morfoespecies mencionadas anteriormente, se recopiló la información de los seis rasgos funcionales: localización y construcción del nido, sociabilidad, longitud de la glosa, especialización de la dieta y distancia entre tégulas. Los primeros cinco rasgos fueron asignados a partir de la revisión de al menos 85 fuentes bibliográficas (Tabla 2). Las distancias intertegulares de individuos hembra y macho (cuando los ambos sexos estuvieran disponibles) fueron medidas directamente en el laboratorio, a partir de 1592 especímenes disponibles.

Tabla 2.

Revisión bibliográfica sobre rasgos funcionales de abejas nativas, de tres ecosistemas de Guatemala.

Familia	Genero	Referencias
Andrenidae	<i>Andrena</i>	Cane, 1991; Michener, 2007; Antoine & Forrest, 2021
	<i>Calliopsis</i>	Weislo, 1999; Michener, 2007
	<i>Perdita</i>	Danforth, 1989; Michener, 2007
	<i>Pseudopanurgus</i>	Rozen Jr, 1967; Michener, 2007
Apidae	<i>Ancyloscelis</i>	Michener, 1974; Torchio, 1974; Michener, 2007
	<i>Anthophora</i>	Michener, 2007; Antoine & Forrest, 2021
	<i>Bombus</i>	Michener, 2007; Goulson, 2010;
	<i>Centris</i>	Frankie et al., 1980; Coville et al., 1986; Frankie et al., 1988; Vinson & Frankie, 1991; de Jesus & Garofalo, 2000; Michener, 2007; Martins et al., 2014
	<i>Cephalotrigona</i>	Obiols & Vásquez, 2012; Quezada-Euán, 2018
	<i>Ceratina</i>	Michener, & Eickwort, 1966; Michener, 2007; Rehan et al., 2015; Flórez-Gómez et al., 2022
	<i>Deltoptila</i>	Michener, 2007
	<i>Diadasia</i>	Linsley & MacSwain, 1958; Michener, 2007



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

Familia	Genero	Referencias
	<i>Dolichotrigona</i>	Obiols & Vásquez, 2012; Quezada-Euán, 2018
	<i>Epeolus</i>	Michener, 2007; Onuferko et al., 2019
	<i>Epicharis</i>	Alves-dos-Santos et al., 2007; Michener, 2007
	<i>Eufriesea</i>	Michener, 2007
	<i>Euglossa</i>	Dressler, 1982; Skov, & Wiley, 2005; Roubik & Hanson, 2004; Michener, 2007
	<i>Eulaema</i>	Dressler, 1982; Roubik & Hanson, 2004; Michener, 2007
	<i>Exomalopsis</i>	Raw, 1977; Rozen, 1984a; Michener, 2007
	<i>Florilegus</i>	Laberge & Ribble, 1966; Michener, 2007
	<i>Frieseomelitta</i>	Obiols & Vásquez, 2012; Quezada-Euán, 2018
	<i>Gaesischia</i>	Michener, 2007
	<i>Geotrigona</i>	Obiols & Vásquez, 2012; Quezada-Euán, 2018
	<i>Lestrimelitta</i>	Obiols & Vásquez, 2012; Quezada-Euán, 2018
	<i>Melipona</i>	Obiols & Vásquez, 2012; Quezada-Euán, 2018
	<i>Melissodes</i>	Batra & Schuster, 1977; Michener, 2007
	<i>Melissoptila</i>	Michener, 2007
	<i>Melitoma</i>	Linsley et al., 1980; Bullock et al., 1991; Michener, 2007
	<i>Mesocheira</i>	Michener, 2007
	<i>Mesoplia</i>	Rozen et al., 2011; Michener, 2007
	<i>Monoeca</i>	da Rocha-Filho & Melo, 2011; Michener, 2007
	<i>Nannotrigona</i>	Obiols & Vásquez, 2012; Quezada-Euán, 2018
	<i>Nomada</i>	Cane, 1983; Michener, 2007
	<i>Osiris</i>	Michener, 2007
	<i>Oxytrigona</i>	Obiols & Vásquez, 2012; Quezada-Euán, 2018
	<i>Paratetrapedia</i>	Aguiar & Melo, 2011
	<i>Paratrigona</i>	Obiols & Vásquez, 2012; Quezada-Euán, 2018 Obiols & Vásquez, 2012; Quezada-Euán, 2018
	<i>Partamona</i>	Obiols & Vásquez, 2012; Quezada-Euán, 2018
	<i>Pectinapis</i>	Michener, 2007
	<i>Peponapis</i>	Rozen Jr & Ayala, 1987; Antoine & Forrest, 2021; Michener, 2007
	<i>Plebeia</i>	Obiols & Vásquez, 2012; Quezada-Euán, 2018
	<i>Ptilothrix</i>	Laroca & de Almeida, 2009; Michener, 2007; Flórez-Gómez & Danforth, 2023.
	<i>Rhathymus</i>	Bohart, 1970; Michener, 2007
	<i>Scaptotrigona</i>	Obiols & Vásquez, 2012; Quezada-Euán, 2018
	<i>Scaura</i>	Obiols & Vásquez, 2012; Quezada-Euán, 2018
	<i>Tetragonisca</i>	Obiols & Vásquez, 2012; Quezada-Euán, 2018



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

Familia	Genero	Referencias
	<i>Tetrapedia</i>	Michener, 2007; Alves-dos-Santos et al., 2002
	<i>Thygater</i>	Rozen Jr, 1974; Michener, 2007; Res, 2008
	<i>Trigona</i>	Obiols & Vásquez, 2012; Quezada-Euán, 2018
	<i>Trigonisca</i>	Obiols & Vásquez, 2012; Quezada-Euán, 2018
	<i>Xenoglossa</i>	Cane, 1991; Michener, 2007
	<i>Xylocopa</i>	Michener, 2007; Bernardino & Gaglianone, 2013; Mérida-Rivas et al., 2022.
Colletidae	<i>Chilicola</i>	Eickwort, 1967; Michener, 2007; Engel, 2022
	<i>Colletes</i>	Michener, 2007; Almeida, 2008; Batra & Schuster, 1977
	<i>Crawfordapis</i>	Michener, 2007; Almeida, 2008
	<i>Hylaeus</i>	Michener, 2007
	<i>Ptiloglossa</i>	Rozen Jr, 1984b; Michener, 2007; Sarzetti et al., 2013
Halictidae	<i>Agapostemon</i>	Eickwort & Eickwort, 1969; Eickwort, 1981; Michener, 2007; Janjic & Packer, 2003
	<i>Augochlora</i>	Eickwort & Eickwort, 1972; Michener, 2007; Lepeco & Gonçalves, 2022; Wcislo et al., 2003
	<i>Augochlorella</i>	Eickwort & Eickwort, 1973; Michener, 2007
	<i>Augochloropsis</i>	Eickwort & Sakagami, 1979; Michener, 2007
	<i>Caenaugochlora</i>	Michener & Kerfoot, 1967; Michener, 2007
	<i>Caenohalictus</i>	Michener et al., 1979; Michener, 2007
	<i>Dinagapostemon</i>	Roberts & Brooks, 1987; Michener, 2007
	<i>Dufourea</i>	Torchio et al., 1967; Michener, 2007
	<i>Habralictus</i>	Michener et al., 1979
	<i>Halictus</i>	Wille & Michener, 1971; Michener & Bennett, 1977; Michener, 2007
	<i>Lasioglossum</i>	Wille & Orozco, 1969; Wcislo et al., 1993; McGinley, 1999; Corbin et al., 2021;
	<i>Megalopta</i>	Wcislo et al., 2004
	<i>Neocorynura</i>	Rica, 1966; Michener & Kerfoot, 1966; Eickwort & Sakagami, 1979; Michener, 2007
	<i>Pereirapis</i>	Gonçalves, 2015; Michener, 2007
	<i>Pseudaugochlora</i>	Michener, & Kerfoot, 1967; Michener, 2007; da Rocha Filho et al., 2023
	<i>Sphcodes</i>	Bogusch et al., 2006; Michener, 2007
	<i>Temnosoma</i>	Eickwort & Sakagami, 1979; Michener, 2007



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

Familia	Genero	Referencias
Megachilidae	<i>Anthidiellum</i>	Baker et al., 1985; Romankova, 2003; Michener, 2007
	<i>Anthidium</i>	Michener, 2007; Gonzalez & Griswold, 2013
	<i>Anthodioctes</i>	Alves-dos-Santos et al., 2004; Michener, 2007
	<i>Ashmeadiella</i>	Michener, 1939; Yanega, 1994; Michener, 2007
	<i>Coelioxys</i>	Marinho et al., 2018; Michener, 2007
	<i>Heriades</i>	Michener, 1968; Michener, 2007
	<i>Hoplostelis</i>	Michener, 2007; Litman et al., 2016
	<i>Hypanthioides</i>	Michener, 2007
	<i>Hypanthidium</i>	Michener, 2007; Litman et al., 2016
	<i>Megachile</i>	Michener, 2007; Gonzalez, 2008; Cardoso & Silveira, 2012; Torretta et al., 2012; Sabino & Antonini, 2017; Gonzalez et al., 2019
	<i>Osmia</i>	Bosch et al., 2001; Michener, 2007
	<i>Paranthidium</i>	Griswold & Michener, 1988; Michener, 2007
	<i>Stelis</i>	Michener, 2007; Rozen Jr & Hall, 2011

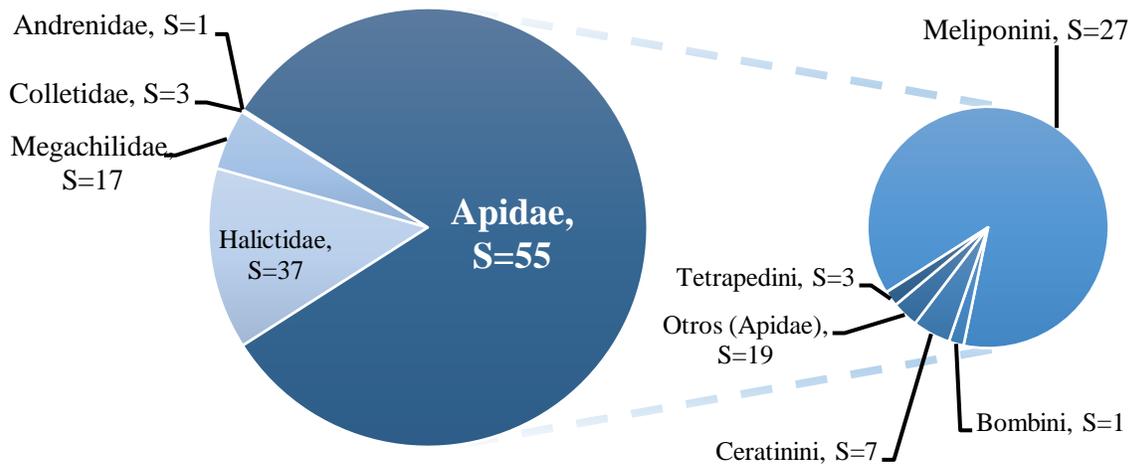


Figura 2 Composición de especies de abejas del ecosistema Selva Lluviosa, por grupos taxonómicos: Riqueza de especies por familia (Andrenidae, Apidae, Colletidae, Halictidae, y Megachilidae). Dentro de la familia Apidae, que cuenta con la mayor riqueza de especies, se indica la riqueza para las tribus con mayor riqueza (Bombini, Ceratinini, Tetrapedini, y Meliponini).



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
"Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala."**

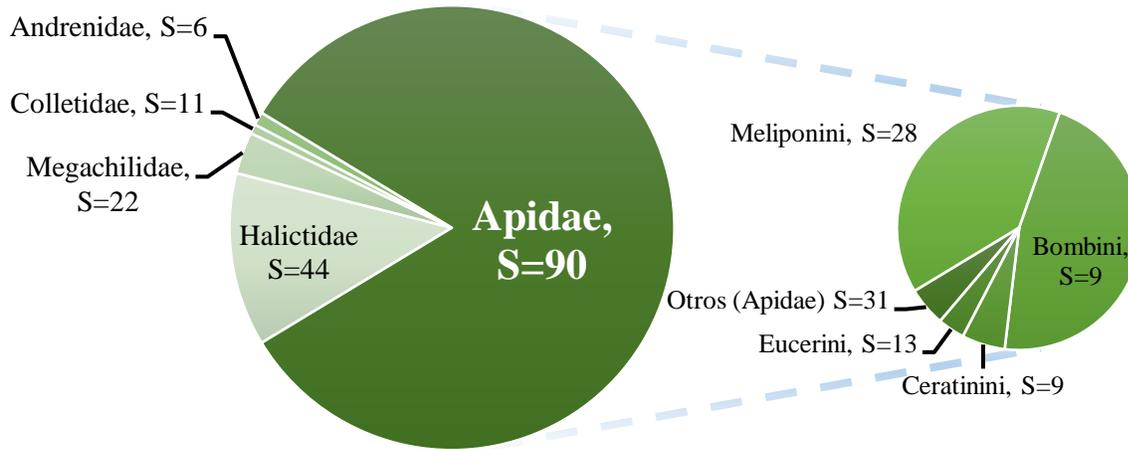


Figura 3. Composición de especies de abejas del ecosistema Bosque de Montaña, por grupos taxonómicos: Riqueza de especies por familia (Andrenidae, Apidae, Colletidae, Halictidae, y Megachilidae). Dentro de la familia Apidae, que cuenta con la mayor riqueza de especies, se indica la riqueza para las tribus con mayor riqueza (Bombini, Ceratinini, Eucerini, y Meliponini).

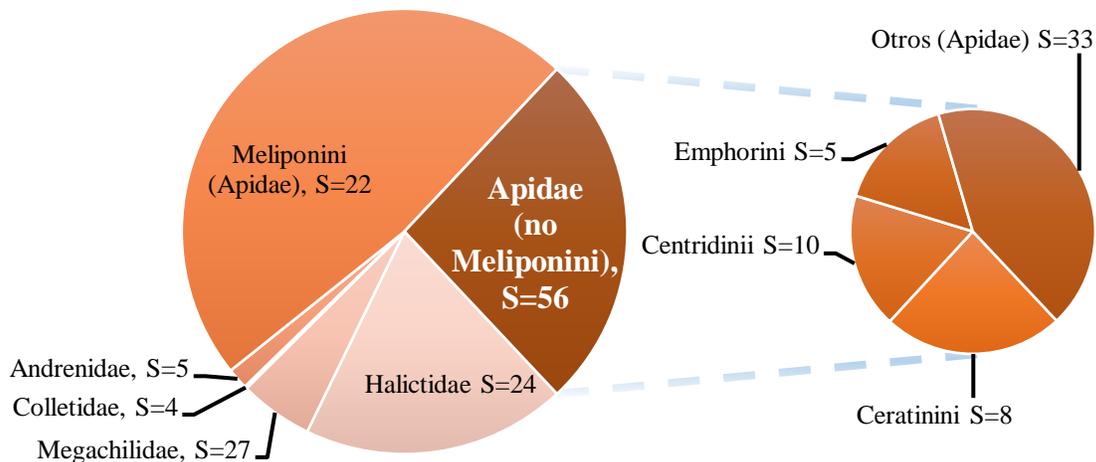


Figura 4. Composición de especies de abejas del ecosistema Bosque Seco, por grupos taxonómicos: Riqueza de especies por familia (Andrenidae, Apidae, Colletidae, Halictidae, y Megachilidae). Dentro de la familia Apidae, que cuenta con la mayor riqueza de especies, se indica la riqueza para las tribus con mayor riqueza (Centridini, Ceratinini, Emphorini, y Meliponini).

