

Variación métrica inter e intraespecífica de *Melipona beecheii*, *M. solani* y *M. yucatanica* de Guatemala

García M¹, Menes M¹

¹Laboratorio de Entomología Aplicada y Parasitología, Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Universidad de San Carlos de Guatemala

Resumen

El objetivo del estudio fue analizar la variación en caracteres métricos, a nivel interespecífico e intraespecífico, de tres especies de Meliponas provenientes de varios departamentos de Guatemala. El análisis se realizó mediante técnicas morfométricas basadas en estadística multivariada, aplicadas sobre distancias medidas sobre las cabezas y las alas anteriores derechas de especímenes de *Melipona beecheii*, *M. solani* y *M. yucatanica*. Esto con el fin de determinar si existía variación geográfica a nivel poblacional, y poder ampliar así los conocimientos sobre la biología y la dinámica poblacional de estas poblaciones, y en última instancia contribuir a la correcta identificación taxonómica de las especies mencionadas.

Un total de 305 abejas sin aguijón fueron utilizadas en el estudio. Todas, hembras obreras adultas, forman parte de la colección entomológica de LENAP; y fueron colectadas en meliponarios de distintas localidades procedentes de trece departamentos del país. Por cada localidad se seleccionaron 10 individuos que representaron una población de estudio. La técnica utilizada fue la Morfometría Tradicional, aplicándose análisis libres de isometría a nivel inter e intraespecífico y libres de alometría a nivel intraespecífico.

Los resultados libres de isometría a nivel interespecífico, claramente demuestran que las poblaciones analizadas corresponden a tres grupos de meliponas con variación significativa en caracteres métricos del ala y de la cabeza, lo que estaría respaldando la previa clasificación de los tres grupos en las especies *M. beecheii*, *M. solani* y *M. yucatanica*. A nivel intraespecífico, se observó la tendencia de la población de *M. solani* proveniente de Nuevo Progreso, San Marcos a separarse del resto, tanto con las variables de la cabeza como del ala. El mismo comportamiento se observó en las poblaciones de *M. yucatanica* provenientes de La Pajarita y Moyuta, Jutiapa. En el caso de *M. beecheii* no se observó ninguna variación significativa en las poblaciones.

Con respecto al análisis libre de alometría, los resultados obtenidos muestran un menor grado de diferenciación con respecto al libre de isometría. Sin embargo se volvieron a diferenciar las poblaciones de Nuevo Progreso, San Marcos, y La Pajarita y Moyuta, Jutiapa, para *M. solani* y *M. yucatanica*, respectivamente.

En términos generales, el análisis libre de isometría y libre de alometría para cada especie mostró un alto porcentaje de semejanza morfométrica entre las distintas poblaciones, indicio de la existencia de cierto flujo génico entre colmenas cercanas y movimiento de colonias por parte de meliponicultores entre localidades alejadas. Pero las diferencias encontradas demuestran que algunas poblaciones han adquirido adaptaciones particulares al ambiente local.

Palabras claves: Melipona, morfometría tradicional, análisis interespecífico, diferencias intraespecíficas

Inter and intraspecific Metric variation of *Melipona beecheii*, *M. solani* and *M. yucatanica* of Guatemala.

Abstract

Intra and interspecific morphological variation of *Melipona beecheii*, *M. solani* and *M. yucatanica* from Guatemala

The main purpose of the study was to analyze the morphometrics variations of the heads and right forewings of the three species of Guatemalan stingless bees of the genus *Melipona*. We used multivariate statistical analyses at intraspecific and interspecific levels to evaluate *Melipona beecheii*, *M. solani* and *M. yucatanica* populations.

A total of 305 specimens of the LENAP's entomological collection were used. These adult female workers were collected at different localities (meliponaries) across Guatemala. From each of the localities 10 heads and right forewing were dissected and scanned, and we pointed 14 homologous landmarks of the head and 12 landmarks of the wings for the traditional morphometry analysis.

The results at interspecific level showed significant head and wing shape differences between the three species, supporting the previous taxonomic classification of the stingless bees of Guatemala in *M. beecheii*, *M. solani* and *M. yucatanica* (Ayala, 1999). The intraspecific comparisons showed distinct patterns of differences; *M. beecheii* showed no significant differences, suggesting a strong colonies movement across the country since the Mayan civilization and still moving until the present day, and some degree of gene flow between neighboring localities. Within *M. solani* and *M. yucatanica* there is a separation between populations from different geographic origins. Population from Nuevo Progreso, San Marcos, formed a separate subcluster in the case of *M. solani*, and two populations from Jutiapa reveal significant differences. Ecological local adaptations could be responsible for these morphological divergences.

Key Words: *Melipona*, Traditional Morphometry, Interspecific analysis, Intraspecific differences

Introducción

Las abejas están catalogadas entre los insectos polinizadores más importantes a nivel mundial (Michener, 2000). Se ha calculado que más del 50% de todas las especies de plantas para cultivo son mejoradas por polinización natural, por lo que la contribución de este proceso a la economía mundial es trascendental (Cunningham, 2000, p. 1150; Delaplane & Mayer, 2000; Kremen, Williams & Thorp, 2002). En las regiones tropicales, las abejas sin aguijón son agentes polinizadores, jugando un papel clave en la polinización de muchas especies silvestres de plantas y cultivos (Heard, 1999; Quezada-Euán, Paxton, Palmer, Itzá, Tay & Oldroyd, 2007, p. 251).

