



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Taxonomía, filogenia y distribución geográfica del género *Nannotrigona* (Hymenoptera: Apidae: Meliponini) en Colombia

Joanna Carolina Jaramillo Silva

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Departamento de Biología
Bogotá, Colombia
2019

Taxonomy, phylogeny and geographical distribution of *Nannotrigona* (Hymenoptera: Apidae: Meliponini) in Colombia

Joanna Carolina Jaramillo Silva

Tesis o trabajo de grado presentada(o) como requisito parcial para optar al título de:
Magister en Ciencias Biología

Director:

Ph.D. Rodolfo Ospina Torres

Codirector:

Ph.D. Victor Hugo Gonzalez Betancourt

Línea de Investigación:

Taxonomía de abejas

Grupo de Investigación:

Laboratorio de Investigación en abejas Universidad Nacional de Colombia (LABUN)

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Departamento de Biología
Bogotá, Colombia
2019

Difícilmente, avanzando milímetros por año, me hago un camino entre la roca. Desde hace milenios mis dientes se gastan y mis uñas se rompen para llegar allá, al otro lado, a la luz y el aire libre. Y ahora que mis manos sangran y mis dientes tiemblan, inseguros, en una cavidad rajada por la sed y el polvo, me detengo y contemplo mi obra: he pasado la segunda parte de mi vida rompiendo las piedras, perforando las murallas, taladrando las puertas y apartando los obstáculos que interpuse entre la luz y yo durante la primera parte de mi vida.

Octavio Paz. *Libertad bajo palabra*

Agradecimientos

A la Universidad Nacional de Colombia. A la Vicerrectoría Nacional de Investigación, a la fundación IDEA WILD por el apoyo al proyecto “Taxonomía y filogenia del género *Nannotrigona* y su distribución”. A la Fundación Selva y El fondo de becas Jose Ignacio Gómez Montes por financiar el proyecto que se adelanta fruto de esta tesis Recursos botánicos asociados a *Nannotrigona*”.

Al profesor Rodulfo Ospina (UNAL) por su dirección y consejo. Al profesor Víctor Hugo Gonzalez (The Kansas University) por su guía, pero sobre todo por su paciencia, enseñanzas, por el aguante y por abrirme en Kansas las puertas de su familia y sus amigos. Para ellos mi eterna admiración por sus trabajos. A la profesora Nubia Stela Matta, Ingrid Lotta y el grupo de Hemoparásitos aviares de la Universidad Nacional por su colaboración en la fase molecular del proyecto que se adelanta. Al profesor Xavier Marquínez y su laboratorio por el préstamo de los equipos para la toma de fotografías. Al profesor Ricardo Ayala y a Nathalia Florez por toda la ayuda que me brindaron.

A los todos profesores encargados de las colecciones entomológicas que visité. A la profesora Lorena García (MEUQ) por tenerme en cuenta para el proyecto de Fortalecimiento a Colecciones. A Elder Lenis (MEUQ) por su colaboración en la búsqueda de bibliografías. Gracias al personal del MEFLG, Jhon Alveiro Quiroz por el especial apoyo durante mis visitas. A Guillermo Guarín por su apoyo en las fotografías de ejemplares del museo. Infinitas gracias a Diego Esteban Martínez (MEFLG) y Daniel Bautista (UNAB) por sus enseñanzas de SIG.

A la profesora Guiomar Nates-Parra, por obligarme a insistir, persistir y no desistir. A ella le debo mi vida, mi carrera, mi futuro. A mis amigos y compañeros del LABUN. A las tesisistas que nos acompañamos en éstos años; a Mónica mi compañera de desventuras. Mi eterna gratitud para Jorge Díaz por todo el apoyo, la paciencia y el acompañamiento en este trabajo. A Lorena sólo puedo nombrarla, pero mi deuda con ella no puedo expresarla con palabras. Se lleva toda mi admiración.

Al profesor Francisco Serna y mis compañeros y amigos de UNAB por adoptarme y aconsejarme. Mi infinito cariño para Daniela, Julián, Daniel y Ronald, por los miles de trasnochos y los buenos momentos; a Leo, por tantos consejos que no escuché.

Finalmente, a mis padres por su apoyo moral y a mis amigos: Pachita y Alejo por vivir pendiente de mi. A Camilo Arguello, por estar siempre conmigo, en especial en el tramo más difícil, el último. A Kiki, por demostrarme que existen amistades que nunca mueren. A “las culas” por tantos ánimos y que ojalá esta tesis sea motivo de otra reunión anual. A mis amigas de Agrosavia por sus ánimos. Last but not least, un agradecimiento especial para Francisco Arango por su profesionalismo y su continua ayuda con la edición y fotografías no sólo para este manuscrito, sino para la sustentación del mismo.