**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

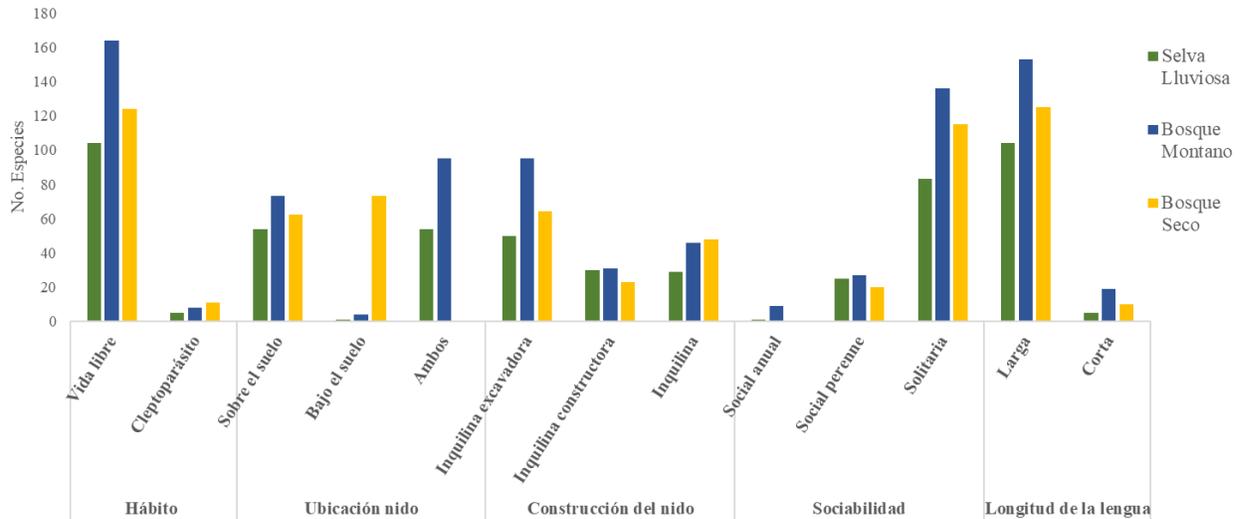


Figura 5. Frecuencia de especies que presentan los distintos rasgos funcionales, por ecosistema.

Ninguna métrica de diversidad funcional (*functional richness*, *functional divergence*, *functional dispersion* o *Rao's index*), ni de diversidad filogenética (*weighted faith's index*) mostró diferencias significativas entre los ecosistemas bajo análisis (ANOVA, $P > 0.05$, Figura 7). Asimismo, tampoco se encontró diferencias en la localización y construcción del nido, sociabilidad, longitud de la glossa y especialización de la dieta de las abejas entre los ecosistemas estudiados (ANOVA, $P > 0.05$). Sin embargo, la distancia intertegular de abejas macho y hembra sí mostró diferencias entre los ecosistemas; en la selva lluviosa se encontraron las abejas con distancias intertegulares de menor longitud, en comparación a las abejas de bosque de montaña y bosque seco (ANOVA, $P < 0.05$) (Figura 6).

Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”

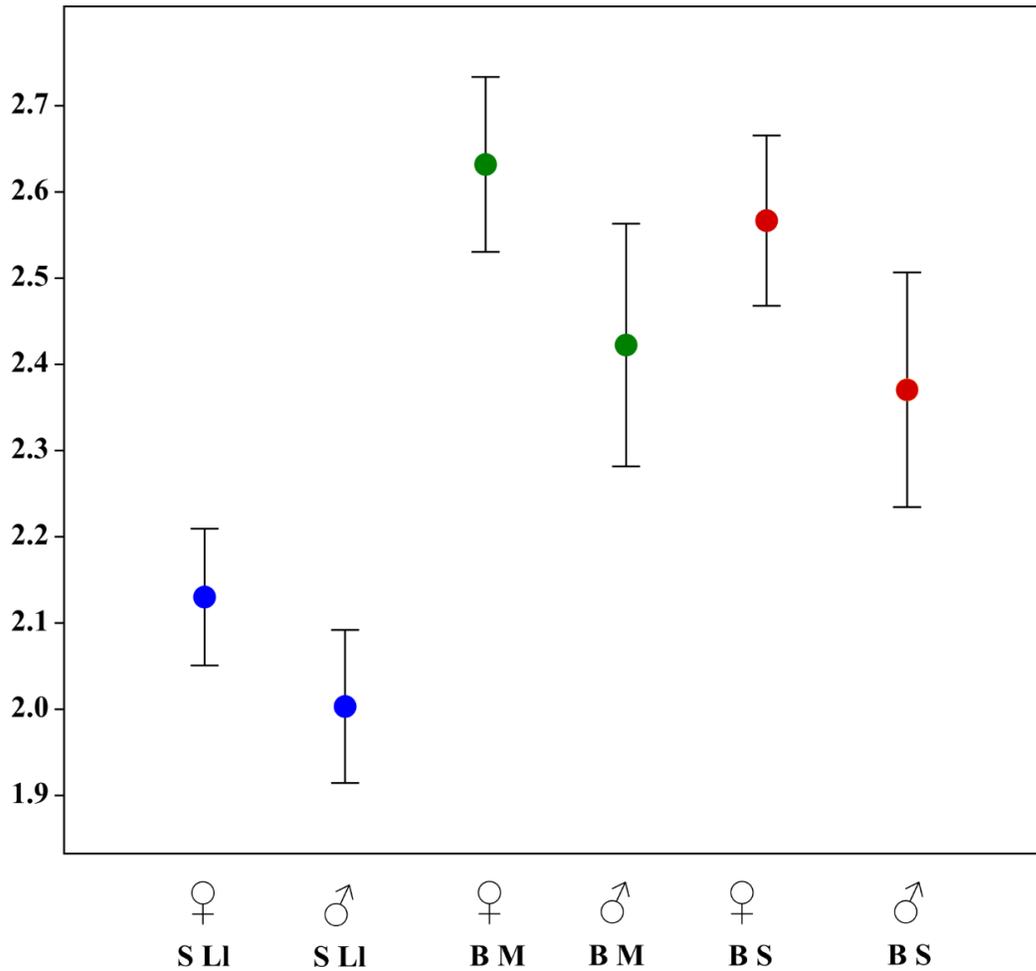


Figura 6. Promedios (puntos) y error estándar (barras de error) de las distancias intertegulares promedio para las especies registradas para cada ecosistema (S LI = Selva lluviosa, B M = Bosque de Montaña, B S = Bosque Seco). Se muestran los valores calculados para hembras (♀) y machos (♂) por separado. El ecosistema selva lluviosa fue significativamente menor ($P < 0.05$).



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

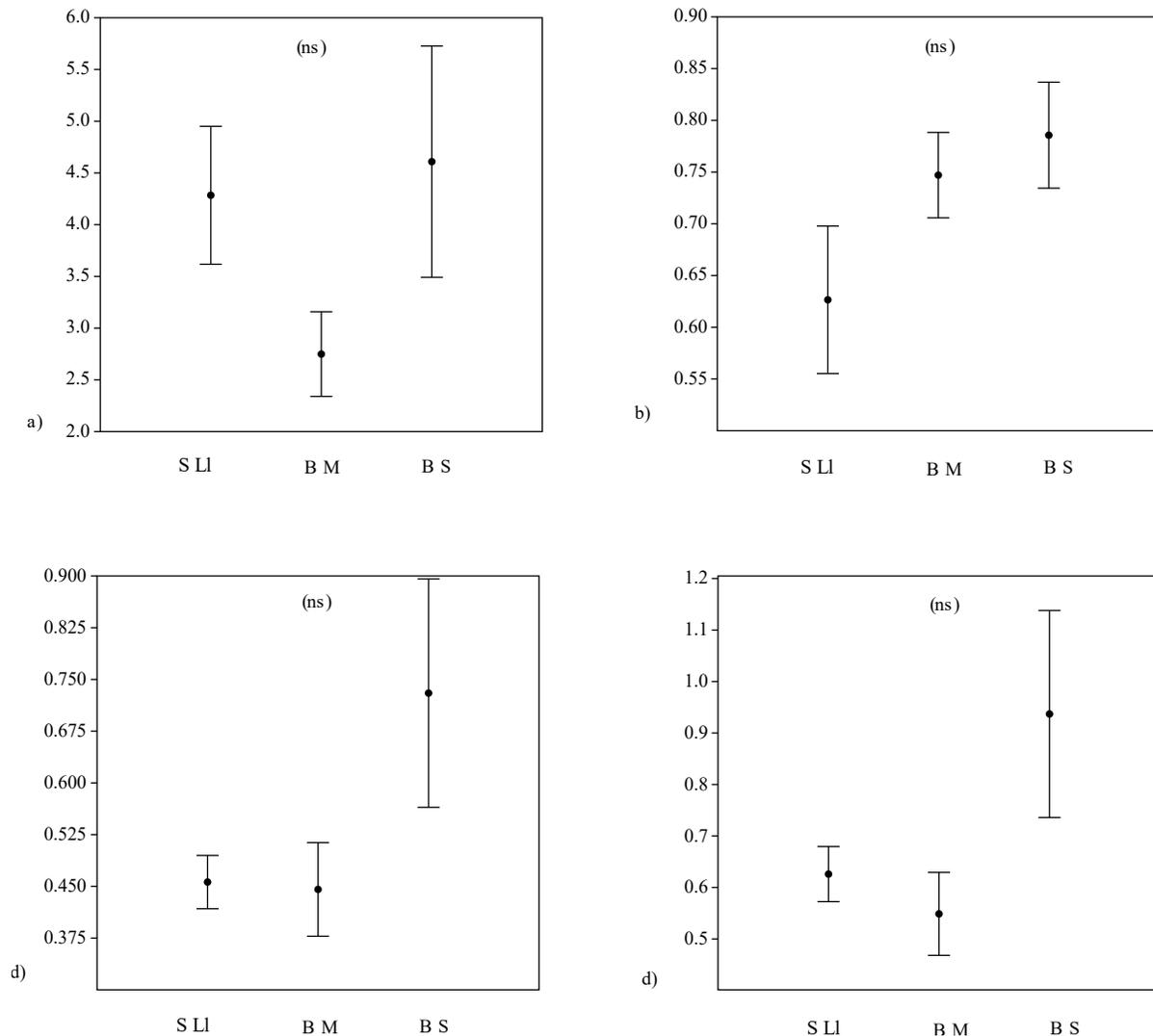


Figura 7. Promedios (puntos) y error estándar (barras) de las métricas de rasgos funcionales, por ecosistema: a), diversidad funcional (*functional diversity*), $F=2.814$, $P=0.07032$; b), divergencia funcional (*functional divergence*), $F=1.553$, $P=0.2226$; c), dispersión funcional (*functional dispersión*), $F=2.201$, $P=0.1222$; y d), índice de entropía de Rao (*Rao index*), $F=2.727$, $P=0.07598$. S LI = Selva Lluviosa, B M = Bosque de montaña, B S = Bosque seco, ns = no hay diferencia significativa ($P>0.05$).

Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”

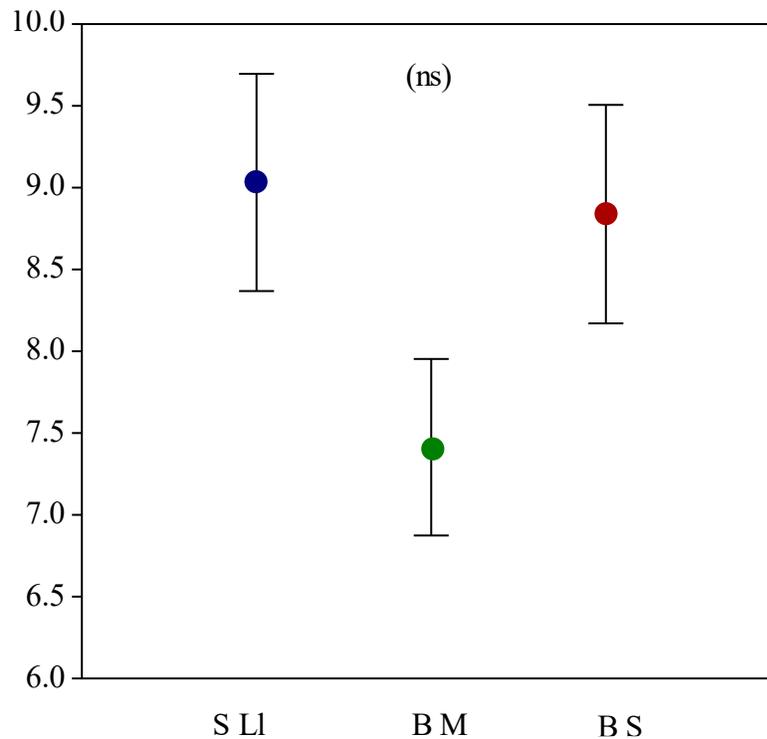


Figura 8. Promedios (puntos) y error estándar (barras) de la diversidad filogenética (índice de Faith) de las abejas sin aguijón (Meliponini), por ecosistema. S LI = Selva Lluviosa, BM = Bosque de montaña, B S = Bosque seco, ns = no hay diferencia significativa ($P > 0.05$).

En cuanto a las condiciones espaciales, los usos del suelo (coberturas de vegetación natural, cultivos y zonas urbanas) no mostraron relación significativa con ninguna métrica de diversidad funcional. Ninguna métrica de diversidad funcional (*functional richness*, *functional divergence*, *functional dispersion* o *Rao's index*), ni las métricas de diversidad filogenética (*weighted faith's index*). Respecto a las variables ambientales, la precipitación promedio anual tampoco ejerció efectos significativos en ninguna métrica de diversidad funcional, ni diversidad filogenética. En contraste, la temperatura promedio anual sí mostró relación significativa positiva con la métrica *functional richness*, y una relación marginal positiva con la métrica *Rao's index* (Modelo lineal mixto, $P < 0.05$; Tabla 3; Figura 9). También, la temperatura anual promedio se relacionó significativa y positivamente con la métrica Faith's index de las abejas sin aguijón (Modelo lineal mixto, $P < 0.05$; Tabla 33; Figura 10).

Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”

La diversidad funcional (Figura 7^a) y la diversidad filogenética (Figura 8) mostraron un patrón similar para los ecosistemas de estudio. Sin embargo, no se logró detectar señal filogenética para las abejas sin aguijón de los tres ecosistemas bajo estudio.

Tabla 3.

Modelos lineales mixtos explicativos de la relación de la temperatura promedio anual con la diversidad funcional y filogenética de abejas de tres ecosistemas de Guatemala.

Variable de respuesta	de	Variable explicativa		Estimador	Error estándar	Valor de t	Valor de p	
<i>Functional richness</i>	Temperatura	promedio	0.01	0.005	2.8	0.008	**	
<i>Rao's index</i>	Temperatura	promedio	0.002	0.001	1.9	0.05	.	
<i>Faith's index</i>	Temperatura	promedio	0.02	0.008	2.9	0.01	*	
abejas sin aguijón	anual							

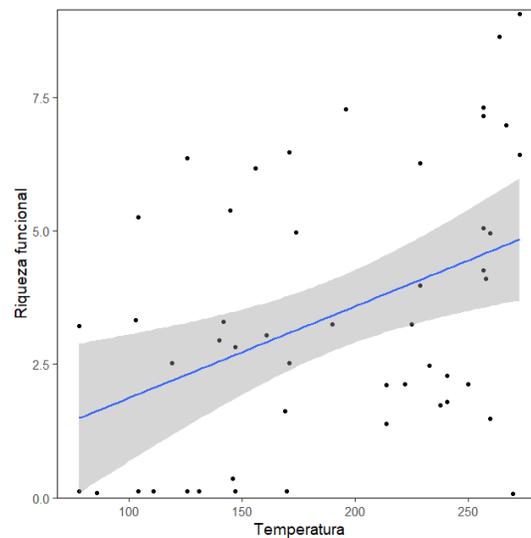


Figura 9. Relación entre la temperatura promedio anual y la riqueza funcional (functional richness) de abejas, de tres ecosistemas de Guatemala.