En Guatemala coexisten 33 especies de meliponinos (Enríquez y Maldonado-Aguilar, 2008), muchas de las cuales están catalogadas en peligro, ya que sus poblaciones silvestres así como la de meliponarios han venido decayendo (Cortopassi-Laurino *et al.*, 2006, p. 276; Quezada-Euán *et al.*, 2007, p. 248). Este tipo de abejas construyen sus colmenas, sobre y dentro de árboles, termiteros o en el suelo. Sus recursos alimenticios abarcan mayoritariamente polen, para el desarrollo de las larvas, y néctar de las flores, como fuente de energía (Biesmeijer, Richter, Smeets & Sommeijer, 1999, p. 384). Tres especies de meliponinos del género *Melipona* convergen en nuestro país, *M. beecheii*, *M. solani* y *M. yucatanica*, conocidas en varios lugares del país con los nombres comunes de criolla, chac chow y tinzuca, respectivamente (Enríquez y Maldonado-Aguilar, 2008). En el interior del país *M. beecheii* es comúnmente criada, por lo que es considerada una especie importante en nuestro medio.

En la actualidad la conservación de las abejas sin aguijón ha venido emergiendo como un tema importante, por lo que se hace imperativo estudiar y analizar sus poblaciones para poder definir en el futuro estrategias de conservación y manejo específicas, acordes a su biología y comportamiento (Ayala, Griswold & Bullock, 1992, p. 220; Delaplane y Mayer, 2000.; Cortopassi-Laurino *et al.*, 2006, p. 277; Quezada-Euán *et al.*, 2007, p. 250).

En Guatemala, han sido poco estudiados los aspectos básicos de la biología y genética de las especies mencionadas. Se sabe que la morfología particular de cada abeja limita las propiedades fisiológicas y el comportamiento de las distintas especies. Por ejemplo, las diferencias en el forrajeo de néctar entre especies, se debe a diferencias en importantes características morfológicas, tales como el largo y forma de las estructuras para alimentación, así como

el tamaño y color del cuerpo (Biesmeijer *et al.*, 1999, p. 385). Estas características de la morfología no han sido analizadas a nivel poblacional en nuestro país.

El objetivo del presente trabajo fue estudiar la variación métrica en caracteres de las especies *M. beecheii*, *M. solani* y *M. yucatanica* a nivel inter e intrapoblacional, para definir si las poblaciones provenientes de distintas regiones del país se diferencian en base a caracteres fenéticos. Se trabajó con abejas colectadas en meliponarios ubicados en varios departamentos de Guatemala. Las poblaciones se analizaron mediante técnicas de Morfometría Tradicional (análisis libre de isometría y libre de alometría) que se aplicaron sobre caracteres métricos medidos en la cabeza y alas de abejas obreras.

Materiales y Metodos

Un total de 305 abejas sin aguijón de las especies *M. beecheii*, *M. solani* y *M. yucatanica* fueron utilizadas en el estudio. Las colectas se realizaron entre el 2008 y 2009 en 13 departamentos de Guatemala. Para los análisis morfométricos se utilizaron caracteres métricos de la cabeza y el ala, usando en promedio 10 obreras por localidad. Los sitios de colecta y el tamaño de muestra se presentan en el cuadro 1.

Las cabezas y alas de los insectos fueron removidas con ayuda de pinzas de disección; las cabezas se montaron con alfileres, fijándolas sobre triángulos de acetato, con goma blanca. Las alas se montaron entre portaobjetos y cubreobjetos. Las imágenes de la cabeza y del ala fueron captadas y transferidas a una computadora por un sistema de cómputo, estereoscopio y cámara digital. Con ayuda del software Tpsdig® ver. 2.12 (Rohlf, 2008) se midieron 14 puntos homólogos sobre la cabeza del insecto, y 12 en las alas (figura 1) (Sung, Yamane, Ho, Wu & Chen, 2004, p. 267; Nunes, de Araújo, Lopes de Carvalho & Waldschmidt, 2008, p. 85). A partir de dichos puntos se obtuvieron todas las distancias posibles y se convirtieron a logaritmos naturales, con ayuda del paquete estadístico Tet_14 (Dujardin, 2002).

Se aplicaron técnicas de morfometría tradicional, aplicando dos diferentes técnicas para la corrección de tamaño (Rohlf, 1990). El análisis libre de alometría fue utilizado para comparar a nivel intraespecífico las poblaciones de las meliponas, mientras que el análisis libre de isometría se utilizó tanto para las comparaciones interespecíficas como también intraespecíficas (Darroch & Mosimann, 1985, p. 248; Klingenberg, 1996, p.35). Todos los análisis se aplicaron al conjunto de variables de la cabeza y del ala por separado.

Análisis Libre de Alometría. Primero se comprobó que las matrices de varianzas siguieran el modelo común de crecimiento alométrico necesario para poder realizar este análisis. Luego se llevó a cabo un análisis de componentes principales comunes (ACPC).

Los componentes principales comunes (CPC) resultantes se utilizaron en un análisis discriminante (AD), descartando el primer componente (el cual representa el crecimiento alométrico común de la especie). Los resultados del AD se proyectaron en diagramas de dispersión sobre los dos primeros factores discriminantes.