الْحَمْدُ لِلَّهِ

Resumen

Nannotrigona Cockerell es un género de abejas silvestres sin aguijón que se distribuye en el Neotrópico y se utiliza frecuentemente en meliponicultura y polinización de cultivos al aire libre y en invernaderos. Se revisaron 2631 ejemplares presentes en dos colecciones internacionales y diez colecciones nacionales. Se confirmaron ocho especies, cinco de las descritas para el Neotrópico y tres especies nuevas: *N. camargoi* Rasmussen y Gonzalez, *N. melanocera* (Schwarz), *N. mellaria* (Smith), *N. schultzei* (Friese), y *N. tristella* (Cockerell), *Nannotrigona* n. sp. 2, *Nannotrigona* n. sp. 3 y *Nannotrigona* n. sp. 5. Se describen por primera vez los machos de cuatro especies: *N. melanocera*, *N. camargoi*, *Nannotrigona* n. sp. 2 y *Nannotrigona* n. sp. 3. Se realizó un análisis filogenético con caracteres morfológicos comprobando que el género es monofilético. El género se distribuye en todas las regiones geográficas del país y sus intervalos altitudinales van desde el nivel del mar hasta los 2300m.

Palabras clave: meliponini, taxonomía, filogenia, meliponicultura, Colombia.

Abstract

Nannotrigona Cockerell is one of the few stingless bee genera widely distributed and commonly encountered throughout the Neotropical region. Some species are abundant and managed in meliponiculture. However, the identity and number of species occurring in some countries or areas is almost entirely unknown. Herein we reviewed the species of *Nannotrigona* in Colombia, a South American country with literature records indicating the presence of either one or five species of this genus. Appraisal of museum specimens revealed the existence of the following eight species, three of which we describe as new: *N. camargoi* Rasmussen and Gonzalez, *N. melanocera* (Schwarz), *N. mellaria* (Smith), *N. schultzei* (Friese), and *N. tristella* Cockerell *Nannotrigona* n. sp. 2, and *Nannotrigona* n. sp. 3 and *Nannotrigona* n. sp. 5. We describe and figure the male of *N. camargoi*, *N. melanocera*, *Nannotrigona* n. sp. 2, *Nannotrigona* n. sp. 3. In addition, we provide comparative diagnoses, a key to species, and new geographical records for Colombia. We performed a phylogenetic analysis with morphological characters, proving that the group turned to be monophyletic. The genus is distributed in all regions and its altitudinal ranges vary from the sea level to 2300m.

Keywords: meliponini, taxonomy, phylogenetics, beekeeping, Colombia.

Contenido

| | |
|--|-------------|
| Agradecimientos | VII |
| Resumen | IX |
| Lista de abreviaturas | XIII |
| 1. INTRODUCCIÓN | 1 |
| 2. JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS | 3 |
| 2.1. Justificación | 3 |
| 2.2. Objetivo General | 4 |
| 2.3. Objetivos Específicos | 4 |
| 3. MARCO TEÓRICO | 5 |
| 3.1. El concepto de especie | 5 |
| 3.2. Aspectos de anatomía externa | 5 |
| 3.3. Tribu Meliponini | 6 |
| 3.4. Diagnósis del género | 7 |
| 3.5. Historia taxonómica | 8 |
| 3.6. Sistemática y filogenia | 11 |
| 3.7. Distribución | 12 |
| 3.8. Aspectos biológicos | 12 |
| 3.8.1. Hábitos de nidificación | 12 |
| 3.8.2. Hábitos de forrajeo | 13 |
| 3.8.3. Polinización | 14 |
| 3.8.4. Comportamiento Defensivo | 14 |
| 3.8.5. Enemigos Naturales | 14 |
| 4. MATERIALES Y MÉTODOS | 16 |
| 4.1. Evaluación de caracteres para determinación de especies presentes en Colombia | 16 |
| 4.1.1. Evaluación de caracteres | 16 |
| 4.2. Elaboración de clave y sinopsis para Colombia | 19 |
| 4.2.1. Material entomológico y determinación de los especímenes | 19 |
| 4.2.2. Diagnósis y descripción de especies | 19 |

| | |
|--|-----------|
| 4.3. Filogenia con caracteres morfológicos | 25 |
| 4.3.1. Análisis filogenético con Máxima Parsimonia | 25 |
| 4.4. Distribución geográfica y altitudinal | 26 |
| 5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN | 27 |
| 5.1. Generalidades | 27 |
| 5.2. Evaluación de caracteres para determinación de especies presentes en Colombia | 28 |
| 5.3. Clave y sinopsis para las especies presentes en Colombia | 32 |
| 5.4. Sinopsis de las especies presentes en Colombia | 34 |
| 5.4.1. Grupo <i>dutrae</i> | 34 |
| 5.4.2. Grupo <i>mellaria</i> | 36 |
| 5.4.3. Grupo <i>testaceicornis</i> | 52 |
| 5.5. Filogenia con caracteres morfológicos | 66 |
| 5.5.1. Caracteres morfológicos que se utilizaron en el presente análisis | 68 |
| 5.6. Distribución geográfica y altitudinal | 75 |
| 5.7. Resumen de los resultados | 78 |
| 6. CONCLUSIONES | 79 |
| 6.1. Recomendaciones y perspectivas | 80 |
| A. Anexo: Figuras | 82 |
| Bibliografía | 92 |

Lista de abreviaturas

| Abreviatura | Significado |
|-------------|--------------------------|
| mm | Milímetros |
| F1 | Primer flagelómero |
| F3 | Tercer flagelómero |
| T | Tergo metasomal |
| OD | Diámetro del ocelo medio |
| ADN | Ácido desoxyribonucleico |
| ARN | Ácido ribonucleico |
| Ant. | Antioquia |
| Bol. | Bolivar |
| Cund. | Cundinamarca |
| Mag. | Magdalena |
| Stder. | Santander |

1. INTRODUCCIÓN

Establecer el número de especies, tanto de animales como vegetales que existe en la tierra es un tema que sigue sin resolverse debido a múltiples factores (Mora *et al.*, 2011). En primer lugar, está la dificultad para definir una especie, los especialistas cuantifican el número de especies con base en la definición que utilicen. Esto conlleva a cambios en la nomenclatura taxonómica, a la descripción de especies nuevas o la asignación de sinonimias. Segundo, existe una disminución del esfuerzo taxonómico, aunque existen muchas herramientas taxonómicas que ayudan a los estudiantes y especialistas a determinar una especie, el número de taxónomos está disminuyendo (Mora *et al.*, 2011).