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

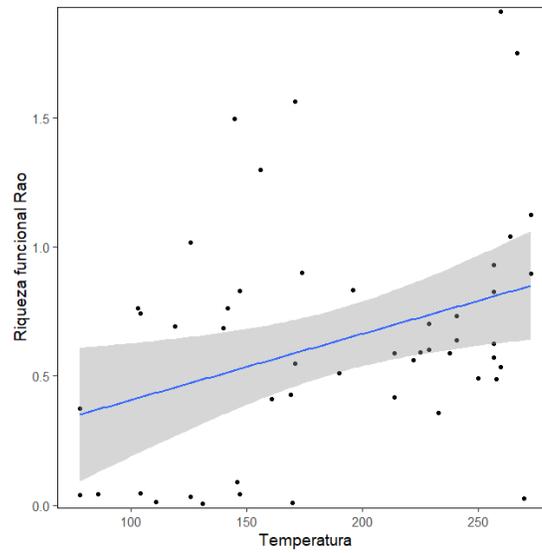


Figura 10. Relación entre la temperatura promedio anual y la diversidad funcional (*Rao's index*) de abejas, de tres ecosistemas de Guatemala.

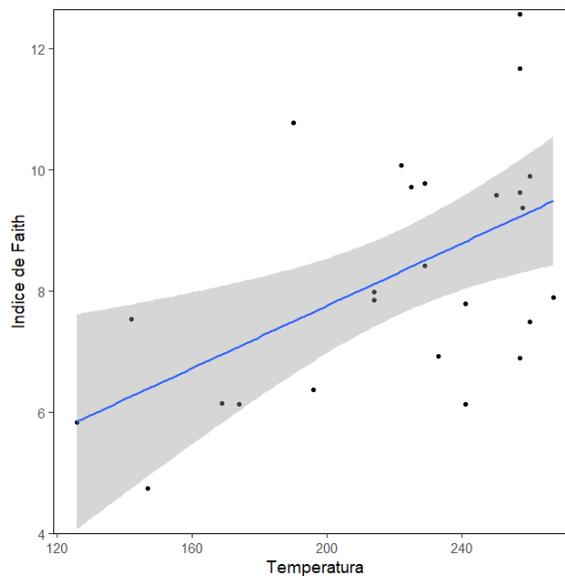


Figura 11. Relación entre la temperatura promedio anual y la diversidad filogenética (*Faith's index*) de abejas sin agujón, de tres ecosistemas de Guatemala.



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

12.2 Discusión de resultados

Los resultados de esta investigación sugieren la existencia de comunidades taxonómicas, funcionales y filogenéticas propias de los distintos ecosistemas. Se encontró diferencias significativas entre los rasgos funcionales de las abejas entre los ecosistemas de bosque de montaña, bosque seco y selva lluviosa. Los usos del suelo no explicaron la diversidad funcional y filogenética de las abejas, sin embargo, sí se encontró que el clima, y en particular la temperatura, explica la diversidad funcional y filogenéticas de las abejas. Se discuten estos resultados con más detalle en las siguientes secciones.

Diversidad taxonómica

La composición taxonómica de las comunidades de abejas varía entre ecosistemas en cuanto a la representación de las divisiones taxonómicas presentes. En todos los ecosistemas, la familia más abundante fue Apidae. Esta es una de las familias de abejas más numerosa, y que contiene mayor número de tribus (Michener, 2007). Las figuras 3 a 4 muestran la proporción de especies de cada familia presente en cada ecosistema. Para la familia Apidae, se muestran las proporciones de las tribus más abundantes. Asimismo, en los tres ecosistemas, la segunda familia más abundante fue Halictidae. Esta familia se encuentra en muchas regiones del mundo, y es muy diversa en el neotrópico (Michener, 2007). La familia Megachilidae fue más numerosa en especies que las familias Colletidae y Andrenidae para todos los ecosistemas, siendo estas dos familias las menos representadas en el país y en la Colección de Abejas Nativas de Guatemala (Enríquez & Ayala, 2014). Las mayores diferencias entre los ecosistemas se observan dentro de la familia Apidae, aunque en todos los casos la tribu más diversa fue Meliponini, la cual incluye a las abejas sin aguijón (Michener, 2007). Para el ecosistema bosque de montaña, destaca el número de especies de la familia Bombini. Esta familia incluye los abejorros, entre los cuales la mayoría de las especies habita regiones de altitudes media a alta, con climas relativamente templados, especialmente en los trópicos. Los abejorros se encuentran también entre las especies de abejas visitantes florales más abundantes en el altiplano de Guatemala, y se consideran como un grupo importante para la polinización de los ecosistemas naturales y agrícolas (Escobedo Kenefic et al. 2022). Asimismo, esta tribu cuenta con una sola especie en el ecosistema selva lluviosa, y está ausente en el ecosistema bosque seco. Por otra parte, el ecosistema bosque seco muestra una alta diversidad dentro de la familia Apidae, ya que la mayoría de las tribus se encuentran representadas en este ecosistema, aunque con pocas especies por cada tribu. El ecosistema bosque seco es el que presenta más especies que anidan bajo tierra, lo que coincide con la alta diversidad de especies (Michener, 2007).



Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023. “Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”

Diferencias en rasgos funcionales, entre ecosistemas

Se observó que las abejas presentes en las selvas lluviosas son de menor tamaño, en comparación a las especies en el bosque de montaña, y en el bosque seco. De manera general, se ha determinado que las condiciones climáticas (e.g. lluvia, precipitación, entre otros) tienen impactos profundos en la estructuración de las comunidades de abejas, en términos de los rasgos funcionales de las especies (Classen et al., 2017). En este sentido, se ha postulado que existen dos factores que podrían explicar el cambio de los rasgos funcionales de comunidades de especies entre hábitats montañosos y de tierras bajas. Primero, el tamaño corporal de las abejas tiende a reducirse conforme a la disminución de la elevación, probablemente a causa de restricciones fisiológicas. Esto conduce al recambio de las especies y sus rasgos funcionales, entre hábitats montañosos y de tierras bajas (Classen et al., 2017). Segundo, el tamaño de las abejas también puede verse afectado por restricciones energéticas de las especies, donde probablemente las especies de mayor tamaño están sujetas a una mayor probabilidad de extinción en tierras bajas (Classen et al., 2017). Sin embargo, la investigación sobre la relación de las condiciones climáticas y los rasgos funcionales de abejas en áreas tropicales a escala local es escasa. En estos estudios, la variación en el tamaño corporal de abejas no pudo ser explicada por el gradiente de altitud (Osorio-Canadas et al., 2022; Gonzalez et al., 2022), sin embargo, nuestros resultados representan una escala espacial más amplia en comparación a los trabajos anteriores. Los hábitats de selvas lluviosas podrían imponer limitaciones (e. g. fisiológicas y energéticas) en las de abejas robustas, y de esta forma, favorecer la presencia de abejas de menor tamaño corporal.

Se observó que el incremento de la temperatura promedio anual se relacionó positivamente con una alta diversidad de grupos funcionales de abejas. A este momento, se conoce muy poco sobre la relación entre la diversidad funcional de abejas y la temperatura en la región tropical (Osorio-Canadas et al., 2022; Gonzalez et al., 2022), o de otros insectos visitantes florales como las mariposas (Hulshof et al., 2024). Aunque estos trabajos no exponen relaciones directas entre la diversidad funcional de las especies y los aumentos de la temperatura anual promedio, sí presentan evidencia empírica del papel de las condiciones climáticas en la estructuración de las comunidades de insectos visitantes florales, en términos de su diversidad funcional. Como patrón, los hábitats de tierras bajas y temperaturas relativamente altas suelen albergar comunidades de insectos con alta diversidad funcional. Este patrón sugiere que las comunidades de insectos de tierras bajas puede ser más resistente a las perturbaciones ambientales, ya que dichas comunidades contienen especies que se encuentran ocupando los recursos de manera más heterogénea, en comparación a los hábitats de tierras altas (Osorio-Canadas et al., 2022; Gonzalez et al., 2022; Hulshof et al., 2024).

Diversidad filogenética

Durante los últimos 15 años, las abejas sin aguijón han sido constante objeto de estudio en distintas regiones de Guatemala, como los bosques estacionalmente secos y los bosques de



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

montaña. Las abejas sin aguijón son el grupo de abejas mejor representado en los estudios realizados en el país (Escobedo-Kenefic et al., 2017; Enriquez & Ayala, 2014). Por eso, dentro de los datos disponibles, solo este grupo cuenta con un esfuerzo de muestreo lo suficientemente constante y la taxonomía lo suficientemente resuelta como para realizar análisis en función de sus relaciones filogenéticas. Asimismo, la alta diversidad de abejas sin aguijón presentes en los ecosistemas bajo estudio permite obtener métricas comparables.

Respecto a la diversidad funcional de las abejas sin aguijón, se observó que los aumentos de la temperatura promedio anual favorecieron la diversidad funcional de las especies. Sin embargo, investigaciones previas han reportado que la diversidad filogenética de abejas parece estar repartida en forma homogénea en distintas regiones geográficas, que abarcan áreas con un gradiente de temperatura, a escala regional (Leclercq, et al., 2023). Por otra parte, otras investigaciones previas han establecido relaciones significativas entre la disminución en la elevación (que a su vez representa una disminución en la temperatura) y el aumento de la diversidad filogenética de abejas, a una escala más local (Hoiss et al., 2012). Retomando las hipótesis de Classen y colaboradores (2017) sobre el ensamblaje de las comunidades de abejas, en áreas con bajas temperaturas (hábitats de altitudes mayores) las comunidades de abejas tienden a conformarse de acuerdo a restricciones fisiológicas sobre las especies, proceso que actúa como filtro para las especies de zonas bajas. Por lo tanto, la diversidad filogenética de las abejas en estas zonas también es baja. De forma contraria, las comunidades de abejas en áreas cálidas (tierras bajas) tienden a organizarse acorde a restricciones energéticas ejercidas sobre las especies robustas, lo que favorece la presencia de taxones de menor tamaño corporal y historia evolutiva compleja. Esto último se refleja también en relaciones filogenéticas más complejas y con menos grupos similares (Classen et al., 2017).

Por otra parte, no se observó señal filogenética en los rasgos funcionales de las abejas sin aguijón. Aun cuando este grupo de abejas es el mejor representado en cuanto a número de registros en Guatemala, es necesario considerar que la diversidad filogenética se calculó a partir de las 33 especies conocidas para el país. Asimismo, estas especies comparten rasgos funcionales importantes, como la sociabilidad (Michener, 2007). Posiblemente la señal filogenética podría ser detectada si se incluye una mayor cantidad de especies. Sin embargo, debido a que todavía existe mucha incertidumbre taxonómica en la mayoría de taxa de abejas del país, se requiere de más estudios enfocados en la taxonomía y filogenia de las abejas de Guatemala y de la región mesoamericana son necesarios para poner a prueba esta hipótesis.



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

Recapitulando lo discutido, sobresale el que diversidad funcional de abejas en general y la diversidad filogenética de abejas sin aguijón se ven favorecidas por temperaturas más altas. De forma interesante, el tamaño corporal de las abejas, que es el rasgo funcional que mostró resultados significativos, distingue a selva lluviosa de los otros dos ecosistemas. Esto indica que la mayoría de las especies robustas se encuentran en los bosques secos y bosques de montaña. Asimismo, la redundancia funcional de los taxones de abejas en zonas cálidas sugiere una mayor resiliencia ante las perturbaciones del ambiente. Por el contrario, las comunidades de abejas en zonas frías tienden a ser menos complejas en su estructura funcional, y por lo tanto sus ensamblajes pueden ser más susceptibles a las perturbaciones ambientales. En ese sentido, los resultados de este estudio resaltan la importancia de considerar las zonas templadas y frías del país como importantes para la conservación de las comunidades de abejas y de sus funciones dentro de los ecosistemas.



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

13 Conclusiones

- Se encontró que la composición de grupos taxonómicos de las comunidades de los ecosistemas estudiados coincide en una mayor riqueza de abejas de la familia Apidae, y en particular de la tribu Meliponini (abejas sin aguijón). En el ecosistema bosque de montaña, sobresale la riqueza de la tribu Bombini (abejorros). La variación entre dichas comunidades se atribuye a las familias y tribus de abejas solitarias, en especial en el bosque seco.
- El tamaño promedio de las especies de abejas presentes en la selva lluviosa, estimado a partir de las distancias entre tégulas, es significativamente menor que en los otros ecosistemas.
- La temperatura promedio anual se relaciona positivamente con dos métricas de diversidad funcional (riqueza funcional e índice de entropía de Rao), y con la diversidad filogenética (índice de Faith), de forma significativa.
- El menor tamaño promedio en las especies de selva lluviosa, así como la relación positiva de la temperatura del ecosistema con las métricas de diversidad funcional y filogenética, sugieren que las comunidades de tierras bajas y climas cálidos son ecológica y evolutivamente resilientes, en comparación con las comunidades de los climas templados y fríos. Por esta razón, se enfatiza en la importancia de incluir a los ecosistemas de altitud, como el bosque de montaña, en la planificación de áreas para conservación biológica.



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

14 Recomendaciones

- Se recomienda continuar los estudios taxonómicos y filogenéticos de las especies de abejas de Guatemala, a modo de reducir la incertidumbre taxonómica y ampliar el alcance de los análisis que se basan en esta información. Asimismo, se requiere de más estudios de la biología de las especies, a modo de mejorar la disponibilidad de información sobre sus rasgos funcionales.
- Se recomienda también asegurar que los ecosistemas de montaña con climas templados sean incluidos en la planificación territorial enfocada a zonas de conservación, ya que, según los resultados obtenidos, las comunidades de abejas de estas áreas presentan estructuras funcionales y filogenéticas más vulnerables, y por lo tanto podrían ser menos resilientes a cambios ambientales que las comunidades de ecosistemas cálidos.
- Asimismo, sobre la base de la anterior recomendación se recomienda estudiar los posibles efectos del cambio climático sobre la funcionalidad ecológica de las comunidades de abejas asociadas a climas fríos.