Las 5 variables utilizadas que representaban la configuración general de la cabeza se obtuvieron de la matriz de distancias ya convertidas a logaritmos. Estas corresponden al largo total de la cabeza, distancia entre los puntos 1-6; largo del ojo, distancia entre puntos 2-4; el ancho total de la cabeza, distancia entre 3-10; largo del clipeo, puntos 6-14; y ancho entre ojo y ojo, distancia entre puntos 12-13. En cuanto a las alas, las variables escogidas fueron, ancho del ala, distancia entre puntos 1-7; largo de la vena radial, puntos 2-3; largo total del ala, entre los puntos 4-8; largo de la vena cubital, distancia entre puntos 4-11; y largo de la vena anal, distancia entre los puntos 5-6.

Análisis Libre de Isometría. Se obtuvieron variables libres de isometría removiendo a cada variable el promedio de todas las medidas tomadas para cada individuo. Posteriormente se les aplicó a estas variables un análisis de componentes principales (ACP) (Darroch & Mossiman, 1985, p. 249). Los cinco primeros componentes principales resultantes (que representaron entre el 72 y el 85%, en las tres especies), se utilizaron como matriz en un AD. De nuevo, los resultados se proyectaron en diagramas de dispersión. Con el fin de visualizar mejor las relaciones entre los grupos se construyó un dendrograma a partir de los promedios de los factores discriminantes obtenidos en los análisis, utilizando para ello un análisis de cluster jerárquico con base en las distancias euclidianas entre poblaciones.

Resultados

Análisis Interespecífico

Los resultados del análisis mostraron la formación de tres grupos distintos que representan las tres especies clasificadas como *M. beecheii*, *M. solani* y *M. yucatanica*, según la clasificación de Ayala (Ayala, 1999) (figura 2). El estadístico de prueba Wilk's lambda presentó valores cercanos a 0 ($W=0.131$, $p<0.05$, en ambas estructuras), lo cual

nos indica que existen diferencias significativas entre al menos dos de los grupos estudiados. Estas diferencias fueron notorias a lo largo del primer eje o factor discriminante, el cual explicó el 87.7% de la variación total en el caso de las alas.

Análisis Intraespecífico

Melipona beecheii

Análisis Libre de Alometría

El conjunto de 5 variables seleccionadas que representaban el largo y ancho de la cabeza de los individuos de *M. beecheii*, no siguió el modelo requerido, por lo que se probaron todas las diferentes combinaciones posibles de 4 variables. Sin embargo ninguno de los sets siguió el modelo de CPC's. De igual manera, las variables escogidas para el ala, no siguieron el modelo, en ninguno de los casos.

Análisis Libre de Isometría

Ninguna de las dos estructuras estudiadas, cabezas y alas, mostró algún patrón de diferenciación. Los gráficos de dispersión muestran la formación de un solo grupo de poblaciones. Los dendrogramas de ambas estructuras, construidos a partir de los factores discriminantes, tampoco mostraron algún agrupamiento específico de poblaciones.

Melipona solani

Análisis Libre de Alometría

Solamente una de las combinaciones de 4 variables de la cabeza siguió el modelo de CPC ($p = 0.171$). Al observar el gráfico de dispersión se observa que no se logra diferenciar claramente ninguna de las poblaciones de la especie. Sin embargo, el valor de Wilk's lambda (W), de 0.536, fue significativo ($p<0.05$), y al construir el dendrograma con los factores discriminantes del AD, se puede ver que la población que sí presenta diferencias es la de Nuevo Progreso, San Marcos (figura 3).

Análisis Libre de Isometría

El análisis libre de isometría de la cabeza muestra la tendencia de las poblaciones de Nuevo Progreso, San Marcos, y Poptún, Petén, a separarse del resto de poblaciones ($W=0.192$; $p<0.05$). En el caso de las alas, es importante el hecho de que la población de Nuevo Progreso se separa de nuevo, pero en esta ocasión junto a la población de Lachúa, Alta Verapaz ($W=0.150$, $p<0.05$) (Figura 4).

M. yucatanica.

Análisis Libre de Alometría

En este caso, el juego de cinco variables del ala siguieron el modelo ($p=0.307$). Aunque en el gráfico de dispersión no se logra observar una diferenciación evidente, existe la tendencia de los centroides de las poblaciones del departamento de Jutiapa (Moyuta y

La Pajarita), a separarse del resto ($W1=0.361$, $p<0.05$). En el dendrograma este resultado se ve más claro, mostrando que las dos poblaciones jutiapanecas son las menos relacionadas tanto entre sí, como con las demás poblaciones (Figura 5). Otro resultado interesante es la separación de la población de Samalá.

Análisis Libre de Isometría

Este análisis aplicado a los datos de las cabezas de *M. yucatanica*, mostró que existe una variabilidad intraespecífica significativa (Wilks lambda 0.375 y $p<0.05$) (figura 6). Al observar la gráfica de dispersión se observa la separación de la población de La Pajarita, Jutiapa de las demás poblaciones. Otro resultado interesante fue la tendencia del centroide de la población de Moyuta, Jutiapa, a separarse del resto de poblaciones. Mientras que el análisis efectuado al conjunto de variables del ala no fue significativo ($p>0.05$).