Se cree que existen entre tres y diez millones de especies en el mundo (Alvarez *et al.*, 2016). Uno de los problemas de no saber cuáles y cuántas especies tanto de animales como de vegetales hay en la tierra es que no se puede definir qué tan importante es la pérdida de estas, puesto que no hay claridad de lo que actualmente hay y de lo que hubo en el pasado.

Uno de los grupos de animales que presentan esta problemática son los insectos y dentro de ellos, las abejas. En el mundo hay aproximadamente 20.000 especies de abejas (Michener, 2007), 6.000 en el Neotrópico (Roubik *et al.*, 1997) y se estiman 1.000 para Colombia (Nates-parra, 2016; Nates-Parra, 2018). Las abejas se consideran polinizadoras importantes de cultivos y plantas nativas (Cauich *et al.*, 2004a). Países como Estados Unidos dependen de las abejas para la producción de al menos 3 mil millones de dólares en frutas (Gonzalez *et al.*, 2013). En Brasil, aproximadamente 192 especies son responsables por la polinización del 40 % al 90 % de la flora nativa (Cabral de Castro *et al.*, 2009).

Los problemas de deforestación, pesticidas y cambio climático están causando reducciones drásticas en la biodiversidad y las abejas también están disminuyendo. A pesar de los esfuerzos por establecer las pérdidas de las poblaciones de abejas, es imposible evaluar la pérdida de la biodiversidad, el declive de los polinizadores, las colonias y los servicios de polinización que las abejas prestan a la sociedad si no se sabe identificar taxonómicamente estos polinizadores (Gonzalez *et al.*, 2013).

En la tribu Meliponini se encuentra el género *Nannotrigona* (Michener, 2007). Conocido en el Neotrópico y en la meliponicultura porque presta un servicio polinizador a varias especies de las familias Solanaceae y Melastomataceae debido a que pueden realizar polinización por vibración o polinización por zumbido (Cauich *et al.*, 2004a,b, 2006; Palma *et al.*, 2008).

En campo, estas abejas se pueden identificar fácilmente porque sus nidos son cubiertos y presentan un tubo de entrada longitudinal, con las guardianas al rededor de la entrada (Michener, 2007). En el Neotrópico se conocen actualmente 11 especies que se distribuyen desde el Norte de México hasta Argentina (Camargo y Pedro, 2007; Rasmussen y Gonzalez, 2017). Sin embargo, para Colombia sólo se encuentra reportada *N. mellaria* en los departamentos del Valle del Cauca y Cundinamarca (Camargo y Pedro, 2007; Rasmussen y Gonzalez, 2017).

Algunos trabajos en Colombia reportan la presencia del género en varios departamentos del país (Nates-Parra, 2006; Velez y Smith-Pardo, 2008; Nates-Parra y Rosso-Londoño, 2013) y se registran cinco especies en Colombia *N. tristella*, *N. melanocera*, *N. mellaria*, *N. testaceicornis* y una sin identificar, en diferentes meliponarios de Colombia (Nates-Parra y Rosso-Londoño, 2013). Sin embargo, no existen claves para el país y las determinaciones se hicieron con base en descripciones originales de las especies.

Debido a la importancia de *Nannotrigona* en la polinización de cultivos, su uso en la meliponicultura y la abundancia de sus nidos en Colombia, es necesario establecer con claridad las unidades biológicas con las cuales contamos para su conservación y aprovechamiento sostenible. Un análisis con morfometría geométrica, del patrón de venación del ala anterior y morfometría del mesoescutelo señala que existe una separación clara de poblaciones en Colombia (Jaramillo Silva, 2012).

A partir del estudio de material depositado en colecciones entomológicas, este trabajo hace contribuciones importantes y nuevas para la ciencia como lo son: la primera clave taxonómica para Colombia, una primera hipótesis filogenética con base en caracteres morfológicos y se hacen aportes a la distribución geográfica y rangos altitudinales en el país.

2. JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS

2.1. Justificación

En el Neotrópico hay 33 géneros de abejas sin aguijón (Hymenoptera: Apidae: Meliponini) Camargo y Pedro (2007) y en Colombia se conoce la existencia de 120 especies Nates-Parra y Rosso-Londoño (2013). En los últimos años surgió un interés por ampliar el conocimiento sobre abejas silvestres como una respuesta a las alertas sobre la disminución de polinizadores y las tendencias del mercado que promueven el consumo de productos naturales como la miel de abejas sin aguijón (Quezada-Euán *et al.*, 2018).