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

15 Referencias

- Abrahamczyk, S., de Vos, J. M., Sedivy, C., Gottleuber, P., & Kessler, M. (2014). A humped latitudinal phylogenetic diversity pattern of orchid bees (Hymenoptera: Apidae: Euglossini) in western Amazonia: assessing the influence of climate and geology history. *Ecography*, 37(5), 500-508. doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.00417.x
- Aguiar, A. J., & Melo, G. A. (2011). Revision and phylogeny of the bee genus *Paratetrapedia* Moure, with description of a new genus from the Andean Cordillera (Hymenoptera, Apidae, Tapinotaspidini). *Zoological journal of the Linnean Society*, 162(2), 351-442.
- Alirezazadeh, S., Borges, P. A. V., Cardoso, P., Gabriel, R., Rigal, F., & Borda-de-Agua, L. (2021). Spatial Scaling Patterns of Functional Diversity. *Frontier in Ecology and Evolution*, 9. doi: 10.3389/fevo.2021.607177
- Almeida, E. A. (2008). Colletidae nesting biology (hymenoptera: Apoidea). *Apidologie*, 39(1), 16-29.
- Alves-dos-Santos, I., Camarotti-de-Lima, M. D. F., Martins, C. F., Morato, E. F. ... Nascimento, A. M. D. (2004). Nesting biology of some Brazilian Anthodiocetes species Holmberg 1903 (Anthidiini, Megachilidae). In *Proceedings of the 8th IBRA International Conference on Tropical Bees and VI Encontro sobre Abelhas, Ribeirão Preto, Brasil, 6-10 September, 2004* (pp. 93-98).
- Alves-dos-Santos, I., Machado, I. C., & Gaglianone, M. C. (2007). Natural history of the oil-collecting bees. *Oecologia Australis*, 11(4), 544-557.
- Alves-dos-Santos, I., Melo, G. A., & Rozen, J. G. Jr. (2002). Biology and immature stages of the bee tribe Tetrapediini (Hymenoptera: Apidae). *American Museum Novitates*, 3377, 1-45.
- Andressen, E., Arroyo-Rodríguez, V., & Escobar, F. (2018). Tropical Biodiversity: The importance of biotic interactions for its origins, maintenance, function, and conservation. En W. Dáttilo & V., Rico-Gray (Eds), *Ecological Networks in the Tropics: An Integrative overview of species interaction from some of the most species-rich habitats on earth* (pp. 1- 14). Gewerbestrasse; Springer
- Antoine, C.M. & Forrest, J.R.K. (2021), Nesting habitat of ground-nesting bees: a review. *Ecological Entomology*, 46: 143-159. doi: 10.1111/een.12986
- Baker, J. R., Kuhn, E. D., & Bambara, S. B. (1985). Nests and immature stages of leafcutter bees (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 290-313.
- Batra, S. W., & Schuster, J. C. (1977). Nests of *Centris*, *Melissodes*, and *Colletes* in Guatemala (Hymenoptera: Apoidea). *Biotropica*, 135-138.



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

- Bernardino, A. S., & Gaglianone, M. C. (2013). Comparisons in nesting biology of two sympatric carpenter bee species (Apidae: Xylocopini). *Journal of Natural History*, 47(21-22), 1481-1499.
- Blomberg, S.P., Garland Jr. T., & Ives, A. R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57, 717–745. doi: 10.1111/j.0014-3820.2003.tb00285.x
- Bogusch, P., Kratochvíl, L., & Straka, J. (2006). Generalist cuckoo bees (Hymenoptera: Apoidea: Sphecodes) are species-specialist at the individual level. *Behavioral ecology and sociobiology*, 60, 422-429.
- Bohart, G. E. (1970). The evolution of parasitism among bees.
- Bosch, J., Maeta, Y., & Rust, R. (2001). A phylogenetic analysis of nesting behavior in the genus *Osmia* (Hymenoptera: Megachilidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 94(4), 617-627.
- Bracken, M.E.S., & Low, N.H.N. (2012). Realistic losses of rare species disproportionately impact higher trophic levels. *Ecology Letters*, 15, 461–467. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01758.x.
- Bullock, S. H., Ayala, R., Rodriguez-Gonzalez, G., Palacios-Chaves, R., Ramos-Zamora, D., Quiroz-Garcia, D. L., & Arreguin-Sanchez, M. D. L. L. (1991). Nest provision and pollen foraging in three Mexican species of solitary bees (Hymenoptera: Apoidea). *Pan-Pacific Entomologist*, 67(3), 171.
- Burch-Brown, J., & Archer, A. (2017). In defense of biodiversity. *Biology & Philosophy*, 32, 969-997. doi: 10.1007/s10539-017-9587-x
- Cadotte, M.W., Carscadden, K., & Mirotchick, N. (2011) Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48, 1079–108. doi: 10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x
- Cadotte, M. W., Dinnage, R., & Tilman, D. (2012). Phylogenetic diversity promotes ecosystem stability. *Ecology*, 93(8), 223-233. doi: 10.2307/23229920
- Campbell, A. J., Lichtenberg, E. M., Carvalheiro, L. G., Menezes, C., Cabral Borges, R., Teixeira Coelho, B. W., ... Motta Maues, M. (2022). High bee functional diversity buffers crop pollination services against deforestation. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 326, 107777. doi: 10.1016/j.agee.2021.107777
- Cane, J. H. (1983). Olfactory evaluation of *Andrena* host nest suitability by kleptoparasitic *Nomada* bees (Hymenoptera: Apoidea). *Animal Behaviour*, 31(1), 138-144.
- Cane, J. H. (1991). Soils of Ground-Nesting Bees (Hymenoptera: Apoidea): Texture, Moisture, Cell Depth and Climate. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 64(4), 406–413. doi: <http://www.jstor.org/stable/25085307>



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

- Cardoso, C. F., & Silveira, F. A. (2012). Nesting biology of two species of *Megachile* (*Moureapis*) (Hymenoptera: Megachilidae) in a semideciduous forest reserve in southeastern Brazil. *Apidologie*, 43, 71-81.
- Cariveu, D. P., & Winfree, R. (2015). Causes of variation in wild bee responses to anthropogenic drivers. *Current Opinion in Insect Science*. 10, 104-109. doi: 10.1016/j.cois.2015.05.004
- Casiá Ajché, Q. B., Landaverde González, P., & Escobedo Kenefic, N. (2023). Efecto del paisaje y el manejo agrícola en la diversidad de abejas y en las redes de interacciones planta-polinizador en fincas de café (*Coffea arabica* L.) de Guatemala. Tesis
- Classen, A., Peters, M. K., Kindeketa, W. J., Appelhans, T., Eardley, C. D., Gikungu, M. W., Hemp, A., ... Steffan-Dewenter, I. (2015). Temperature versus resource constraints: which factors determine bee diversity on Mount Kilimanjaro, Tanzania? *Global Ecology and Biogeography*, 24(6), 642-652. doi: 10.1111/geb.12286
- Classen, A., Steffan-Dewenter, I., Kindeketa, W. J., & Peters, M. K. (2017). Integrating intraspecific variation in community ecology unifies theories on body size shifts along climatic gradients. *Functional Ecology*, 31(3), 768-777.
- Conrad, K. M., Peters, V. E., & Rehan, S. (2021). Tropical bee abundance differs within a narrow elevation gradient. *Scientific Reports*, 11, 23368. doi: 10.1038/s41598-021-02727-9
- Convenio sobre la Conservación de la Diversidad Biológica (1992). Recuperado de: [cbd-es.pdf](#)
- Corbin, L. A. J., Awde, D. N., & Richards, M. H. (2021). Phenological and social characterization of three *Lasioglossum* (*Dialictus*) species inferred from long-term trapping collections. *Journal of Hymenoptera Research*, 88, 17-38.
- Coutinho, J. G. E., Hipólito, J., Santos, R. L. S., Moreira, E. F., Boscolo, D., & Viana, B. F. (2021). Landscape structure is a major driver of bee functional diversity in crops. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 624835. doi: 10.3389/fevo.2021.624835
- Coville, R. E., Frankie, G. W., Buchmann, S. L., Vinson, S. B., & Williams, H. J. (1986). Nesting and male behavior of *Centris heithausi* (Hymenoptera: Anthophoridae) in Costa Rica with chemical analysis of the hindleg glands of males. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 325-336.
- da Rocha Filho, L. C., Nogueira Araujo, T., de Sosa e Castro Melo., Dominguez Ferreira, T., & Augusto, S. C. (2023). A picky generalist: nesting females of *Pseudaugochlora graminea* (Halictidae) are highly specialised in an urban area. Research Square. Doi: 10.21203/rs.3.rs-3338611/v1
- da Rocha-Filho, L. C., & Melo, G. A. (2011). Nesting biology and behavioural ecology of the solitary bee *Monoeca haemorrhoidalis* (Smith) and its cleptoparasite *Protosiris gigas* Melo (Hymenoptera: Apidae: Tapinotaspidini; Osirini). *Journal of Natural History*, 45(45-46), 2815-2840.



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

- Danforth, B. N. (1989). Nesting behavior of four species of *Perdita* (Hymenoptera: Andrenidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 59-79.
- de Jesus, B. M. V., & Garofalo, C. A. (2000). Nesting behaviour of *Centris* (*Heterocentris*) *analis* (Fabricius) in southeastern Brazil (Hymenoptera, Apidae, Centridini). *Apidologie*, 31(4), 503-515.
- De Palma, A., Kuhlmann, M., Bugter, R., Ferrier, S., Hoskins, A. J., Potts, S. G., ... Purvis, A. (2017). Dimensions of biodiversity loss: Spatial mismatch in land-use impacts on species, functional and phylogenetic diversity of European bees. *Diversity and Distributions*, 23, 1435–1446. doi: 10.1111/ddi.12638
- Dirzo, R., Young, H., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N., & Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195), 401 - 406. doi:10.1126/science.1251817
- Dressler, R. L. (1982). Biology of the orchid bees (Euglossini). *Annual review of ecology and systematics*, 13(1), 373-394.
- Dzekashu, F. F., Yusuf, A. A., Pirk, C. W. W., Steffan-Dewenter, I., Lattorff, H. M. G., & Peters, M. K. (2021). Floral turnover and climate drive seasonal bee diversity along a tropical elevation gradient. *Ecosphere*, 13, e3964. doi: 10.1002/ecs2.3964
- Eickwort, G. C. (1967). Aspects of the biology of *Chilicola ashmeadi* in Costa Rica (Hymenoptera: Colletidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 42-73.
- Eickwort, G. C. (1981). Aspects of the Nesting Biology of Five Nearctic Species of *Agapostemon* (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 54(2), 337-351. doi: <http://www.jstor.org/stable/25084166>
- Eickwort, G. C., & Eickwort, K. R. (1969). Aspects of the Biology of Costa Rican Halictine Bees, I. *Agapostemon nasutus* (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 42(4), 421-452. doi: <http://www.jstor.org/stable/25083822>
- Eickwort, G. C., & Eickwort, K. R. (1972). Aspects of the biology of Costa Rican halictine bees, IV. *Augochlora* (*Oxystoglossella*) (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 18-45.
- Eickwort, G. C., & Eickwort, K. R. (1973). Aspects of the biology of Costa Rican halictine bees, V. *Augochlorella edentata* (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 3-16.
- Eickwort, G. C., & Sakagami, S. F. (1979). A Classification of Nest Architecture of Bees in the Tribe Augochlorini (Hymenoptera: Halictidae; Halictinae), with Description of a Brazilian Nest of *Rhinocorynura inflaticeps*. *Biotropica*, 11(1), 28–37. doi: 10.2307/2388168
- Engel, M. S. (2022). A new species of *Chilicola* from southwestern Guatemala (Hymenoptera: Colletidae). *Entomologist's Monthly Magazine*, 158(4), 273-280.



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

- Enriquez, E., & Ayala, R. (2014). Impacto de la Colección de Abejas Nativas de Guatemala, luego de 14 años de su conformación. *Ciencia y Conservación*, 5, 38-47.
- Escobedo-Kenefic, N., Casiá-Ajché, Q., Cardona, E., Escobar-González, D., Mejía-Coroy, A., Enríquez, E., & Landaverde-González, P. (2022). Landscape or local? Distinct responses of flower visitor diversity and interaction networks to different land use scales in agricultural tropical highlands. *Frontiers in Sustainable Food Systems*. 6 – 2022. doi:10.3389/fsufs.2022.974215
- Escobedo Kenefic, N., Enríquez, E., Mejía Coroy, A. Casiá Ajché, Q., Escobar, D., Cardona, E., & Ventura, N. (2021). *Influencia del contexto ambiental en la estructura de las interacciones planta-abeja en tres ecosistemas de Guatemala*. Informe de Investigación B11-2021. Dirección General de Investigación, Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala, 89 pp.
- Escobedo-Kenefic, N., Landaverde-Gonzalez, P., Theodorou, P., Cardona, E., Dardon, M. J., Martínez, O., & Domínguez, C. A. (2020). Disentangling the Effects of Local Resources, Landscape Heterogeneity and Climatic Seasonality on Bee Diversity and Plant-Pollinator Networks in Tropical Highlands. *Oecologia*, 194, 333–44. doi: 10.1007/s00442-020-04715-8
- Escobedo Kenefic, N., López, J., Enríquez, E., Contreras, V., Escobar, D., & Casiá, Q. (2017). Evaluación Preliminar del Estado de Conservación de Cinco Especies de Abejas Nativas Sin Aguijón (Apidae: Meliponini) de Importancia Económica y Cultural en Guatemala, según los Criterios de la Lista Roja de la UICN. PROYECTO FINDECYT / FODECYT No. 052-2017
- Faith, D. P. (2002). Quantifying biodiversity: a Phylogenetic perspective. *Conservation Biology*, 26(1), 248-252. doi: stable/3061419.
- Faith, D. P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61, 1–10. doi: 10.1016/0006-3207(92)91201-3
- Fick, S.E. & R.J. Hijmans. (2017). WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302-4315.
- Flórez-Gómez, N., Ayala, R., Hinojosa-Díaz, I., & Morrone, J. J. (2022). The Neotropical species of small carpenter bees of the subgenus *Ceratina* (*Zadontomerus*) Ashmead, 1899 (Hymenoptera: Apidae). *Zootaxa*, 5214 (2).
- Flórez-Gómez, N., & Danforth, B. (2023). The North American bees of the genus *Ptilothrix* Cresson, 1878 (Hymenoptera, Apidae, Emphorini), with the description of two new species. *Journal of Hymenoptera Research*, 95, 275-293.
- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J., & Loureau, M. (2005). Functional diversity of plant-pollinator interaction web enhances the persistence of plant communities. *PLOS Biology*, 4(1): e1. doi: 10.1371/journal.pbio.0040001



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

- Frankie, G. W., Vinson, S. B., & Coville, R. E. (1980). Territorial behavior of *Centris adani* and its reproductive function in the Costa Rican dry forest (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 837-857.
- Frankie, G. W., Vinson, S. B., Newstrom, L. E., & Barthell, J. F. (1988). Nest site and habitat preferences of *Centris* bees in the Costa Rican dry forest. *Biotropica*, 301-310.
- Gámez-Virués, S., Perovic, D. J., Gossner, M. M., Börsching, C., Blüthgen, N., de Jong, H., ... Westphal, C. (2015). Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nature Communications*, 6, 8568. doi: 10.1038/ncomms9568
- Gonçalves, R. B. (2015). Phylogeny and biogeography of *Ceratalictus* Moure (Apoidea, Augochlorini). *Ensaio sobre as abelhas da região neotropical: homenagem aos 80 anos de Danuncia Urban*, 221-233.
- Gonzalez, V. H. (2008). Phylogeny and classification of the bee tribe Megachilini (Hymenoptera: Apoidea, Megachilidae), with emphasis on the genus *Megachile* (Doctoral dissertation, University of Kansas).
- Gonzalez, V. H., & Griswold, T. L. (2013). Wool carder bees of the genus *Anthidium* in the Western Hemisphere (Hymenoptera: Megachilidae): diversity, host plant associations, phylogeny, and biogeography. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 168(2), 221-425.
- Gonzalez, V. H., Gustafson, G. T., & Engel, M. S. (2019). Morphological phylogeny of Megachilini and the evolution of leaf-cutter behavior in bees (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of Melittology*, (85), 1-123.
- Gonzalez, V. H., Oyen, K., Vitale, N., & Ospina, R. (2022). Neotropical stingless bees display a strong response in cold tolerance with changes in elevation, *Conservation Physiology*, Volume 10, Issue 1. doi: 10.1093/conphys/coac073
- Goulson, D. (2010). *Bumblebees: Behaviour, Ecology, and Conservation*. United Kingdom: OUP Oxford.
- Grab, H., Branstetter, M. G., Amon, N., Urban-Mead, K. R., Park, M. G., Gibbs, J., ... Danforth, B. N. (2019). Agriculturally dominated landscapes reduce bee phylogenetic diversity and pollination services. *Science*, 363, 282–284. doi: 10.1126/science.aat6016
- Grenié, M., & Gruson, H. (2022). *fundiversity: Easy Computation of Functional Diversity Indices*. R package version 1.1.1. doi:10.5281/zenodo.4761754
- Griswold, T. L., & Michener, C. D. (1988). Taxonomic observations on Anthidiini of the western hemisphere (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 22-45.
- Guimarães Porto, R., Fernandes de Almeida, R., Cruz-Neto, O., Tabarelli, M., Felipe Viana, B., Peres, C. A., ... Lopes, A. V. (2020). Pollination ecosystem services: A comprehensive