Discusión

Los análisis morfométricos pueden ser utilizados para detectar variación intraespecífica o geográfica en poblaciones de abejas (Ruttner, 1988). En el caso de las abejas sin aguijón, generalmente se han utilizado caracteres de la cabeza y del ala, así como del cuerpo, para analizar poblaciones (Biesmeijer et al., 1999, p. 381; Carrillo, Quezada-Euán y Moo-Valle, 2001; Sung et al., 2004, p. 264; Quezada-Euán et al., 2007, p. 255; Nunes et al., 2008, p. 90).

En este estudio se mostró el potencial de los análisis de morfometría tradicional para la diferenciación interespecífica de especies del género *Melipona*. Los resultados muestran que se está tratando con tres grupos con variación significativa en caracteres métricos del ala y de la cabeza, apoyando la clasificación original de los grupos como *Melipona beechei*, *M. solani* y *M. yucatanica*. Estos resultados revelarían una buena correlación entre las relaciones morfométricas y filogenéticas dentro del género *Melipona* (Brückner, 1976, p. 101). Los caracteres del ala mostraron ser los mejores para diferenciar las tres especies estudiadas, resultado que concuerda con otros trabajos de investigación en los cuales han logrado separar géneros de meliponinos y de otros grupos de abejas utilizando ésta estructura (Da Silva, Evangelista-Rodrigues, Gois, Souza, Souza y Carrazoni, 2007; Franco, Silva, Nunes-Silva, Menezes & Imperatriz-Fonseca, 2009, p. 210). Se sabe que la capacidad de vuelo de una especie en particular está directamente relacionada al tamaño corporal de la abeja, especialmente al tamaño de las alas, las cuales a su vez pueden sufrir adaptaciones de acuerdo a la geografía o condiciones ambientales

locales, en función de la distancia recorrida en búsqueda de alimento (Ruttner, 1988; Araújo, Costya, Chaud-Netto & Fowler, 2004, p. 565).

A nivel intraespecífico, en el caso de *M. beechei*, no se observó ningún patrón de diferenciación tanto con los caracteres de la cabeza como del ala, observándose un solo grupo homogéneo. Sin embargo, la utilización de otra estructura, como por ejemplo el tórax o patas, podría evidenciar patrones de divergencia morfológica en algunas poblaciones de esta especie que no pudieron observarse con caracteres de la cabeza y del ala. El llevar a cabo otros análisis utilizando un rango geográfico menor que el del presente estudio, también podrían ayudar a encontrar diferencias entre poblaciones geográficas o provenientes de distintos hábitats. La falta de estructuración poblacional en *M. beechei* puede ser explicada por el hecho de que esta es la melipona que más ampliamente ha sido criada, manipulada y trasladada de un departamento a otro por parte de meliponicultores, desde la época de los mayas hasta nuestros días (Enríquez, Yurrita, Aldana, Ocheita, Jáuregui y Chau, 2005, p. 28; Enríquez y Maldonado, 2008).

Por otro lado, los análisis libres de isometría demostraron la existencia de diferenciación métrica dentro las especies *M. solani* y *M. yucatanica*, mostrando la tendencia de algunas poblaciones a separarse; sin embargo, no se mantuvo el mismo patrón de resultados al analizar la cabeza y el ala, diferencia que podría deberse a que cada estructura está sometida a distintas presiones de selección. También hay que mencionar que las diferencias encontradas no obedecen a algún patrón altitudinal o de la procedencia geográfica. La utilización de otros caracteres y de herramientas moleculares ayudaría a esclarecer el panorama de esta variabilidad morfológica dentro de las especies.

Las comparaciones multivariadas de los caracteres métricos de este estudio revelaron que poblaciones que se encuentran aisladas geográficamente presentan similitudes en las conformaciones de alas y cabezas, influenciadas por el modo de crecer de los individuos. Este patrón podría ser explicado por el transporte de colonias por parte de los meliponicultores, práctica común en nuestro país relacionada con el fenómeno de la migración humana, y que también fue realizado por la civilización maya (May-Itzá, Quezada-Euán, Enríquez & De La Rúa, 2009, p. 551). Por otro lado, no se puede descartar el flujo génico natural entre poblaciones cercanas, lo que explicaría la imposibilidad de diferenciar aquellas poblaciones del mismo departamento. Es importante mencionar que el rango de vuelo de las meliponas generalmente

varía entre los 600 y poco más de 2000 metros (Roubik & Aluja, 1983, p. 219; Biesmeijer, 1997), un rango de vuelo pobre, si consideramos las distancias recorridas por un individuo de *Apis mellifera*, aproximadamente 13.5 km, o un individuo de una abeja euglosina, *Euplusia surinamensis*, que puede recorrer hasta 23 km (Janzen, 1971, p. 204; Michener, 1974). Además, una hembra reproductiva no migra muy lejos, dispersándose solamente algunos cientos de metros de la colonia de la madre (Engels and Imperatriz -Fonseca, 1990, p. 170).

La diferenciación métrica de la población de *M. solani* de San Marcos podría deberse al efecto de la deriva génica. Algunos autores han sugerido que en la tribu Meliponini, este fenómeno natural es un factor extremadamente importante en el aislamiento de pequeñas poblaciones locales, y que especies del género *Melipona* son más susceptibles a los efectos de la deriva génica debido a la homocigocidad del locus *Xo* relacionado con la determinación del sexo (Araújo *et al.*, 2004, p. 567). Si tomamos en cuenta que las poblaciones de *M. solani* provenientes de este departamento se caracterizan porque son colmenas que se encuentran bastante aisladas de otras de la misma especie que se encuentran en otros departamentos según Gabriela Armas (comunicación personal, noviembre 14, 2008), la deriva génica podría ser la explicación más plausible que explique su diferenciación. Sin embargo es necesario probar esta hipótesis con estudios genéticos con algún marcador molecular neutral, es decir, un marcador que no esté bajo fuerzas de selección.