Nannotrigona es uno de los géneros más comúnmente utilizado en la meliponicultura en Colombia (Nates-Parra y Rosso-Londoño, 2013). Se utiliza principalmente en invernaderos y en la polinización de cultivos de solanáceas como tomate, lulo y chile habanero (Cauich *et al.*, 2004a, 2006; Palma *et al.*, 2008; Vit *et al.*, 2013). El género presenta polinización por zumbido, al igual que los abejorros del género *Bombus* (Apidae) Nates-Parra (2006) y halíctidos como *Lasioglossum* Staines *et al.* (2017). Esta polinización consiste en la capacidad de las abejas para hacer vibrar los músculos del mesosoma y con estos movimientos contribuir a la liberación de polen en anteras porícidas Vit *et al.* (2013).

En el marco de las estrategias adoptadas por el Laboratorio de Investigación en Abejas de la Universidad Nacional (LABUN) se fomenta el estudio taxonómico de las abejas, como una solución al problema de saber cuántos y cuáles son los polinizadores que existen en el país (Nates-Parra, 2018).

Debido a su importancia en la meliponicultura y su papel como agente polinizador de diversos cultivos era necesario contribuir a la formulación de una clave taxonómica para el país. Las investigaciones acerca de las relaciones planta-polinizador han tomado auge en los últimos años y se han dejado de lado trabajos taxonómicos que ayudan a determinar la biodiversidad de abejas que tiene Colombia. Las claves taxonómicas son uno de los productos de los análisis de la biodiversidad y son una forma de documentar las unidades biológicas reconocidas y propuestas por un investigador.

2.2. Objetivo General

Realizar una revisión taxonómica y filogenética a partir de caracteres morfológicos, del género *Nannotrigona* y hacer aportes a su distribución geográfica.

2.3. Objetivos Específicos

- Evaluar los estados de carácter que permitan la identificación taxonómica de las especies del género *Nannotrigona* sp.
- Proponer con base en características morfológicas la clave para el género y sus relaciones filogenéticas dentro del género.
- Establecer la distribución geográfica y altitudinal de especies de *Nannotrigona* en Colombia.

3. MARCO TEÓRICO

3.1. El concepto de especie

Definir el concepto de especie es controversial, a pesar de considerarse como la unidad fundamental en biología (Grimaldi y Engel, 2005). Es importante definir primero un concepto teórico de especie. En este caso, el concepto evolutivo (Mayden, 1997; De Queiroz, 2007) explica una especie como un grupo de organismos, ancestro y descendientes (linaje), que comparten una única historia evolutiva. Sin embargo, es difícil observar y comprobar una única historia evolutiva. Esta historia, entre otras 24 líneas de evidencia o conceptos que se han propuesto (Mayden, 1997; De Queiroz, 2007), se puede inferir con base en la evidencia robusta de los cambios en los caracteres morfológicos (Grimaldi y Engel, 2005).

El problema del concepto teórico de especie se resuelve utilizando un concepto práctico a la hora de delimitar especies (Mayden, 1997; De Queiroz, 2007). Un concepto práctico u operacional es el concepto morfológico, que propone que las especies son un conjunto de organismos que presentan características fijas y distintivas esenciales. Cada grupo de individuos presenta un patrón en las variaciones de los caracteres morfológicos (Mayden, 1997; De Queiroz, 2007). Por otra parte, el concepto filogenético propone como especie a cada uno de los taxones que se encuentra en las terminales de un árbol filogenético (Mayden, 1997).

3.2. Aspectos de anatomía externa

Las abejas se encuentran dentro del orden Hymenoptera, uno de los más diversos del Neotrópico (Fernandez y Sharkey, 2006), por lo que ha sido difícil llegar a una terminología única para el grupo. Dentro de la superfamilia Apoidea, las abejas son las más diversas y presentan estructuras morfológicas y de comportamiento que se asocian con sus diferentes hábitos de forrajeo (Fernandez y Sharkey, 2006; Michener, 2007). Sin embargo, existen recursos en línea que consolidan y organizan la información a lo largo de Hymenoptera como por ejemplo el portal web Hymenoptera Anatomy Ontology (HAO) (Yoder *et al.*, 2010), un recurso web que ofrece una lista con términos y definiciones, cuyo propósito es unificar los términos morfológicos del orden.