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

review of economic values, research funding and policy actions. *Food Security*, 12, 1425-1442. doi: 10.1007/s12571-020-01043-w

Hatfield, J. H., Harrison, M. L. K., & Banks-Leite, C. (2018). Functional diversity metrics: How they are affected by landscape change and how they represent ecosystems functioning in the tropics. *Current Landscape Ecology Reports*, 3, 35-42. doi: 10.1007/s40823-018-0032-x

Hoehn, P., Tschardtke, T., Tylianakis, J. M., & Steffan-Dewenter, I. (2008). Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences*, 275(1648), 2283–2291. doi: 10.1098/rspb.2008.0405

Hoiss, B., Krauss, J., Potts, S. G., Roberts, S., & Steffan-Dewenter, I. (2012). Altitude acts as an environmental filter on phylogenetic composition, trait and diversity in bee communities. *Proceedings of the Royal Society: Biological Science*, 279, 4447–4456. doi: 10.1098/rspb.2012.1581

Holt, R. D. (2009). Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 106(2), 19659-19665. doi:10.1073/pnas.0905137106

Hopfenmüller, S., Steffan-Dewenter, I., & Holzschuh, A. (2014). Trait-specific responses of wild bee communities to landscape composition, configuration and local factors. *PLOS ONE*, 9(8), e104439. doi: 10.1371/journal.pone.0104439

Hulshof, C. M., Ackerman, J. D., Franqui, R. A., Kawahara, A. Y., & Restrepo, C. (2024). Temperature seasonality drives taxonomic and functional homogenization of tropical butterflies. *Diversity and Distributions*, e13814.

IARNA-URL (2018). *Ecosistemas de Guatemala basado en el sistema de clasificación de zonas de vida. Guatemala*. Instituto de Investigación y Proyección sobre el ambiente y Sociedad de la Universidad Rafael Landívar. Guatemala.

IPBES (2016). The assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services on pollinators, pollination and food production. S.G. Potts, V. L. Imperatriz-Fonseca, & H. T. Ngo (eds). Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, Bonn, Germany. 552 pages. doi: 10.5281/zenodo.3402856

Janjic, J., & Packer, L. (2003). Phylogeny of the bee genus *Agapostemon* (Hymenoptera: Halictidae). *Systematic Entomology*, 28, 101-124. doi: 10.1046/j.1365-3113.2003.00204.x

Kammerer, M., Goslee, S. C., Douglas, M. R., Tooker, J. F., & Grozinger, C. M. (2021). Wild bees as winners and losers: Relative impacts of landscape composition, quality and climate. *Global Change Biology*, 27, 1250–1265. doi: 10.1111/gcb.15485

Laberge, W. E., & Ribble, D. W. (1966). Biology of *Florilegus condignus* (Hymenoptera: Anthophoridae), with a description of its larva, and remarks on its importance in alfalfa pollination. *Annals of the Entomological Society of America*, 59(5), 944-950.



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

- Laroca, S., & de Almeida, M. C. (2009). On the nesting biology and cleptoleptic behavior of a Neotropical bee, *Ptilothrix plumata* Smith, 1853 (Hymenoptera, Anthophila, Emphorini) in an ecotonal hotspot of savanna in the "cerrado" of Paraná state (Brazil). *Boletín de la SEA*, (45), 281-288.
- Laliberté, E., Legendre, P., & Shipley, B. (2014). FD: Measuring Functional Diversity from Multiple Traits, and Other Tools for Functional Ecology. R Package. Version 1.0–12.
- Leclercq, N., Marshall, L., Caruso, G., Schiel, K., Weekers, T., Carneiro, L. G., ... Vereecken, N. J. (2023). European bee diversity: Taxonomic and phylogenetic patterns. *Journal of Biogeography*, 50(7), 1244-1256.
- Lepeco A., & Gonçalves R. B. (2022) Bayesian and parsimony phylogeny of *Augochlora* bees (Hymenoptera: Apoidea) based on morphology: insights for their biogeography and natural history. *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 80, 99-115. doi: 10.3897/asp.80.e71943
- Li, D., Olden, J. L., Lockwood, J. L., Record, S., McKinney, M., & Baiser, B. (2020). Changes in taxonomic and phylogenetic diversity in Anthropocene. *Proceedings of the Royal Society: Biological Science*, 24(287), 20200777. doi: 10.1098/rspb.2020.0777
- Linsley, E. G., & MacSwain, J. W. (1958). The significance of floral constancy among bees of the genus *Diadasia* (Hymenoptera, Anthophoridae). *Evolution*, 219-223.
- Linsley, E. G., MacSwain, J. W., & Michener, C. D. (1980). *Nesting biology and associates of Melitoma* (Hymenoptera, Anthophoridae) (Vol. 90). University of California Press.
- Litman, J. R., Griswold, T., & Danforth, B. N. (2016). Phylogenetic systematics and a revised generic classification of anthidiine bees (Hymenoptera: Megachilidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 100, 183-198.
- Lobo Raiol, R., Gastauer, M., John Campbell, A., Cabral Borges, R., Awade, M., & Giannini, T. C. (2021). Specialist bee species are larger and less phylogenetically distinct than generalist in tropical plant-bee interaction networks. *Frontiers in Ecology and Evolution*, doi: 10.3389/fevo.2021.699649
- Losos, J. (2008). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11, 995-1007. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01229.x
- Lyashevskaya, O., & Farnsworth, K. (2012). How many dimensions of biodiversity do we need? *Ecological Indicators*, 18, 485-492. doi: 10.1016/j.ecolind.2011.12.016
- Mace, G. M., Norris, K., & Fitter, A. H. (2012). Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends in Ecology and Evolution*, 27(1), 19-26. doi:10.1016/j.tree.2011.08.006



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

- Marinho, D., Muniz, D. B., & Azevedo, G. G. (2018). Nesting biology of three Megachile (Hymenoptera: Megachilidae) species from eastern Amazonia, Brazil. *Revista Brasileira de entomologia*, 62, 97-106.
- Martínez-López, O., Koch, J. B., Martínez-Morales, M. A., Navarrete-Gutiérrez, D., Enríquez, E., Vandame, R. (2021) Reduction in the potential distribution of bumble bees (Apidae: Bombus) in Mesoamerica under different climate change scenarios: Conservation implications. *Global Change Biology*. 27(9):1772-1787. doi: 10.1111/gcb.15559
- Martins, K. T., Gonzalez, A., & Lechowicz, M. J. (2015). Pollination services are mediated by bee functional diversity and landscape context. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 200(1), 12-20. doi:10.1016/j.agee.2014.10.018
- Martins, C. F., Peixoto, M. P., & Aguiar, C. M. (2014). Plastic nesting behavior of *Centris (Centris) flavifrons* (Hymenoptera: Apidae: Centridini) in an urban area. *Apidologie*, 45, 156-171.
- Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112–118. doi: 10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x
- McGinley, R. J. (1999). *Eickwortia* (Apoidea, Halictidae), a new genus of bees from Mesoamerica. University of Kansas Natural History Museum Special Publication, 24, 111-120.
- Meneses-Calvillo, L., Meléndez Ramírez, V., Parra Tabla, V., & Navarro, J. (2010). Bee diversity in a fragmented landscape of Mexican Neotropics. *Journal of Insect Conservation*, 14, 323–334. doi: 10.1007/s10841-010-9262-x
- Mérida-Rivas J. A., Hinojosa-Daz I. A., Ayala-Barajas R., Barrientos-Villalobos, S., Pozo, C., & Vandame, R. (2022). Revision of carpenter bees of the subgenus *Neoxylocopa* Michener (Hymenoptera: Apidae) from Mexico and Mesoamerica. *Zootaxa*. 2022 Jun;5158(1):1-67. doi: 10.11646/zootaxa.5158.1.1. PMID: 36095561.
- Michener, C. D. (1939). A revision of the genus *Ashmeadiella* (Hymen., Megachilidae). *The American Midland Naturalist*, 22(1), 1-84.
- Michener, C. D. (1968). *Heriades spiniscutis*, a bee that facultatively omits partitions between rearing cells (Hymenoptera, Apoidea). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 484-493.
- Michener, C. D. (1974). Further Notes on Nests of *Ancyloscelis* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 47(1), 19–22. doi: <http://www.jstor.org/stable/25082615>
- Michener, C. D. (1978). The parasitic groups of halictidae (Hymenoptera, Apoidea). *The University of Kansas Science Bulletin*, 51(10), 291.
- Michener, C. (2007). *Bees of the world*. The John Hopkins University: Baltimore.



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

- Michener, C. D., & Bennett, F. D. (1977). Geographical variation in nesting biology and social organization of *Halictus ligatus*. *The University of Kansas Science Bulletin*, 51(7), 233.
- Michener, C. D., Breed, M. D., & Bell, W. J. (1979). Seasonal cycles, nests, and social behavior of some Colombian halictine bees (Hymenoptera; Apoidea). *Revista de Biología Tropical*, 27(1), 13-34.
- Michener, C. D., & Eickwort, K. R. (1966). Observations on nests of *Ceratina* in Costa Rica (Hymenoptera, Apoidea). *Revista de Biología Tropical*, 14(2), 279-286.
- Michener, C. D., & Kerfoot, W. B. (1966). Nests of *Neocorynura* in Costa Rica (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 245-258.
- Michener, C. D., & Kerfoot, W. B. (1967). Nests and Social Behavior of Three Species of *Pseudaugochloropsis* (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 40(2), 214–232. <http://www.jstor.org/stable/25083624>
- Moretti, M., de Bello, F., Roberts, S. P. M., & Potts, S. G. (2009). Taxonomical vs. Functional responses of bee communities to fire in two contrasting climatic regions. *Journal of Animal Ecology*, 78, 98-108. doi: 10.1111/j.1365-2656.2008.01462.x
- Münkemüller, T., Lavergne, S., Bzeznik, B., Dray, S., Jombart, T., Schiffers, K., ... Thuiller, W. (2012). How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 753-756. doi: 10.1111/j.2041-210X.2012.00196.x
- Nadrowski, K., Wirth, C., & Scherer-Lorenzana, M. (2010). Is forest diversity driving ecosystem function and service? *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 2, 75-79. doi: 10.1016/j.cosust.2010.02.003
- Obiols, C. L. Y., & Vásquez, M. (2012). *Stingless bees of Guatemala*. In Pot-Honey: A legacy of stingless bees (pp. 99-111). New York, NY: Springer New York.
- Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120, 321–326. doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x
- Onuferko, T. M., Bogusch, P., Ferrari, R. R., & Packer, L. (2019). Phylogeny and biogeography of the cleptoparasitic bee genus *Epeolus* (Hymenoptera: Apidae) and cophylogenetic analysis with its host bee genus *Colletes* (Hymenoptera: Colletidae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 141, 106603.
- Osorio-Canadas, S., Flores-Hernández, N., Sánchez-Ortiz, T., & Valiente-Banuet, A. (2022). Changes in bee functional traits at community and intraspecific levels along an elevational gradient in a Mexican-type scrubland. *Oecologia* 200, 145–158 (2022). doi: 10.1007/s00442-022-05248-y
- Pagel, M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401, 877–884. doi: 10.1038/44766



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

- Pennell, M., Eastman, J., Slater, G., Brown, J., Uyeda, J., Fitzjohn, R., Alfaro, M., & Harmon, L. (2014). geiger v2.0: an expanded suite of methods for fitting macroevolutionary models to phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 30, 2216-2218. doi:10.1093/bioinformatics/btu181
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basic and looking forward. *Ecology Letters*, 9, 741-758. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x
- Poisot, T., Mouquet, N., & Gravel, D. (2013). Trophic complementarity drives the biodiversity–ecosystem functioning relationship in food webs. *Ecology Letters*, 16(7), 853-861. doi: 10.1111/ele.12118
- Poncheville, A. (2015). The ecological niche; History and recent controversies. En: T. Hemas., P. Heuneman., Lecointre, G., & Silberstein, M. (Eds.). *Handbook of evolutionary thinking in the sciences*. Dordrecht: Springer. doi. 10.1007/978-94-017-9014-7_26
- Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., & Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in ecology & evolution*, 25(6), 345-353.
- Qiu, J., & Cardinale, B. (2020). Scaling up biodiversity-ecosystem function relationship across space and time. *Ecology*, 101(11), e03166. doi: 10.1002/ecy.3166
- Quezada-Euán, J. J. G. (2018). *Stingless Bees of Mexico: The Biology, Management and Conservation of an Ancient Heritage*. Germany: Springer International Publishing.
- Ramírez, S. R., Hernández, C., Link, A., López-Uribe, & Margarita M. (2015). Seasonal cycles, phylogenetic assembly and functional diversity of orchid bee community. *Ecology and Evolution*, 5(9): 1896–1907 doi: 10.1002/ece3.1466
- Rao, C. R. (1982). Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. *Theoretical Population Biology*, 21, 24–43. 1. doi: 0.1016/0040-5809(82)90004-1
- Raw, A. (1977). The biology of two *Exomalopsis* species (Hymenoptera: Anthophoridae) with remarks on sociality in bees. *Revista de Biología Tropical*, 25(1), 1-11.
- Rehan, S. M., Tierney, S. M., & Wcislo, W. T. (2015). Evidence for social nesting in Neotropical ceratinine bees. *Insectes Sociaux*, 62, 465-469.
- Res, J. (2008). Nest Structure, seasonality, and host plants of *Thygater aethiops* (Hymenoptera: Apidae, Eucerini) in the Andes. *Journal of Hymenoptera Research*, 17(1), 110-115.
- Revell, L. (2024). phytools 2.0: an updated R ecosystem for phylogenetic comparative methods (and other things). *PeerJ*, 12, e16505. doi:10.7717/peerj.16505
- Rica, I. C. (1966). Nest of *Neocorynura*. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 39, 245-258.
- Ricketts, T. H., Watson, K. B., Koh, I., Ellis, A. M., Nicholson, C. C., Posner, S., ... Sonter, L. (2016). Disaggregating the evidence linking biodiversity and ecosystem services. *Nature Communications*, 7, 13106. doi: 10.1038/ncomms13106