Los resultados obtenidos con el análisis libre de alometría indican un menor grado de diferenciación que el logrado con el análisis libre de isometría, es decir, no se observa una clara diferenciación de alguna población o de un grupo de poblaciones, en *M. solani* y *M. yucatanica*. La primera de ellas mostró formas muy similares de la cabeza, mientras que la segunda especie presentó formas de las alas similares. Sin embargo hay que mencionar que los estadísticos de las pruebas sí fueron significativos, indicando que por lo menos una de las medias poblacionales es diferente.

En el caso de *M. solani*, los resultados apoyan las hipótesis de que se mantiene un cierto flujo génico entre ellas, en el caso de las poblaciones cercanas geográficamente, o de un movimiento de colonias por parte de los meliponicultores, en el caso de poblaciones muy apartadas. Ambos fenómenos provocarían que las poblaciones permanezcan homogéneas. Sin embargo, los estadísticos indicaron que existen diferencias significativas entre dos o más poblaciones. El dendrograma permitió observar

que la población que más se diferenció fue la de Nuevo Progreso, San Marcos, la cual también se diferenció en el análisis libre de isometría. El valor de Wilk's lambda de 0.53 podría estar indicando que esta última población estaría experimentando cambios adaptativos o evolutivos (Jaramillo y Dujardin, 2002). Como ya se mencionó anteriormente, la deriva génica podría estar jugando un papel importante en la diferenciación de dicha población (Araújo *et al.*, 2004). Algunos estudios genéticos han demostrado que poblaciones de *M. beecheii* provenientes del mismo departamento han presentado haplotipos únicos con los marcadores ribosomales ITS-1 y 2 (De la Rúa, May-Itzá, Serrano & Quezada Euán, 2007; May-Itzá *et al.*, 2009, p. 554).

Los resultados obtenidos con las poblaciones de *M. yucatanica* son similares a los de los análisis libres de isometría. Las meliponas de La Pajarita y Moyuta, ambas provenientes de Jutiapa, forman un grupo que se diferencia de las demás poblaciones. El análisis de cluster realizado muestra de nuevo la tendencia de la población de La Pajarita a separarse del resto, al igual que en el análisis aplicado a las cabezas de los mismos individuos. En este caso, las diferencias en la forma de las alas presentadas por las poblaciones jutiapanecas, más que cambios alométricos en las proporciones entre individuos de distintos tamaños de la misma especie, estarían evidenciando algún cambio adaptativo a su medio ambiente particular. Solo el crecimiento por sí solo no explicaría esta variación, se deben considerar causas genéticas a la misma (Dujardin, 2000). Un estudio molecular podría evidenciar esto último, y de ser así, conjuntamente con el análisis morfométrico podrían considerarse fuertes evidencias de que dichas poblaciones estarían sufriendo un cambio evolutivo importante hasta el punto de reconsiderar su estatus taxonómico a una nueva subespecie o, inclusive, especie.

Agradecimientos

Agradezco a Gabriela Armas por su ayuda en la selección de las poblaciones estudiadas y al LENAP, por proveer los especímenes de abejas sin aguijón de su colección de referencia. También agradezco a Marianela Menes por su asesoría, a Jorge Erwin López por la revisión del informe final del trabajo de tesis y a Carmen Yurrita por revisar el protocolo. También al Fondo para el Desarrollo Científico y Tecnológico por los fondos otorgados para poder llevar a cabo la investigación.