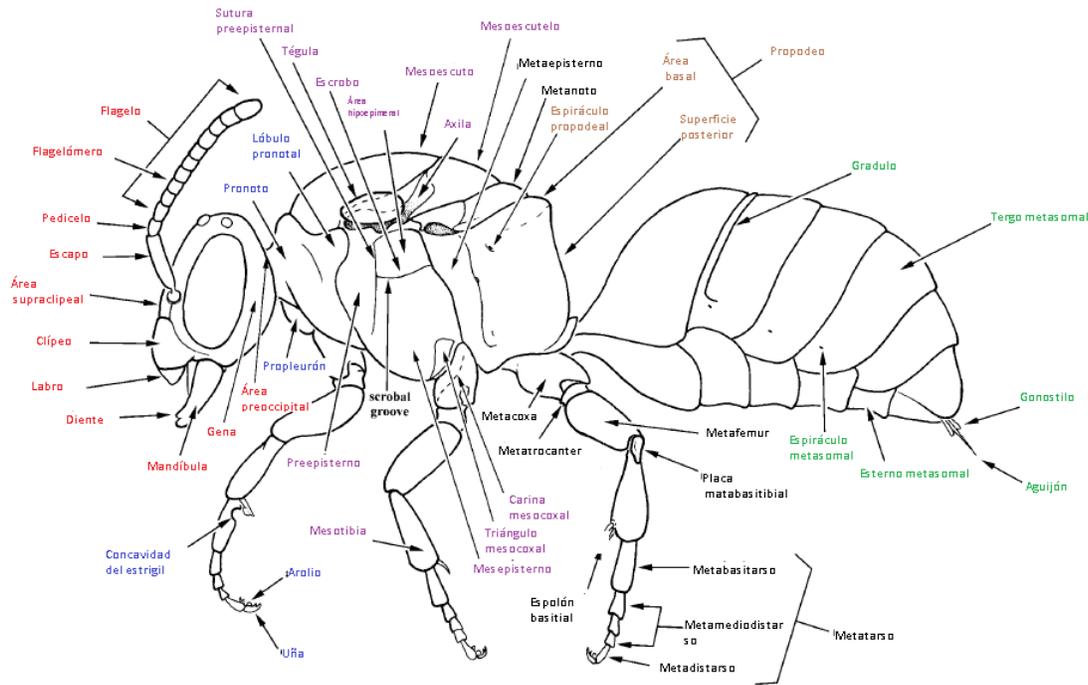


Figura 3-1.: Esquema de la vista lateral de una abeja tomado de (Engel, 2001)

Existen numerosos trabajos acerca de la anatomía interna y externa de abejas (Snodgrass, 1956; Camargo *et al.*, 1967; Engel, 2001; Michener, 2007; Parizotto, 2010; Alvarez, 2015; Porto *et al.*, 2017). Por ejemplo, el esquema **3-1** se referencian las principales partes de la anatomía de una abeja. La combinación de todos los caracteres que se presenta en la imagen no se encuentra presente en ningún individuo (ni vivo, ni fósil) (Engel, 2001). La genitalia se puede observar en otros trabajos (Snodgrass, 1935, 1956; Michener, 2007; Alvarez, 2015).

3.3. Tribu Meliponini

Los meliponinos son una parte importante de la comunidad de abejas tropicales. La tribu tiene 60 géneros con una distribución Pantropical (Rasmussen y Cameron, 2010). Existen en el mundo aproximadamente 600 especies de abejas sin aguijón (Cham *et al.*, 2019). Se

plantea que la tribu surgió hace unos 80 millones de años, luego de Gondwana. Ninguno de los géneros de la tribu se encuentra tanto en África, como en Sur América. De manera, que es probable que el origen de la tribu se date del Cretácico, luego de la aparición del Océano Sur Atlántico (Camargo y Pedro, 1992; Rasmussen y Cameron, 2010). Estas abejas tienen una limitada habilidad para dispersarse, porque su capacidad para establecer colmenas es gradual y su intervalo de vuelo es bajo. Cruzar grandes extensiones de agua se hace difícil para un enjambre y para un individuo reproductivo. Es necesaria más evidencia fósil para analizar otras hipótesis sobre su origen (Rasmussen y Cameron, 2010).

En el Neotrópico hay 33 géneros (Camargo y Pedro, 2007) y se destacan por su papel como polinizadores de plantas silvestres y cultivadas (Nates-Parra *et al.*, 2008; Garibaldi *et al.*, 2013; Vit *et al.*, 2013; Quezada-Euán *et al.*, 2018). La meliponicultura en América Latina tiene su fundamento en el conocimiento indígena, muchas culturas en diferentes países mantienen la cría de abejas sin aguijón con base en ese conocimiento ancestral (Landaverde-Gonzalez *et al.*, 2017; Quezada-Euán *et al.*, 2018; Gonzalez *et al.*, 2018). En Colombia cerca del 24% de las especies se utilizan en meliponicultura. Las abejas más utilizadas por los cultivadores son *Melipona* spp. y *Tetragonisca angustula*, seguidas por *Scaptotrigona* spp. y *Nannotrigona* spp. (Nates-Parra, 2006; Nates-Parra y Rosso-Londoño, 2013; Nates-Parra, 2018).

3.4. Diagnósis del género

Nannotrigona Cockerell, 1922; 9. Especie Tipo: *Melipona testaceicornis* Lepeletier, 1836.

Diagnósis. Las abejas son pequeñas, miden de 3-5mm de largo. Con foveas apresadas en el integumento (prosoma y mesosoma). Margen anterior del mesoescutelo con invaginación media en forma de V o U. Margen posterior del mesoescutelo, con dos ápices laterales, proyectado posteriormente, cubriendo al metanoto medialmente y sobrepasando al propodeo (Cockerell, 1922; Schwarz, 1938; Michener, 2007; Rasmussen y Gonzalez, 2017).

Obrera. Mandíbulas con dos dientes apicales. Área malar corta, flagelo ancho. Mesoescutelo con margen anterior en forma de U. Metatibia de la obrera relativamente ancha y subtriangular, ángulo posterior agudo y pelos simples en el margen externo. Metasoma con TI y TII, brillantes y lisos (Schwarz, 1938).

Macho. Como en la obrera, excepto por la ausencia de corbícula. Pilosidades en el escapo siempre más cortas que en la obrera (Schwarz, 1938).