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

- Roberts R.B. & Brooks R.W. (1987). Agapostemonine bees of Mesoamerica (Hymenoptera: Halictidae). *The University of Kansas Science Bulletin*, 53, 357–392.
- Romankova, T. (2003). Ontario nest-building bees of the tribe Anthidiini (Hymenoptera, Megachilidae). *Journal of the Entomological Society of Ontario*, 134, 85-89.
- Roubik, D. W., & Hanson, P. E. (2004). *Orchid Bees of Tropical America*. Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio.
- Rozen, Jr, J. G. (1967). Review of the biology of panurgine bees, with observations on North American forms (Hymenoptera, Apoidea). *American Museum Novitates*, 2297.
- Rozen, Jr, J. G. (1974). Nest biology of the eucerine bee *Thygater analis* (Hymenoptera, Anthophoridae). *Journal of the New York Entomological Society*, 230-234.
- Rozen, Jr, J. G. (1984a). Comparative nesting biology of the bee tribe Exomalopsini (Apoidea, Anthophoridae). *American Museum Novitates*, 2798.
- Rozen, Jr, J. G. (1984b). Nesting biology of diploglossine bees (Hymenoptera, Colletidae). *American Museum Novitates*, 2786.
- Rozen, Jr, J. G., & Ayala, R. (1987). Nesting biology of the squash bee *Peponapis utahensis* (Hymenoptera; Anthophoridae; Eucerini). *Journal of the New York Entomological Society*, 28-33.
- Rozen, Jr, J. G., & Hall, H. G. (2011). Nesting and developmental biology of the cleptoparasitic bee *Stelis ater* (Anthidiini) and its host, *Osmia chalybea* (Osmiini) (Hymenoptera: Megachilidae). *American Museum Novitates*, 2011(3707), 1-38.
- Rozen, Jr, J. G., Vinson, S. B., Coville, R., & Frankie, G. (2011). Biology of the cleptoparasitic bee *Mesoplia sapphirina* (Ericrocidini) and its host *Centris flavofasciata* (Centridini) (Apidae: Apinae). *American Museum Novitates*, 2011(3723), 1-36.
- Sabino, W. D. O., & Antonini, Y. (2017). Nest architecture, life cycle, and natural enemies of the neotropical leafcutting bee *Megachile (Moureapis) maculata* (Hymenoptera: Megachilidae) in a montane forest. *Apidologie*, 48, 450-460.
- Samnegård, U., Hambäck, P. A., Eardley, C., Nemomissa, S., & Hylander, K. (2015). Turnover in Bee Species Composition and Functional Trait Distributions between Seasons in a Tropical Agricultural Landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 211, 185–94. doi: 10.1016/j.agee.2015.06.0
- Sarzetti, L., Genise, J., Sanchez, M. V., Farina, J., & Molina, A. (2013). Nesting behavior and ecological preferences of five Diploglossinae species (Hymenoptera, Apoidea, Colletidae) from Argentina and Chile. *Journal of Hymenoptera Research*, 33, 63-82.
- Schwarz, N., Moretti, M., Bugalho, M. N., Davies, Z. G., Haase, D., Hack, J., ... Knapp, S. (2017). Understanding biodiversity-ecosystem service relationships in urban areas: A comprehensive literature review. *Ecosystem Services*, 27, 161-171. doi: 10.1016/j.ecoser.2017.08.014



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

- Skov, C., & Wiley, J. (2005). Establishment of the neotropical orchid bee *Euglossa viridissima* (Hymenoptera: Apidae) in Florida. *The Florida Entomologist*, 88(2), 225-227.
- Srivastava, D. S., Cadotte, M., MacDonald, A. M., Marushia, R. G., & Mirotnick, N. (2012). Phylogenetic diversity and functioning of ecosystems. *Ecology Letters*, 15, 637-648. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01795.x
- Stachowicz, J. J., Fried, H., Osman, R. W., & Withlatch, R. B. (2002). Biodiversity, invasion resistance, and marine ecosystem function: Reconciling pattern and process. *Ecology*, 83(9), 2575-2590. doi: 10.1890/0012-9658(2002)083[2575:BIRAME]2.0.CO;2
- Swenson, N. G. (2014). *Functional and phylogenetic ecology in R*. New York: Springer.
- Sydenham, M. A. K., Moe, S. R., Stanescu-Yadav, D. N., Totland, Ø., & Eldengard, K. (2016). The effect of habitat management on species phylogenetic and functional diversity are modified by the environmental context. *Ecology and Evolution*, 6(4): 961–973 doi: 10.1002/ece3.1963
- Tilman, D., Isbell, F., & Cowles, J. M. (2014). Biodiversity and ecosystems functioning. *The Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 45, 471- 493. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917
- Torchio, P. F. (1974). Notes on the Biology of *Ancyloscelis armata* Smith and Comparisons with Other Anthophorine Bees (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 47(1), 54–63. doi: <http://www.jstor.org/stable/25082621>
- Torchio, P. F., Rozen Jr, J. G., Bohart, G. E., & Favreau, M. S. (1967). Biology of *Duforea* and of its Cleptoparasite, *Neopasites* (Hymenoptera: Apoidea). *Journal of the New York Entomological Society*, 75(3), 142.
- Torretta, J. P., Durante, S. P., Colombo, M. G., & Basilio, A. M. (2012). Nesting biology of the leafcutting bee *Megachile (Pseudocentron) gomphrenoides* (Hymenoptera: Megachilidae) in an agro-ecosystem. *Apidologie*, 43, 624-633.
- Vane-Wright, R. I., Humphries, C. J., Williams, P. H. (1991). What to protect? - Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation*, 5(3), 235-254. doi: 10.1016/0006-3207(91)90030-D
- Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290–2301. doi: 10.1890/07-1206.1
- Vinson, S. B., & Frankie, G. W. (1991). Nest variability in *Centris aethyctera* (Hymenoptera: Anthophoridae) in response to nesting site conditions. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 156-162.
- Wcislo, W. T. (1999). Male territoriality and nesting behavior of *Calliopsis hondurasicus* Cockerell (Hymenoptera: Andrenidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 91-98.



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

- Wcislo, W. T., Arneson, L., Roesch, K., Gonzalez, V., Smith, A., & Fernández, H. (2004). The evolution of nocturnal behaviour in sweat bees, *Megalopta genalis* and *M. ecuadoria* (Hymenoptera: Halictidae): an escape from competitors and enemies?. *Biological Journal of the Linnean Society*, 83(3), 377-387.
- Wcislo, W. T., Gonzalez, V. H., & Engel, M. S. (2003). Nesting and social behavior of a wood-dwelling neotropical bee, *Augochlora isthmii* (Schwarz), and notes on a new species, *A. alexanderi* Engel (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 588-602.
- Wcislo, W. T., Wille, A., & Orozco, E. (1993). Nesting biology of tropical solitary and social sweat bees, *Lasioglossum* (*Dialictus*) *figueresi* Wcislo and L.(D.) *aneiventre* (Friese) (Hymenoptera: Halictidae). *Insectes Sociaux*, 40(1), 21-40.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., & Kembel, S. W. (2008). Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 24, 2098–2100. doi: 10.1093/bioinformatics/btn358
- Wille, A., & Michener, C. D. (1971). Observations on the nests of Costa Rican *Halictus* with taxonomic notes on Neotropical species (Hymenoptera: Halictidae). *Revista de Biología Tropical*, 18(1-2), 17-31.
- Wille, A., & Orozco, E. (1969). The life cycle and behavior of the social bee *Lasioglossum* (*Dialictus*) *umbripenne* (Hymenoptera: Halictidae). *Revista de Biología Tropical*, 17(2), 199-245.
- Wilmer, Pat. (2011). *Pollination and Floral Ecology*. Princeton: Princeton University Press.
- Winfree, R. (2013). Global change, biodiversity, and ecosystem services: What can we learn from studies of pollination? *Basic and Applied Ecology*, 14, 453-460. doi: 10.1016/j.baae.2013.07.004
- Winter, M., Devictor, V., & Schweiger, O. (2013). Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we? *Trends in Ecology and Evolution*, 28(4), 199-204. doi: 10.1016/j.tree.2012.10.015
- Wood, T. J., Ghisbain, G., Rasmont, P., Kleijn, D., Raemakers, I., Praz, C., Killewald, M., ... Michez, D. (2021). Global patterns in bumble bee pollen collection show phylogenetic conservation of diet. *Journal of Animal Ecology* 90, 2421– 2430. doi: 10.1111/1365-2656.13553
- Yanega, D. (1994). Nests and hosts of three species of megachilid bees (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae) from Coahuila, Mexico. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 415-417.
- Zattara, E. E., & Aizen, M. A. (2021). Worldwide occurrence records suggest a global decline in bee species richness. *One Earth*, 4(1), 114-123.



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

16 Apéndice

16.1. Listados de especies y morfoespecies de abejas, por ecosistema.

Tabla A.1

Abejas presentes en el bosque lluvioso de Guatemala

Familia	Especies / Morfoespecie	Frecuencia
Andrenidae	<i>Pseudopanurgus</i> sp1	1
Apidae	<i>Bombus (Thoracobombus) pullatus</i>	34
Apidae	<i>Cephalotrigona zexmeaniae</i>	41
Apidae	<i>Ceratina buscki</i>	6
Apidae	<i>Ceratina ignara</i>	2
Apidae	<i>Ceratina nautlana</i>	26
Apidae	<i>Ceratina</i> sp1	17
Apidae	<i>Ceratina</i> sp4	15
Apidae	<i>Ceratina</i> sp6	1
Apidae	<i>Ceratina</i> sp8	19
Apidae	<i>Dolichotrigona schulthessi</i>	6
Apidae	<i>Epicharis (Epicharoides) maculata</i>	2
Apidae	<i>Eufriesea macroglossa</i>	2
Apidae	<i>Euglossa (Euglossa) crininota</i>	1
Apidae	<i>Euglossa (glossura) ignita</i>	1
Apidae	<i>Euglossa</i> sp1	3
Apidae	<i>Eulaema (Apeulaema) cingulata</i>	2
Apidae	<i>Exomalopsis (Exomalopsis) analis</i>	10
Apidae	<i>Exomalopsis (Exomalopsis) mellipes</i>	1
Apidae	<i>Exomalopsis (Exomalopsis) similis</i>	3
Apidae	<i>Exomalopsis</i> sp3	1
Apidae	<i>Melipona beecheii</i>	51
Apidae	<i>Melipona solani</i>	148
Apidae	<i>Melissodes</i> sp1	3
Apidae	<i>Melissodes</i> sp2	1
Apidae	<i>Nannotrigona perilampoides</i>	22
Apidae	<i>Osiris affinis mexicanus</i>	3
Apidae	<i>Osiris affinis panamensis</i>	1
Apidae	<i>Oxytrigona mediorufa</i>	1



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

Familia	Especies / Morfoespecie	Frecuencia
Apidae	<i>Paratetrapedia (Paratetrapedia) calcarata</i>	31
Apidae	<i>Paratetrapedia (Paratetrapedia) lugubris</i>	2
Apidae	<i>Paratetrapedia (Paratetrapedia) mayarum</i>	2
Apidae	<i>Paratrigona guatemalensis</i>	5
Apidae	<i>Partamona bilineata</i>	178
Apidae	<i>Partamona orizabaensis</i>	21
Apidae	<i>Plebeia frontalis</i>	4
Apidae	<i>Plebeia jatiformis</i>	6
Apidae	<i>Plebeia moureana</i>	7
Apidae	<i>Plebeia parkeri</i>	19
Apidae	<i>Plebeia pulchra</i>	24
Apidae	<i>Scaptotrigona mexicana</i>	53
Apidae	<i>Scaptotrigona pectoralis</i>	6
Apidae	<i>Scaura latitarsis</i>	17
Apidae	<i>Tetragona mayarum</i>	15
Apidae	<i>Tetragonisca angustula</i>	95
Apidae	<i>Thygather (Thygater) crawfordi</i>	3
Apidae	<i>Trigona corvina</i>	197
Apidae	<i>Trigona fulviventris</i>	314
Apidae	<i>Trigona fuscipennis</i>	70
Apidae	<i>Trigona nigerrima</i>	38
Apidae	<i>Trigona silvestriana</i>	129
Apidae	<i>Trigonisca maya</i>	2
Apidae	<i>Trigonisca pipioli</i>	8
Apidae	<i>Xylocopa (Neoxylocopa) mexicanorum</i>	2
Apidae	<i>Xylocopa (Neoxylocopa) nautlana</i>	1
Apidae	<i>Xylocopa (Schonherria) viridis</i>	1
Colletidae	<i>Chilicola (Hylaeosoma) polita</i>	1
Colletidae	<i>Colletes punctipennis</i>	1
Colletidae	<i>Hylaeus sp2</i>	1
Halictidae	<i>Agapostemon (Agapostemon) texanus</i>	1
Halictidae	<i>Agapostemon (Notagapostemon) atrocaeruleus</i>	1
Halictidae	<i>Agapostemon (Notagapostemon) nasutus</i>	3
Halictidae	<i>Augochlora (Augochlora) albiceps</i>	27
Halictidae	<i>Augochlora sp1</i>	3
Halictidae	<i>Augochlora sp2</i>	2
Halictidae	<i>Augochlora sp3</i>	2



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

Familia	Especies / Morfoespecie	Frecuencia
Halictidae	<i>Augochlora</i> sp4	8
Halictidae	<i>Augochlora</i> sp5	4
Halictidae	<i>Augochlora</i> sp6	4
Halictidae	<i>Augochlora</i> sp7	11
Halictidae	<i>Augochlora</i> sp8	11
Halictidae	<i>Augochlorella (Augochlorella) pomoniella</i>	3
Halictidae	<i>Augochlorella</i> sp1	3
Halictidae	<i>Augochlorella</i> sp2	5
Halictidae	<i>Augochloropsis (Augochloropsis) affinis flammea</i>	13
Halictidae	<i>Augochloropsis (Augochloropsis) ignita</i>	6
Halictidae	<i>Augochloropsis</i> sp1	9
Halictidae	<i>Augochloropsis</i> sp2	9
Halictidae	<i>Augochloropsis</i> sp3	1
Halictidae	<i>Caenaugochlora</i> sp1	3
Halictidae	<i>Caenaugochlora</i> sp2	1
Halictidae	<i>Caenaugochlora</i> sp3	3
Halictidae	<i>Caenohalictus</i> sp1	9
Halictidae	<i>Halictus (Odontalictus) ligatus</i>	10
Halictidae	<i>Lasioglossum (Dialictus) sp1</i>	13
Halictidae	<i>Lasioglossum (Dialictus) sp2</i>	7
Halictidae	<i>Lasioglossum (Dialictus) sp3</i>	4
Halictidae	<i>Lasioglossum (Dialictus) sp4</i>	10
Halictidae	<i>Lasioglossum (Dialictus) sp5</i>	5
Halictidae	<i>Lasioglossum (Dialictus) sp9</i>	1
Halictidae	<i>Neocorynura pubescens</i>	6
Halictidae	<i>Neocorynura</i> sp1	1
Halictidae	<i>Neocorynura</i> sp2	1
Halictidae	<i>Pereirapis</i> sp1	10
Halictidae	<i>Pseudaugochlora graminea</i>	2
Halictidae	<i>Pseudopanurgus bidentis</i>	15
Megachilidae	<i>Anthidiellum (Loyoanthidium) sp1</i>	1
Megachilidae	<i>Coelioxys (Cyrtocoelioxys) sp1</i>	1
Megachilidae	<i>Coelioxys (Glyptocoelioxys) sp1</i>	2
Megachilidae	<i>Coelioxys (Melanocoelioxys) tolteca</i>	2
Megachilidae	<i>Hypanthidiodies aureocincta</i>	14
Megachilidae	<i>Megachile (Acentron) candida</i>	15
Megachilidae	<i>Megachile (Austromegachile) antigua</i>	6