Referencias

- Araújo, ED, Costa, M, Chaud-Netto, J and Fowler, HG. (2004). Body Size and Flight Distance in Stingless Bees (Hymenoptera: Meliponini): Inference of Flight Range and Possible Ecological Implications. *Braz. J. Biol.* 64(3B), 563-568.
- Ayala, R, Griswold, TL y Bullock, SH. (1992). Las abejas nativas de México. En Ramamoorthy, TP, Bye, R, Lot, AF (eds). *Biological Diversity of Mexican Origin and Distribution* (pp: 179-227). México.
- Ayala, R. (1999). Revisión de las abejas sin aguijón de México (Hymenoptera; Apidae; Meliponini). *Folia Entomológica*, 106, 1-123
- Biesmeijer, JC. (1997). Abejas sin aguijón: su biología y la organización de la colmena. Elinkwijk BV, Utrecht. Holanda.
- Biesmeijer, JC, Richter, JAP, Smeets MA and Sommeijer, MJ. (1999). Niche differentiation in nectar-collecting stingless bees: the influence of morphology, floral choice and interference competition. *Ecological Entomology*, 24, 380-388.
- Brückner, D. (1976). The Influence of Genetic Variability on Wing Symmetry in Honeybees (*Apis mellifera*). *Evolution*, 30 (1), 100-108.
- Carrillo, A, Quezada-Euán, JYG y Moo-Valle, H. (2001). Estudio preliminar sobre la variabilidad morfológica de *Melipona beecheii* (Apidae: Meliponini) en su rango de distribución de México, América Central y El Caribe. En II Seminario Mexicano sobre Abejas sin Aguijón. Universidad Autónoma de Yucatán, México.
- Cortopassi-Laurino, M, Imperatriz-Fonseca, VL, Roubik, DW, Dollin, A, Heard, T, Aguilar, I, Venturieri, GC, Eardley, C y Nogucira-Neto, P. (2006). Global Meliponiculture: challenges and opportunities. *Apidologie*, 37, 275-292.
- Cunningham, SA. (2000). Depressed Pollination in Habitat Fragments Causes Low Fruit Set. *Proc. R. Soc. Lond.*, 267, 1149-1152.
- Darroch, JN & Mossiman, JE. (1985). Canonical and principal components of shape. *Biometrika*, 72, 241-252.
- Da Silva, CM, Evangelista-Rodrigues, A, Gois, GC, Souza, DN, Souza, DL y Carrazzoni, PS. (2007). Estudo dos padroes morfométricos da espécie de abelha *Melipona scutellaris* (uruçu) situada nos municípios de Areia (PB) e Igarassu (PE). Em Anais Congresso Associação brasileira de zootecnistas, Zootec.
- Delaplane, KS. y Mayer, DF. (2000). *Crop Pollination By Bees*. CABI Publishing. USA.
- De la Rua, P, May-Itzá, WJ, Serrano, J y Quezada-Euán. (2007). Sequence and RFLP analysis of the ITS2 ribosomal DNA in two neotropical social bees, *Melipona beecheii* and *Melipona yucatanica* (Apidae, Meliponini). *Insect. Soc.* DOI 10.1007/s00040-007-0962-5
- Dujardin, JP & LePont, F. (2000). Morphometrics of a neotropical sandfly subspecies, *Lutzomia carrerai thula*. *C. R. Acad. Sci. Paris, Life Sciences*, 323, 273-279.
- Dujardin, JP. (2002). TET. Unité de Recherches 062, Institut de Recherches pour le Développement -IRD-Francia.
- Engels W. y Imperatriz-Fonseca V.L. (1990). Caste development, reproductive strategies and control of fertility in honeybees and stingless bees. In Engels W. (Ed.). *Social Insects: an evolutionary approach to castes and reproduction*. Springer-Verlag, Berlin, pp166-230.
- Enríquez, E, Yurrita, C, Aldana, C, Ocheíta, J, Jáuregui, R y Chau, P. (2005). Conocimiento tradicional acerca de la biología y manejo de abejas nativas sin aguijón en Chiquimula. *Agricultura*, 69, 27-30.
- Enríquez, E. y Maldonado-Aguilera, C. (2008). Miel de abejas nativas de Guatemala. Dirección General de Investigación -DIGI--, Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.
- Francoy, TM, Silva, RAO, Nunes-Silva, P, Menezes, C and Imperatriz-Fonseca, VL. (2009). Gender identification of five genera of stingless bees (Apidae, Meliponini) based on wing morphology. *Genetics and Molecular Research*, 8 (1), 207-214.
- Janzen, D. (1971). Euglossine Bees as Long - Distance Pollinators of Tropical Plants. *Science*, 171, 203-205.
- Jaramillo, N y Dujardin, JP. (2002). Análisis Morfométrico: significado biológico del tamaño y la conformación. Colombia. Jaramillo y Dujardin.

Heard, TA. (1999). The Role of Stingless Bees in Crop Pollination. *Annu. Rev. Entomol.*, 44, 183--206.

Klingenberg, CP. (1996). Multivariate allometry. In LF Marcus, M Conti, A Loy, GJ Naylor, DE Slice (Eds.). *Advances in morphometrics*, NATO ASI, Series A: Life Sciences. New York, USA. Volume 284, pp 23-49.

Kremen, C, Williams, NM, y Thorp, R.W. (2002). Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *PNAS*, 99(26), 104-110.

May-Itzá, WJ, Quezada-Euán, JJG, Enriquez, E and De la Rúa, P. (2009). Intraespecific variation in the stingless bee *Melipona beecheii* assessed with PCR-RFLP of the ITS1 ribosomal DNA. *Apidologie*, 40, 549-555.

Michener, CD. (1974). *The social behavior of the bees: a comparative study*. Harvard University Press.

Michener, CD. (2000). *The Bees of the World*. Johns Hopkins University Press. Baltimore, MD, USA.

Names, LA, de Araújo, ED, Lopes de Carvalho, CA & Waldschmidt, AM. (2008). Population divergence of *Melipona quadrifasciata* anthidioides (Hymenoptera: Apidae) endemic to the semi-arid region of the State of Bahia, Brazil. *Sociobiology*, 52(1), 81-93.

Quezada-Euán, JJ, Paxton, RJ, Palmer, KA, Itzá, WdeJ, Tay, WT & Oldroyd, BP. (2007). Morphological and molecular characters reveal differentiation in a Neotropical social bee, *Melipona beecheii* (Apidae: Meliponini). *Apidologie*, 38, 247-258.

Rohlf, J. (1990). Morphometrics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 21, 299-316.

Rohlf, J. (2008). tpsDig Version 2.12. *Ecology & Evolution*. State University of New York, Stony Brook, New York, USA.

Roubik, DW and Aluja, M. (1983). Flight ranges of *Melipona* and *Trigona* in Tropical Forest. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 56(2), 217-222.

Ruttner, F. (1988). *Biogeography and taxonomy of Honeybees*. Springer-Verlag. New York.