3.5. Historia taxonómica

El género fue descrito por primera vez como un subgénero de *Trigona* Jurine por Cockerell (1922). En el mismo año se describe a la especie *Trigona (Nannotrigona) testaceicornis tristella* Cockerell, 1922. Sin embargo, antes de la descripción de *Nannotrigona* como subgénero, en 1836, Lepeletier describió dos especies *Melipona testaceicornis* Lepeletier, 1836 y *Melipona minuta* Lepeletier, 1836. Luego de los trabajos de Lepeletier, Cresson (1878) hizo la descripción de *Trigona perilampoides* Cresson, 1878; y Smith, la descripción de dos especies *Trigona punctata* Smith, 1854 y *Trigona mellarius* Smith, 1862. Es en 1901 cuando Friese hace la descripción de *Trigona dutrae* Friese, 1901 y *Trigona schultzei* Friese, 1901. Dieciséis años después de que Cockerell hubiera descrito el género, Schwarz (1938) describe dos especies *Trigona (Nannotrigona) testaceicornis chapadana* Schwarz, 1938 y *Trigona (Nannotrigona) testaceicornis melanocera*. En este trabajo de Meliponidae del Neotrópico Schwarz (1938) presenta notas comparativas y claves para algunas especies.

Todas las determinaciones taxonómicas previas al trabajo de Rasmussen y González en 2017 se habían realizado con base en descripciones originales de las especies (Lepeletier, 1836; Smith, 1862; Cresson, 1878; Friese, 1901; Cockerell, 1922) y las notas comparativas de (Schwarz, 1938). Una sinopsis para meliponinos de México incluye notas acerca de *N. perilampodes* (Ayala, 1999). Hasta el momento no se ha hecho ninguna revisión del género. En el 2017, se formuló la primera clave para el Neotrópico (Rasmussen y Gonzalez, 2017).

Nannotrigona Cockerell, (1922).

Ejemplar tipo: *Melipona testaceicornis* Lepeletier, 1836 por designación original. *Trigona Nannotrigona* Cockerell, (1922).

Nannotrigona camargoi Rasmussen y González, 2017

[Holotipo: SM0158950 KUNHM-ENT. Ecuador: Pichincha, San Miguel de los Bancos]

Examinado.

Nannotrigona chapadana (Schwarz, 1938).

Trigona (Nannotrigona) testaceicornis chapadana Schwarz, 1938: 487.

[Holotipo: ubicación desconocida. Sant'Anna da Chapada, cerca a Cuyabá, Mato Grosso, Brasil]. Dec., Jan., Feb., H. H. Smith leg.

No examinado.

Nannotrigona dutrae (Friese, 1901)

Trigona dutrae Friese, 1901: 267.

[Sintipo ZMB, obrera.

Localidad tipo: Pará, Brasil, IX.1900, Ducke leg.

Designación subsecuente: Rasmussen y Gonzalez, 2017: 196. The neotropical stingless bee genus *Nannotrigona* Cockerell (Hymenoptera: Apidae: Meliponini): An illustrated key, notes on the types, and designation of lectotypes.[Designación de Lectotipo]

[Lectotipo: ZMHB; obrera, Pará, Brasil]

Examinado por fotografía.

Nannotrigona melanocera (Schwarz, 1938)

Trigona (Nannotrigona) testaceicornis melanocera Schwarz, 1938: 485.

[Holotipo: ANSP obrera, paratipo USNM obrera, Paratipo AMNH obrera, paratipo ANSP obrera].

Localidad tipo: Santa Elena, VIII.1921-1922, Bolivia, W. M. Mann leg., Expedición Biológica Mulford.

Examinado por fotografía.

Nannotrigona mellaria (Smith, 1862)

Trigona mellarius Smith, 1862: 42. [Holotipo: BMNH 17B 1089]

Localidad tipo: Panama, R. W. Stretch leg.

Designación subsecuente: Rasmussen y Gonzalez, 2017: 203. The neotropical stingless bee genus *Nannotrigona* Cockerell (Hymenoptera: Apidae: Meliponini): An illustrated key, notes on the types, and designation of lectotypes.[Designación de Lectotipo] [Lectotipo: BMNH; obrera, Panama]

No examinado.

Nannotrigona minuta (Lepeletier, 1836)

Melipona minuta Lepeletier, 1836: 427. [Holotipo: MZUT, obrera]

Localidad desconocida.

La descripción original en francés dice: "Noire: face antérieure des antennes testacée, ainsi que la base des mandibules. Tarses testacés. Bord inférieur des segmens de l'abdomen pâle. Ailes assez transparentes; une assez grande tache brune sur une partie des cellules cubitales et discoïdales. Worker. Plus petite que toutes les précédentes". [Negra: parte frontal de la antena, testacea, igual que la base de la mandíbula. Tarso testáceo. Borde inferior de los segmentos del abdomen pálido. Alas transparentes; con mancha marrón en la porción de la célula cubital y discoidal. Obrera. Más pequeña que las demás] (Lepeletier, 1836).

La identidad de *N. minuta* es dudosa. La descripción se aplica en parte para *N. testaceicornis* (Lepeletier, 1836). Moure interpretó la especie con base en especímenes provenientes de Pará (Camargo y Pedro, 2007). En el presente trabajo no se encontró material de referencia de esta especie en ninguna colecciones que se visitaron. El MZUT no tiene material tipo. Se

desconoce el sitio dónde está el ejemplar tipo actualmente.