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

Familia	Especies / Morfoespecie	Frecuencia
Megachilidae	<i>Megachile (Austromegachile) tepaneca</i>	2
Megachilidae	<i>Megachile (Chelostomoides) otomita</i>	4
Megachilidae	<i>Megachile (Leptorachis) zexmeniae</i>	3
Megachilidae	<i>Megachile (Pseudocentron) azteca</i>	6
Megachilidae	<i>Megachile (Pseudocentron) curvipes</i>	24
Megachilidae	<i>Megachile (Pseudocentron) rhodopus</i>	1
Megachilidae	<i>Megachile (Ptilosarus) sp1</i>	9
Megachilidae	<i>Megachile (Ptilosarus) sp2</i>	1
Megachilidae	<i>Megachile sp1</i>	1
Megachilidae	<i>Osmia (Diceratomia) azteca</i>	1

Tabla A2

Abejas presentes en el bosque de montaña de Guatemala

Familia	Especie / Morfoespecie	Frecuencia
Andrenidae	<i>Perdita sp</i>	1
Andrenidae	<i>Pseudopanurgus asperatus</i>	14
Andrenidae	<i>Pseudopanurgus bidentis</i>	6
Andrenidae	<i>Pseudopanurgus parvulus</i>	2
Andrenidae	<i>Pseudopanurgus sp2</i>	6
Andrenidae	<i>Pseudopanurgus sp3</i>	1
Apidae	<i>Anthophora (Anthophoroides) californica</i>	3
Apidae	<i>Anthophora (Heliophila) squamulosa</i>	1
Apidae	<i>Bombus (Cullumanobombus) brachycephalus</i>	3
Apidae	<i>Bombus (Cullumanobombus) macgregori</i>	11
Apidae	<i>Bombus (Psythirus) variabilis</i>	26
Apidae	<i>Bombus (Thoracobombus) mexicanus</i>	28
Apidae	<i>Bombus (Thoracobombus) pullatus</i>	3
Apidae	<i>Bombus (Thoracobombus) xelajuensis</i>	7
Apidae	<i>Bombus (Thoracobombus) weisi</i>	5
Apidae	<i>Bombus (Pyrobombus) wilmattae</i>	621
Apidae	<i>Bombus (Pyrobombus) ephippiatus</i>	482
Apidae	<i>Centris (Centris) varia</i>	2
Apidae	<i>Centris (Heterocentris) transversa</i>	3
Apidae	<i>centris (Paracentris) nigrocerulea</i>	7
Apidae	<i>Cephalotrigona zexmeniae</i>	8
Apidae	<i>Ceratina buscki</i>	9



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

Apidae	<i>Ceratina ignara</i>	33
Apidae	<i>Ceratina nautlana</i>	51
Apidae	<i>Ceratina</i> sp4	1
Apidae	<i>Ceratina</i> sp5	1
Apidae	<i>Ceratina</i> sp8	7
Apidae	<i>Ceratina</i> sp9	44
Apidae	<i>Deltoptila</i> sp1	5
Apidae	<i>Deltoptila</i> sp2	1
Apidae	<i>Dolichotrigona schulthessi</i>	3
Apidae	<i>Epeolus (Epeolus s. str)</i> sp1	3
Apidae	<i>Epeolus (Epeolus s. str)</i> sp2	2
Apidae	<i>Epicharis (Epicharana) elegans</i>	1
Apidae	<i>Epicharis (Epicharoides) maculata</i>	2
Apidae	<i>Euglossa (Euglossa) mixta</i>	1
Apidae	<i>Euglossa (Euglossa) viridissima</i>	2
Apidae	<i>Eulaema (Apeulaema) cingulata</i>	3
Apidae	<i>Eulaema (Apeulaema) polycroma</i>	9
Apidae	<i>Eulaema (Eulaema) meriana</i>	1
Apidae	<i>Exomalopsis (Exomalopsis) analis</i>	13
Apidae	<i>Exomalopsis (Exomalopsis) tepaneca</i>	10
Apidae	<i>Frieseomelitta nigra</i>	1
Apidae	<i>Geotrigona acapulconis</i>	4
Apidae	<i>Lestrimelitta niitkib</i>	1
Apidae	<i>Melipona beecheii</i>	25
Apidae	<i>Melipona solani</i>	1
Apidae	<i>Melipona yucatanica</i>	1
Apidae	<i>Melissodes (Melissodes) tepaneca</i>	2
Apidae	<i>Melissodes</i> sp2	2
Apidae	<i>Melissodes</i> sp4	18
Apidae	<i>Melissodes</i> sp5	4
Apidae	<i>Melissoptila</i> sp1	1
Apidae	<i>Melitoma marginella</i>	1
Apidae	<i>Melitoma nudicauda</i>	1
Apidae	<i>Nannotrigona perilampoides</i>	23
Apidae	<i>Nomada</i> sp1	2
Apidae	<i>Nomada</i> sp2	1
Apidae	<i>Oxytrigona mediorufa</i>	7
Apidae	<i>Paratetrapedia (Lophopedia) sp</i>	4



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

Apidae	<i>Paratetrapedia (Paratetrapedia) calcarata</i>	39
Apidae	<i>Paratetrapedia</i> sp1	6
Apidae	<i>Paratetrapedia</i> sp2	2
Apidae	<i>Paratetrapedia</i> sp3	2
Apidae	<i>Paratrigona guatemalensis</i>	20
Apidae	<i>Partamona bilineata</i>	225
Apidae	<i>Partamona orizabaensis</i>	13
Apidae	<i>Peponapis (Peponapis) limitaris</i>	20
Apidae	<i>Peponapis (Peponapis) apiculata</i>	3
Apidae	<i>Peponapis (Peponapis) atrata</i>	20
Apidae	<i>Plebeia frontalis</i>	9
Apidae	<i>Plebeia melanica</i>	6
Apidae	<i>Plebeia moureana</i>	2
Apidae	<i>Plebeia parkeri</i>	1
Apidae	<i>Plebeia pulchra</i>	20
Apidae	<i>Rhathymus</i> sp	1
Apidae	<i>Scaptotrigona mexicana</i>	85
Apidae	<i>Scaptotrigona pectoralis</i>	19
Apidae	<i>Tetragona mayarum</i>	27
Apidae	<i>Tetragonisca angustula</i>	81
Apidae	<i>Tetrapedia</i> sp	2
Apidae	<i>Thygater (Thygater) rubricata</i>	1
Apidae	<i>Thygater</i> sp1	4
Apidae	<i>Thygater</i> sp2	9
Apidae	<i>Thygater</i> sp3	5
Apidae	<i>Trigona corvina</i>	33
Apidae	<i>Trigona fulviventris</i>	240
Apidae	<i>Trigona fuscipennis</i>	49
Apidae	<i>Trigona nigerrima</i>	56
Apidae	<i>Trigona silvestriana</i>	28
Apidae	<i>Trigonisca pipioli</i>	7
Apidae	<i>Xenoglossa (Xenoglossa) gabpii</i>	2
Apidae	<i>Xylocopa (Neoxylocopa) fimbriata</i>	1
Apidae	<i>Xylocopa (Neoxylocopa) frontalis</i>	1
Apidae	<i>Xylocopa (Neoxylocopa) mexicanorum</i>	1
Apidae	<i>Xylocopa (Notoxylocopa) guatemalensis</i>	1
Apidae	<i>Xylocopa (Notoxylocopa) tabaniformis</i>	3
Apidae	<i>Xylocopa (Schonnherrnia) lateralis</i>	1



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

Colletidae	<i>Chilicola (Anoediscelis) ashmeadi</i>	5
Colletidae	<i>Colletes punctipennis</i>	1
Colletidae	<i>Colletes</i> sp1	5
Colletidae	<i>Colletes</i> sp2	2
Colletidae	<i>Colletes</i> sp3	1
Colletidae	<i>Colletes</i> sp4	2
Colletidae	<i>Colletes</i> sp5	1
Colletidae	<i>Colletes</i> sp6	1
Colletidae	<i>Hylaeus</i> sp1	1
Colletidae	<i>Hylaeus</i> sp2	1
Colletidae	<i>Hylaeus</i> sp3	1
Halictidae	<i>Agapostemon (Agapostemon) texanus</i>	13
Halictidae	<i>Agapostemon (notagapostemon) erebus</i>	1
Halictidae	<i>Agapostemon (notagapostemon) leunculus</i>	35
Halictidae	<i>Agapostemon (notagapostemon) nasutum</i>	2
Halictidae	<i>Andrena</i> sp1	13
Halictidae	<i>Andrena</i> sp2	19
Halictidae	<i>Augochlora (Augochlora) albiceps</i>	14
Halictidae	<i>Augochlora (Augochlora) nigrocyanea</i>	6
Halictidae	<i>augochlora (Augochlora) quiriguensis</i>	1
Halictidae	<i>Augochlora (Augochlora) smaragdina</i>	30
Halictidae	<i>Augochlora</i> sp1	10
Halictidae	<i>Augochlora</i> sp3	1
Halictidae	<i>Augochlora</i> sp5	8
Halictidae	<i>Augochlora</i> sp7	15
Halictidae	<i>Augochlorella (augochlorella) pomoniella</i>	9
Halictidae	<i>Augochlorella (Augochlorella) affinis aurata</i>	2
Halictidae	<i>Augochlorella</i> sp1	1
Halictidae	<i>Augochloropsis</i> sp1	1
Halictidae	<i>Augochloropsis</i> sp4	7
Halictidae	<i>Caenaugochlora</i> sp1	2
Halictidae	<i>Caenohalictus</i> sp1	1
Halictidae	<i>Dinagapostemon sicheli</i>	8
Halictidae	<i>Halictus (Odontalictus) ligatus</i>	3
Halictidae	<i>Halictus (Seladonia) hesperus</i>	6
Halictidae	<i>Lasioglossum (Dialictus) sp10</i>	14
Halictidae	<i>Lasioglossum (Dialictus) sp2</i>	23
Halictidae	<i>Lasioglossum (Dialictus) sp3</i>	1



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

Halictidae	<i>Lasioglossum (Dialictus) sp4</i>	1
Halictidae	<i>Lasioglossum (Dialictus) sp6</i>	2
Halictidae	<i>Lasioglossum (Dialictus) sp7</i>	14
Halictidae	<i>Lasioglossum (Dialictus) sp8</i>	13
Halictidae	<i>Lasioglossum (Dialictus) sp9</i>	8
Halictidae	<i>Lasioglossum (Eickwortia) nyctere</i>	11
Halictidae	<i>Lasioglossum (Lasioglossum) acarophyllum</i>	5
Halictidae	<i>Lasioglossum (Lasioglossum) costale</i>	14
Halictidae	<i>Lasioglossum (Lasioglossum) eickworti</i>	6
Halictidae	<i>Lasioglossum (Lasioglossum) sp1</i>	5
Halictidae	<i>Lasioglossum (Lasioglossum) sp2</i>	3
Halictidae	<i>Neocorynura pubescens</i>	32
Halictidae	<i>Neocorynura sp1</i>	5
Halictidae	<i>Neocorynura sp2</i>	7
Halictidae	<i>Neocorynura sp3</i>	4
Halictidae	<i>Pseudaugochlora graminea</i>	13
Megachilidae	<i>Anthidioctes sp</i>	1
Megachilidae	<i>Anthidium (Anthidium) maculifrons</i>	5
Megachilidae	<i>Coelioxys sp1</i>	4
Megachilidae	<i>Heriades sp1</i>	12
Megachilidae	<i>Heriades sp2</i>	1
Megachilidae	<i>Hypanthidium (hypanthidium) mexicanum</i>	3
Megachilidae	<i>Megachile (Acenteron) sp1</i>	1
Megachilidae	<i>Megachile (Austromegachile) antigua</i>	1
Megachilidae	<i>Megachile (Austromegachile) tepaneca</i>	16
Megachilidae	<i>Megachile (Chelostomoides) otomita</i>	10
Megachilidae	<i>Megachile (Chrysoaenus) sp</i>	5
Megachilidae	<i>Megachile (Cresoniella) zapoteca</i>	7
Megachilidae	<i>Megachile (Leptorachis) sp1</i>	1
Megachilidae	<i>Megachile (Leptorachis) zexmeniae</i>	1
Megachilidae	<i>Megachile (Pseudocentron) affinis inscita</i>	5
Megachilidae	<i>Megachile (Pseudocentron) curviceps</i>	4
Megachilidae	<i>Megachile (Tylomegachile) toluca</i>	1
Megachilidae	<i>Megachile sp1</i>	3
Megachilidae	<i>Megachile sp2</i>	3
Megachilidae	<i>Osmia (Diceratosmia) azteca</i>	1
Megachilidae	<i>Paranthidium (paranthidium) gabii</i>	6
Megachilidae	<i>Stelis (Dolichostelis) costarricensis</i>	3



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

Tabla A3

Abejas presentes en el bosque seco de Guatemala

Familia	Especie / Morfoespecie	Frecuencia
Andrenidae	<i>Andrena</i> sp3	2
Andrenidae	<i>Calliopsis hondurasica</i>	3
Andrenidae	<i>Perdita</i> sp	29
Andrenidae	<i>Pseudopanurgus crenulatus</i>	15
Andrenidae	<i>Pseudopanurgus</i> sp4	1
Apidae	<i>Ancyloscelis apiformis</i>	32
Apidae	<i>Ancyloscelis</i> sp1	34
Apidae	<i>Anthophora</i> sp1	6
Apidae	<i>Centris (Centris) aethyctera</i>	10
Apidae	<i>Centris (Centris) flavifrons</i>	8
Apidae	<i>Centris (Centris) varia</i>	50
Apidae	<i>Centris (Cyanocentris) adani</i>	14
Apidae	<i>Centris (Heterocentris) analis</i>	10
Apidae	<i>Centris (Heterocentris) transversa</i>	5
Apidae	<i>Centris (Heterocentris) trigonoides</i>	8
Apidae	<i>Centris (Trachina) fuscata</i>	1
Apidae	<i>Centris (Trachina) heithausi</i>	38
Apidae	<i>Centris nitida</i>	8
Apidae	<i>Cephalotrigona zexmeniae</i>	32
Apidae	<i>Ceratina arizonensis</i>	75
Apidae	<i>Ceratina buscki</i>	5
Apidae	<i>Ceratina nautlana</i>	38
Apidae	<i>Ceratina</i> sp1	23
Apidae	<i>Ceratina</i> sp2	30
Apidae	<i>Ceratina</i> sp4	15
Apidae	<i>Ceratina</i> sp5	16
Apidae	<i>Ceratina</i> sp8	1
Apidae	<i>Diadasia (Coquillettapis) australis</i>	13
Apidae	<i>Diadasia tropicalis</i>	90
Apidae	<i>Epeolus (Epeolus s. str) sp1</i>	2
Apidae	<i>Epeolus (Epeolus s. str) sp3</i>	1
Apidae	<i>Epeolus (Epeolus s. str) sp4</i>	1
Apidae	<i>Euglossa (Euglossa) viridissima</i>	8
Apidae	<i>Euglossa</i> sp2	1