Sung, I-H., Yamane, S., Ho, K.K., Wu, W.-J. and Chen, Y-W. (2004). Morphological caste and sex differences in the Taiwanese stingless bee *Trigona ventralis hoozana* (Hymenoptera: Apidae). *Entomological Science*, 7, 263-269.

Anexos

Cuadro 1. Sitios de colecta y número de especímenes de las especies de meliponas estudiadas

Especie	Departamento	Localidad	Muestra
<i>Melipona beecheii</i>	Jutiapa	Asunción Mita	7
		La Pajarita	10
	Quiché	Uspantán (bosque)	2
		Cotzal	10
		Uspantán	10
	Alta Verapaz	Carchá	10
		Cobán	10
		Lachúa	11
	Quetzaltenango	Coatepeque	8
	Retalhuleu	El Asintal	9
		Samalá	10
	Chiquimula	Esquipulas	10
		Ipala	10
	Santa Rosa	Pueblo Nuevo Viñas	11
	Sololá	San Antonio Ch.	9
		San Lucas Tolimán	9
	Petén	San Benito	10
<i>Melipona solani</i>	Quiché	Uspantán (bosque)	5
		Uspantán	10
	Alta Verapaz	Lachúa	10
	Izabal	Livingston	10
		Río Dulce	13
	San Marcos	Nvo. Progreso	10
	Petén	Poptún	11
		San Benito	8
Retalhuleu	Samalá	11	
<i>Melipona yucatanica</i>	Huehuetenango	Camojalito	10
	Jutiapa	La Pajarita	10
		Moyuta	12
	Retalhuleu	Samalá	10
	Chiquimula	Chiquimula	8

adas

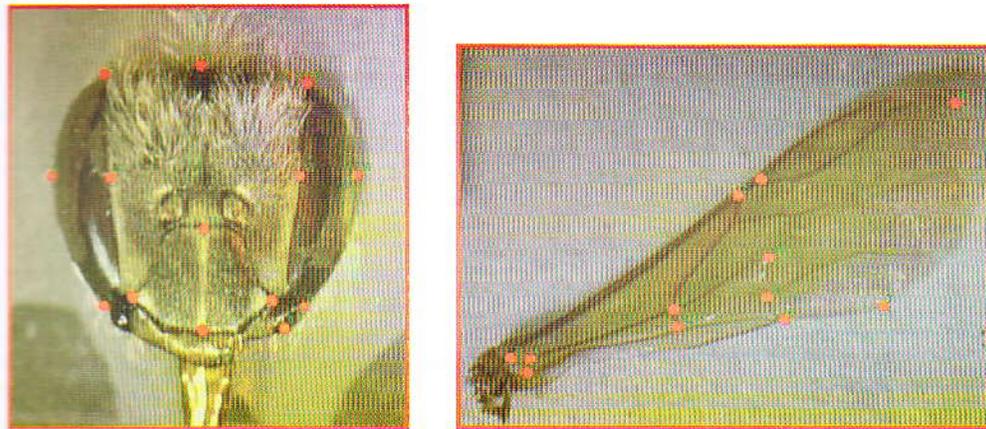


Figura 1. Puntos tomados sobre la cabeza y el ala anterior derecha de las *Meliponas spp.*

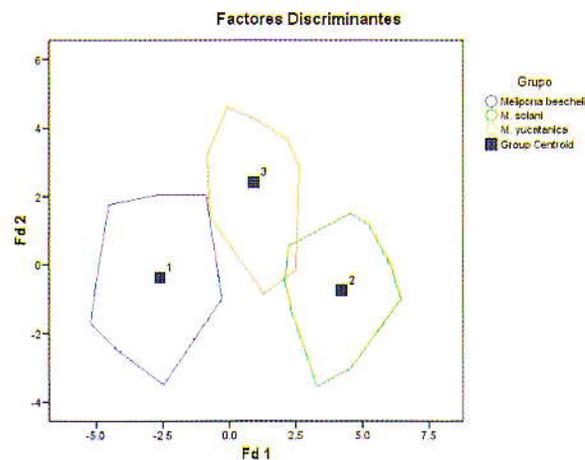


Figura 2. Gráfico de dispersión construido en base a los dos primeros factores discriminantes producidos por un AD sobre 66 distancias medidas sobre las alas de *Melipona becheii*, *M. solani* y *M. yucatanica*.

***** HIERARCHICAL CLUSTER ANALYSIS *****

Dendrogram using Average Linkage (Between Groups)

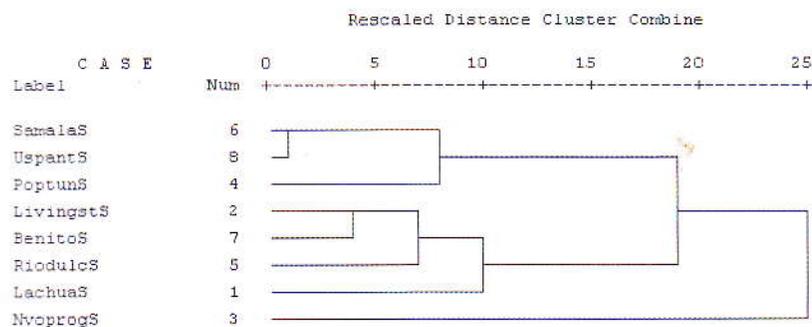


Figura 3. Análisis Libre de Alometría. Dendrograma construido en base a las distancias euclidianas obtenidas en un cluster jerárquico a partir de los factores discriminantes obtenidos en el AD sobre 4 mediciones en las cabezas de especímenes de *M. solani*.