Nannotrigona perilampoides (Cresson, 1878)

Trigona perilampoides Cresson, 1878; 181.

[Holotipo: desconocido, Sintipo ANSP 2175]

Localidad tipo: Mexico

Designación subsecuente: Rasmussen y Gonzalez, 2017: 213. The neotropical stingless bee genus *Nannotrigona* Cockerell (Hymenoptera: Apidae: Meliponini): An illustrated key, notes on the types, and designation of lectotypes. Designación de Lectotipo. Lectotipo: ANSP 2175; obrera

No examinado.

Nannotrigona punctata (Smith, 1854)

Trigona punctata Smith, 1854; 409

Designación subsecuente: Rasmussen y Gonzalez, 2017: 214. The neotropical stingless bee genus *Nannotrigona* Cockerell (Hymenoptera: Apidae: Meliponini): An illustrated key, notes on the types, and designation of lectotypes. Designación de Lectotipo.

Holotipo: BMNH 17B 1090, obrera

Localidad tipo: Pará, Brasil.

Lectotipo: BMNH, obrera, Pará, Brasil

Examinado por fotografías

Nannotrigona schultzei (Friese, 1901)

Trigona schultzei Friese, 1901: 266.

Designación subsecuente: Rasmussen y Gonzalez, 2017: 200. The neotropical stingless bee genus *Nannotrigona* Cockerell (Hymenoptera: Apidae: Meliponini): An illustrated key, notes on the types, and designation of lectotypes.

Designación de Lectotipo Lectotipo: ZMHB; obrera Localidad tipo: Pará, Brasil. IX.1900, Ducke leg.

Examinado por fotografías.

Nannotrigona testaceicornis (Lepeletier, 1836)

Melipona geniculata Illiger, K. (1806). (nom. nud.).

Melipona testaceicornis Lepeletier, 1836: 429

Designación subsecuente: Rasmussen y Gonzalez, 2017: 215. The neotropical stingless bee genus *Nannotrigona* Cockerell (Hymenoptera: Apidae: Meliponini): An illustrated key, notes on the types, and designation of lectotypes. Designación de Lectotipo

Lectotipo: MHNP; obrera

Localidad tipo: Brasil. Sud de la Capt. de Goyaz. Goiás, Brasil

Examinado por fotografía.

Nannotrigona tristella Cockerell, 1922

Nannotrigona testaceicornis tristella Cockerell, 1922: 10.

[Holotipo: USNM 24878, obrera]

Localidad tipo: Lagunita de Aroa, Venezuela].

Examinado por fotografía.

3.6. Sistemática y filogenia

La clasificación de las abejas sin aguijón ha cambiado a lo largo del tiempo y los diferentes autores. Schwarz (1938) reconoció tres géneros dentro de la familia Meliponidae: *Lestrimelitta* Friese, *Melipona* Illiger y *Trigona* Jurine. Este último género tenía 18 subgéneros, incluyendo *Nannotrigona* (Schwarz, 1938). Moure reconoció 23 géneros del Viejo Mundo (Moure, 1961) y en posteriormente elevó todos los subgéneros del Nuevo Mundo a la categoría de género, incluyendo a *Nannotrigona* (Moure, 1971).

Michener en 1990 realizó un análisis filogenético con 25 caracteres morfológicos para los géneros de la tribu. En este trabajo propuso a *Nannotrigona* como grupo hermano de *Scaptotrigona* Moure por una sinaporfia, la fóvea en forma de U o V en el margen anterior del mesoescutelo (Michener, 1989). Posteriormente, otros análisis ubicaron a *Nannotrigona* en el clado de *Paratrigona* Schwarz y *Aparatrigona* Moure; mientras que *Scaptotrigona* se ubicó en el mismo clado que *Melliwillea* Roubik (Roubik *et al.*, 1997).

Luego, análisis filogenéticos con cinco genes concatenados (16S, 28S, Opsin, EF-1a y ArgK) ubicaron a *Nannotrigona* como grupo hermano del clado *Mourella* Schwarz -*Schwarziana* Moure (Rasmussen y Cameron, 2007). El clado que contiene a *Nannotrigona* - *Mourella* - *Schwarziana* se ubica tentativamente como el grupo hermano del clado que contiene a *Plebeia* Schwarz, *Friesella* Moure y *Lestrimelitta* Friese (Rasmussen y Cameron, 2007).

Las relaciones entre los géneros de la tribu Meliponini han sido objeto de varios estudios, mientras que las relaciones entre las especies de muchos géneros todavía se desconocen. Se conocen las propuestas filogenéticas para cuatro géneros: *Geotrigona* Moure (Camargo y Moure, 1996), *Oxytrigona* Cockerell (Gonzalez, 2008), *Partamona* Schwarz (Camargo, 2003) y *Ptilotrigona* Moure (Camargo, 2004).

Para *Nannotrigona* no se ha hecho un estudio de su filogenia. Rasmussen y Gonzalez (2017) proponen tres grupos. El primero es el grupo *dutrae* que contiene a las especies *N. dutrae* y *N. shultzei* y se caracteriza por el integumento liso y brillante. Proponen que este es el grupo hermano de los otros dos grupos. Los otros dos grupos presentan fóveas y punturaciones

fuertes en el integumento. El segundo es el grupo testaceicornis (*N. testaceicornis*, *N. punctata*, *N. perilampoides* y *N. camargoi*), que presenta pilosidades cortas en el margen interno del escapo. El tercero es el grupo mellaria (*N. mellaria*, *N. melanocera*, *N. chapadana* y *N. tristella*), que presenta pilosidades largas en el margen interno del escapo.