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

Apidae	<i>Eulaema (Apeulaema) polycroma</i>	5
Apidae	<i>Exomalopsis (Exomalopsis) analis</i>	6
Apidae	<i>Exomalopsis (Exomalopsis) mellipes</i>	3
Apidae	<i>Exomalopsis (Exomalopsis) similis</i>	38
Apidae	<i>Exomalopsis (Exomalopsis) tepaneca</i>	2
Apidae	<i>Exomalopsis (Phanomalopsis) affinis limata</i>	69
Apidae	<i>Exomalopsis</i> sp1	6
Apidae	<i>Florilegus condignus</i>	29
Apidae	<i>Frieseomelitta nigra</i>	274
Apidae	<i>Gaesischia (gaesischia) mexicana</i>	3
Apidae	<i>Gaesischia</i> sp1	5
Apidae	<i>Lestrimelitta niitkib</i>	1
Apidae	<i>Thygater (Loxoptilus) sp1</i>	4
Apidae	<i>Melipona beecheii</i>	2
Apidae	<i>Melipona solani</i>	1
Apidae	<i>Melissodes (Melissodes) tepaneca</i>	8
Apidae	<i>Melissodes</i> sp1	15
Apidae	<i>Melissodes</i> sp2	27
Apidae	<i>Melissodes</i> sp3	1
Apidae	<i>Melitoma marginella</i>	12
Apidae	<i>Melitoma nudicauda</i>	5
Apidae	<i>Melitoma</i> sp1	6
Apidae	<i>Mesocheira</i> sp	1
Apidae	<i>Messopila</i> sp1	1
Apidae	<i>Nannotrigona perilampoides</i>	372
Apidae	<i>Nomada</i> sp3	1
Apidae	<i>Oxytrigona mediorufa</i>	1
Apidae	<i>Paratetrapedia (Paratetrapedia) moesta</i>	8
Apidae	<i>Paratetrapedia</i> sp2	4
Apidae	<i>Partamona bilineata</i>	36
Apidae	<i>Partamona orizabaensis</i>	29
Apidae	<i>Plebeia frontalis</i>	63
Apidae	<i>Plebeia jatiformis</i>	13
Apidae	<i>Plebeia parkeri</i>	5
Apidae	<i>Ptilothrix</i> sp1	8
Apidae	<i>Scaptotrigona mexicana</i>	1
Apidae	<i>Scaptotrigona pectoralis</i>	74
Apidae	<i>Tetragona mayarum</i>	1



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

Apidae	<i>Tetragonisca angustula</i>	168
Apidae	<i>Tetraloniella</i> sp	1
Apidae	<i>Tetrapedia</i> sp	6
Apidae	<i>Thygater</i> sp1	15
Apidae	<i>Trigona corvina</i>	60
Apidae	<i>Trigona fulviventris</i>	239
Apidae	<i>Trigona fuscipennis</i>	77
Apidae	<i>Trigona nigerrima</i>	2
Apidae	<i>Trigonisca maya</i>	38
Apidae	<i>Trigonisca pipioli</i>	73
Apidae	<i>Paratetrapedia (Xanthopedia)</i> sp1	5
Apidae	<i>Xenoglossa (Xenoglossa) gabbii</i>	2
Apidae	<i>Xenoglossa (Xenoglossa)</i> sp1	3
Apidae	<i>Xylocopa (Neoxylocopa) fimbriata</i>	16
Apidae	<i>Xylocopa (Neoxylocopa) mexicanorum</i>	16
Apidae	<i>Xylocopa (Neoxylocopa) nautlana</i>	1
Apidae	<i>Xylocopa (Schonnherrnia) lateralis</i>	4
Apidae	<i>Xylocopa (Neoxylocopa) gualanensis</i>	6
Apidae	<i>Xylocopa (Schonnherria) muscaria</i>	14
Colletidae	<i>Colletes</i> sp1	3
Colletidae	<i>Hylaeus</i> sp1	1
Colletidae	<i>Hylaeus</i> sp2	1
Colletidae	<i>Ptiloglossa</i> sp	1
Halictidae	<i>Agapostemon (Notagapostemon) nasutum</i>	16
Halictidae	<i>Agapostemon</i> sp1	1
Halictidae	<i>Augochlora</i> sp1	48
Halictidae	<i>Augochlora</i> sp2	14
Halictidae	<i>Augochlora</i> sp3	1
Halictidae	<i>Augochlora</i> sp4	12
Halictidae	<i>Augochlorella</i> sp1	57
Halictidae	<i>Augochloropsis (Augochloropsis) ignita</i>	15
Halictidae	<i>Augochloropsis</i> sp1	36
Halictidae	<i>Augochloropsis</i> sp2	11
Halictidae	<i>Caenaugochlora</i> sp1	35
Halictidae	<i>Halictus (Odontalictus) ligatus</i>	16
Halictidae	<i>Halictus (Seladonia) hesperus</i>	37
Halictidae	<i>Halictus (Selanodia) lutescens</i>	151
Halictidae	<i>Lasioglossum (Dialictus) sp1</i>	113



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

Halictidae	<i>Lasioglossum (Dialictus) sp2</i>	19
Halictidae	<i>Lasioglossum (Dialictus) sp3</i>	8
Halictidae	<i>Lasioglossum (Dialictus) sp4</i>	6
Halictidae	<i>Lasioglossum (Dialictus) sp5</i>	1
Halictidae	<i>Lasioglossum (Lasioglossum) sp1</i>	1
Halictidae	<i>Neocorynura sp2</i>	1
Halictidae	<i>Pereirapis sp1</i>	2
Halictidae	<i>Pseudaugochlora graminea</i>	25
Halictidae	<i>Sphecodes sp</i>	2
Megachilidae	<i>Anthidiellum (Loyolanthidium) apicale</i>	7
Megachilidae	<i>Anthidium (anthidium) maculifrons</i>	4
Megachilidae	<i>Anthiodioctes sp</i>	4
Megachilidae	<i>Ashmeadiella sp1</i>	4
Megachilidae	<i>Coelioxys (melanocoelioxys) tolteca</i>	1
Megachilidae	<i>Coelioxys assumption</i>	1
Megachilidae	<i>Dianthidium zapotecum</i>	1
Megachilidae	<i>Heriades sp1</i>	8
Megachilidae	<i>Heriades sp3</i>	48
Megachilidae	<i>Hoplostelis bivatta</i>	1
Megachilidae	<i>Hypanthidium (Hypanthidium) mexicanum</i>	12
Megachilidae	<i>Megachile (Acentron) albitarsis</i>	2
Megachilidae	<i>Megachile (Austromegachile) tepaneca</i>	2
Megachilidae	<i>Megachile (Chelostomoides) abacula</i>	8
Megachilidae	<i>Megachile (Chelostomoides) axyx</i>	1
Megachilidae	<i>Megachile (Chelostomoides) otomita</i>	8
Megachilidae	<i>Megachile (Chelostomoides) texensis</i>	1
Megachilidae	<i>Megachile (Neochelynia) chichimeca</i>	27
Megachilidae	<i>Megachile (Pseudocentron) affinis inscita</i>	8
Megachilidae	<i>Megachile (Pseudocentron) affinis elongata</i>	8
Megachilidae	<i>Megachile sp4</i>	2
Megachilidae	<i>Megachile (Tylomegachile) toluca</i>	8
Megachilidae	<i>Megachile (Moureapis) viator</i>	1
Megachilidae	<i>Megachile (Cresoniella) zapoteca</i>	2
Megachilidae	<i>Megachile (Sayapis) zaptlana</i>	1
Megachilidae	<i>Megachile zexmeniae</i>	4
Megachilidae	<i>Paranthidium (Paranthidium) gabii</i>	1

**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

16.2. Actividades de vinculación, divulgación y extensión



Figura 1A. Actividades de vinculación: Durante la realización de este proyecto se logró la vinculación de la Unidad de Biodiversidad (UBio-CECON-USAC) con el Centro de Educación Ambiental de la Municipalidad de la ciudad de Guatemala (a. b.) a. Actividad “8° Rally Ambiental 2023”. b. Actividad “La Ciudad Reverdece”. Además de la vinculación con el Instituto Guatemalteco de Turismo (INGUAT) (c). De igual forma se vinculó a la Unidad de Biodiversidad con Laboratorio de Zoología de la Universidad Martin Luther de Halle, Alemania (d. e.). Se logró la vinculación con meliponicultores a través del desarrollo del “IV Encuentro Melipónico”. Ampliando la red de contactos de la Unidad de Biodiversidad, la cual incluyó a personas individuales, empresas con interés en el manejo de abejas sin aguijón. Se fortaleció la comunicación y colaboración con entidades gubernamentales como el CONAP y organizaciones como la Asociación Orcones (Campur, Alta Verapaz) (f. g.).

**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**



Figura A2. Actividades de divulgación y extensión: Se realizó la divulgación de los avances del proyecto además de otros resultados obtenidos en proyectos cofinanciados por la Dirección General de Investigación (DIGI) en años anteriores a través de la actividad “Día Mundial de las Abejas 2023”, realizada en los espacios del Centro de Estudios Conservacionistas (CECON) y del Jardín Botánico. Foto grupal de organizadores y voluntarios quienes trabajaron bajo la organización de la Dra. Natalia Escobedo (a.), Ing. Alfredo Mejía y estudiantes de la carrera de biología, en la mesa informativa de investigación sobre abejas nativas de Guatemala (b.), Mesa sobre diversidad de abejas nativas en el área científica-educativa, organizada por la investigadora Denisse Escobar (c.), Juegos del espacio lúdico, organizado por el investigador Quebin Casiá (d.), Mesa informativa sobre conservación de abejas a cargo de estudiantes de la Unidad de Biodiversidad (e.).



Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023. “Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”

17 Vinculación

Durante este proyecto se promovió la vinculación entre unidades académicas dentro y fuera de la USAC, principalmente por medio de la participación del equipo de investigación en distintas actividades con fines académicos. Asimismo, se participó en diversas actividades de extensión y servicio a la comunidad. Por medio de dichas actividades se fortaleció la vinculación de la Unidad para el Conocimiento, Uso y Valoración de la Biodiversidad, con otras unidades de CECON y de la USAC, incluyendo al Jardín Botánico y a la Escuela de Biología, y externas a la USAC, como el Centro de Educación Ambiental, de la Municipalidad de Guatemala. Asimismo, se participó en la organización de actividades como el IV Encuentro Meliponícola, donde se trabajó sobre una estrategia para el uso sostenible y la conservación de las abejas sin aguijón en Guatemala, y el que se contó con la participación de representantes de instituciones como el Consejo Nacional de Áreas Protegidas (CONAP) y el Ministerio de Agricultura, Ganadería y Alimentación (MAGA).

Por otra parte, se dio continuidad a las colaboraciones académicas de la Unidad de Biodiversidad con investigadores de entidades académicas nacionales e internacionales (Universidad Nacional Autónoma de México, El Colegio de la Frontera Sur (San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México), Universidad Martin Luther (Alemania) y Universidad Charles (República Checa) en temas relacionados a la conservación de abejas nativas y de los servicios de los ecosistemas.

18 Estrategia de difusión, divulgación y protección intelectual

Se realizó la divulgación de los avances del proyecto, junto a otros resultados obtenidos en proyectos cofinanciados por la Dirección General de Investigación (DIGI) en años anteriores, por medio de la estación de investigación de la actividad “Día Mundial de las Abejas 2023”, realizada en los espacios del Centro de Estudios Conservacionistas (CECON) y del Jardín Botánico.

Se elaboró un manuscrito científico utilizando parte de los resultados de la investigación, mismo que fue sometido para su publicación a la revista “Ciencia, Tecnología y Salud”, de la USAC. Esta publicación indica como afiliación académica al Centro de Estudios Conservacionistas, CECON-USAC, y se especifica que el manuscrito fue elaborado dentro del proyecto “Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y filogenética de abejas, en tres ecosistemas de Guatemala”, mismo que fue cofinanciado por el fondo de investigación de la Dirección General de Investigación Digi/Usac 2022, por medio de la partida 4.8.63.4.53.



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

Asimismo, se tiene previsto elaborar al menos un manuscrito científico para ser publicado en una revista científica indexada internacional.

No se generó ningún registro de un invento o patente.

19 Aporte de la propuesta de investigación a los Prioridades Nacionales de Desarrollo (PND) identificando su meta correspondiente:

- Disponibilidad y acceso al agua y gestión de los recursos naturales: Los productos de esta investigación contribuyen directamente a la meta E4P2M2, al generar información base para la priorización en la protección de áreas naturales, en ecosistemas terrestres.
- Educación: Este proyecto contribuye a la prioridad de educación, ya que genera conocimiento nuevo y también sirvió de apoyo para las actividades de educación ambiental de la USAC. En específico, contribuye a la meta 4.7, al generar información base para la educación en temas de polinización y biodiversidad, necesarios en la educación para el desarrollo sostenible.
- Valor económico de los recursos naturales: La polinización es un servicio de mantenimiento brindado por los ecosistemas, que también contribuye a la agricultura y seguridad alimentaria. La preservación de este servicio debe ser tomada en cuenta al momento de planificar territorios en función de la sostenibilidad y resiliencia de las comunidades. Esta investigación contribuye a la meta E5P1M5, al proporcionar criterios para la planificación de la gestión de los territorios.



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

20 Orden de pago final (incluir únicamente al personal con contrato vigente al 31 de diciembre de 2023)

Nombres y apellidos	Categoría (investigador /auxiliar)	Registro de personal	Procede pago de mes (Sí / No)	Firma
Natalia Escobedo Kenefic	Coordinadora Investigadora	20070196	Sí	
Osbel Alfredo Mejía Coroy	Investigador	20191263	Sí	
Quebin Bosbely Casiá Ajché	Auxiliar de Investigación II	20180741	Sí	

21 Declaración del Coordinador(a) del proyecto de investigación

El Coordinador de proyecto de investigación con base en el *Reglamento para el desarrollo de los proyectos de investigación financiados por medio del Fondo de Investigación*, artículos 13 y 20, deja constancia que el personal contratado para el proyecto de investigación que coordina ha cumplido a satisfacción con la entrega de informes individuales por lo que es procedente hacer efectivo el pago correspondiente.

Dra. Natalia Escobedo Kenefic Nombre del coordinador del proyecto de investigación	 Firma
Fecha: 29/02/2024	

21 Aval del Director(a) del instituto, centro o departamento de investigación o Coordinador de investigación del centro regional universitario

De conformidad con el artículo 13 y 19 del *Reglamento para el desarrollo de los proyectos de investigación financiados por medio del Fondo de Investigación* otorgo el aval al presente informe mensual de las actividades realizadas en el proyecto (escriba el nombre del proyecto



**Informe final de proyecto de investigación. Proyecto 4.8.63.4.53. Año 2023.
“Efecto de las condiciones espacio-ambientales en la estructura funcional y
filogenética de las abejas, en tres ecosistemas de Guatemala.”**

de investigación) en mi calidad de (indique: Director del instituto, centro o departamento de investigación o Coordinador de investigación del centro regional universitario), mismo que ha sido revisado y cumple su ejecución de acuerdo a lo planificado.

<p>Dra. María Eunice Enríquez Cotton Directora Instituto de Investigaciones Químicas y Biológicas Vo.Bo. Nombre y cargo de quien da el aval al informe</p>	 Firma 
<p>Fecha: 29/02/2024</p>	

22 Visado de la Dirección General de Investigación

<p>Inga. Liuba Cabrera Coordinadora del Programa Universitario de Investigación en Desarrollo Industrial -PUIDI- Vo.Bo. Nombre Coordinador(a) del Programa Universitario de Investigación</p>	 Firma
<p>Fecha: 29/02/2024</p>	

<p>Ing. Agr. Julio Rufino Salazar Vo.Bo. Nombre Coordinador General de Programas Universitarios de Investigación</p>	 Firma
<p>Fecha: 29/02/2024</p>	<p>Ing. MARIANO Julio Rufino Salazar Pérez Coordinador General de Programas de Investigación, Digi-Usac</p>