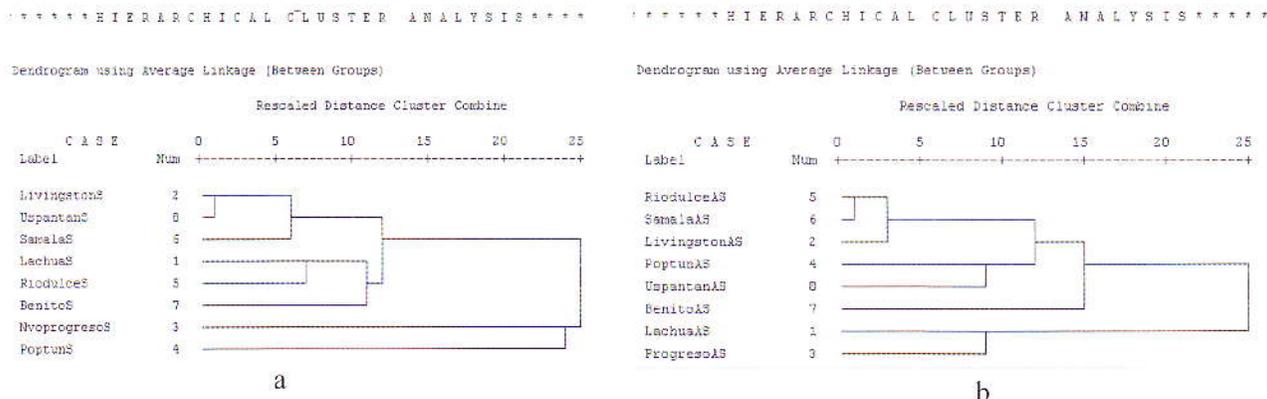


Figura 4. Análisis libre de isometría. Dendrogramas contruidos en base a los factores discriminantes producidos por un AD sobre distancias medidas en las cabezas (a) y alas (b) de varias poblaciones de *M. solani*.

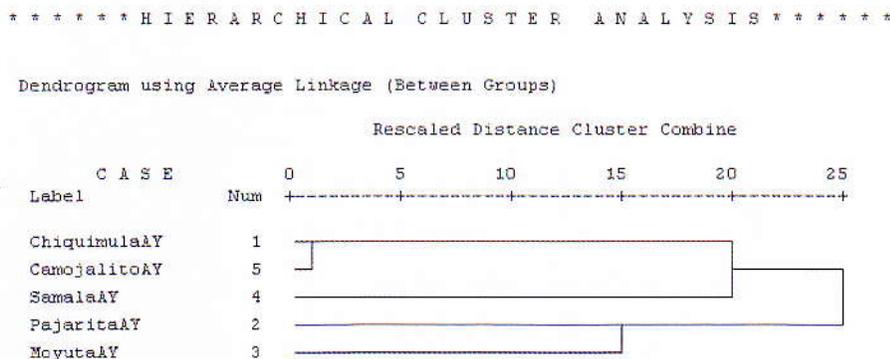


Figura 5. Análisis Libre de Alometría. Dendrograma construido en base a las distancias euclidianas obtenidas en un cluster jerárquico a partir de los factores discriminantes obtenidos en el AD sobre 5 mediciones en las alas de especímenes de *M. yucatanica*.

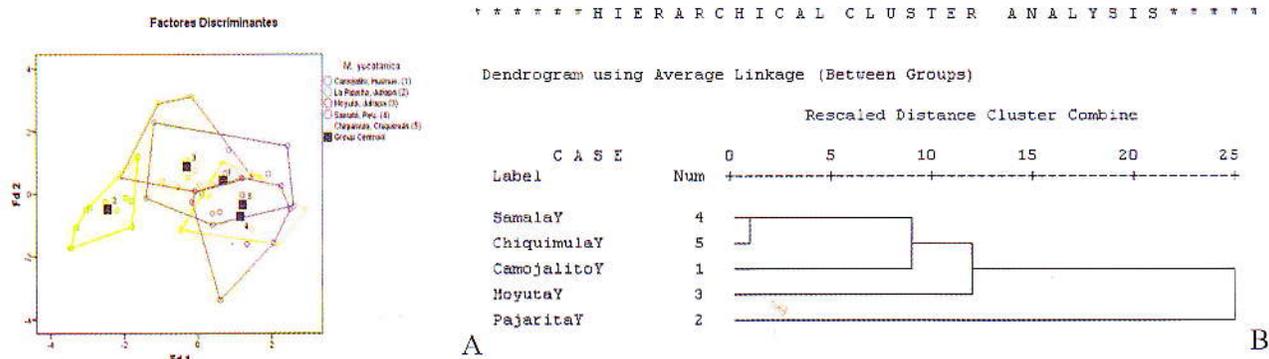


Figura 6. Análisis libre de isometría. A) La gráfica es el resultado obtenido al aplicar un AD sobre los 5 componentes principales producidos en un ACP sobre 91 variables medidas sobre la cabeza de especímenes de poblaciones de *M. yucatanica*. B) Dendrograma construido en base a las funciones obtenidas de un AD sobre los 5 primeros componentes principales en un ACP sobre las mismas variables.