3.7. Distribución

El género se distribuye principalmente en el Neotrópico. Sin embargo, tiene registros en la región Neártica: México (Chihuahua, Guerrero, Sinaloa, Sonora) (Ayala, 1999; Camargo y Pedro, 2007). Su distribución en el Neotrópico llega hasta Argentina y Paraguay (Misiones) (Ayala, 1999; Camargo y Pedro, 2007; Rasmussen y Gonzalez, 2017; Alvarez *et al.*, 2016; Alvarez y Lucia, 2018). Para Colombia, hay una discrepancia con el número de especies que se reportan. Los trabajos en taxonomía reportan una sola especie (*N. mellaria*) (Camargo y Pedro, 2007; Rasmussen y Gonzalez, 2017); los trabajos de diversidad y conservación de especies; reportan la presencia de más especies en el país: *N. testaceicornis*, *N. tristella* y *N. shultzei* (Smith-Pardo, 2003; Velez y Smith-Pardo, 2008; Nates-Parra, 2006; Nates-Parra y Rosso-Londoño, 2013).

3.8. Aspectos biológicos

3.8.1. Hábitos de nidificación

Los nidos de este género tienen una organización similar a los nidos de las otras abejas de la tribu meliponini (Wille y Michener, 1973; Roubik, 1989b; Nates-Parra, 2006), como se observa en el esquema **3-2**. El género presenta un tubo de entrada hecho en cera con una longitud visible que varía entre los 5 cm y los 20 cm; y más de 2 cm de diámetro, con varias guardianas que se ubican en el margen interno de esta (Villa y Vergara, 1982; Nates-Parra y Cepeda, 1983; Michener, 2007). Algunas especies como *N. mellaria* presentan nidos hechos dentro de hormigueros o compartiendo una cavidad (Sakagami *et al.*, 1989; Roubik, 1989b).

Nidifican en cavidades de troncos y árboles vivos, muros y con frecuencia en troncos de guadua, o troncos muertos de cachipay (Wille y Michener, 1973; Roubik, 1989b; Michener, 2007; Nates-Parra, 2006). Tiene una preferencia por las áreas urbanas y de alto impacto antrópico, incluso cementerios (Nates-parra *et al.*, 2006; Nates-Parra *et al.*, 2006a). Algunos estudios presentan la distribución de nidos de *Nannotrigona* en campus universitarios como la Universidad del Cauca (Martínez-López *et al.*, 2017) y la Universidad Nacional de Colombia sede Medellín (Castañeda *et al.*, 2019).

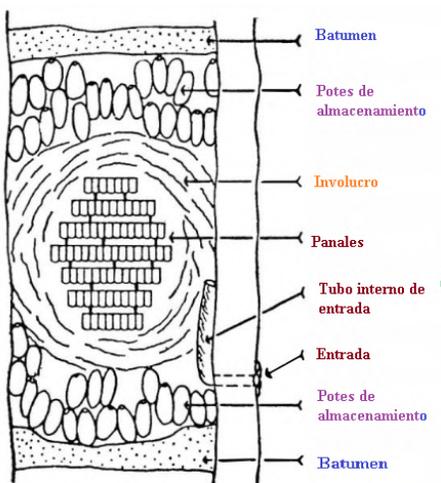


Figura 3-2.: Organización interna de un nido de la tribu meliponini

En la literatura solamente se encuentran descripciones de nidos para tres de las diez especies reportadas: *N. mellaria* (Villa y Vergara, 1982; Roubik, 1992), *N. perilampoides* (Wille y Michener, 1973; Roubik, 1992) y *N. tristella* (Salt, 1929).

3.8.2. Hábitos de forrajeo

Se conocen los hábitos de forrajeo para *N. perilampoides* en invernaderos de tomate. Las obreras colectan suministros de agua en condiciones de temperaturas muy elevadas y la emplean como un método para regular la temperatura de la colonia (Palma *et al.*, 2008). Las obreras tienen actividad máxima de recolección de polen en las horas del mediodía sobre todo entre las 11:00 am y las 12:00 m, cuando las condiciones de humedad y temperatura hacen más factible la toma de polen (Cauich *et al.*, 2004a).

Según Roubik (1989), las obreras pueden cambiar el recurso que van a colectar, dependiendo de las necesidades de la colonia por ello, en altas temperaturas, la toma de polen disminuye, ya que las forrajeras prefieren recolectar agua en lugar de polen. Cauich *et al.* (2004a) observó en nidos mantenidos en invernaderos que las obreras abren el tubo de entrada alrededor de las 8:00 am, cuando la temperatura de los invernaderos alcanza los 28°C.

3.8.3. Polinización

Este género es utilizado por meliponicultores como polinizador de diversos frutales y cultivos especialmente en invernaderos (Slaa *et al.*, 2000), el uso de abejas sin aguijón en polinización es ampliamente difundido en el Neotrópico (Sommeijer *et al.*, 1983; Heard, 1999; Aguilar y Smith-Pardo, 2009; Vit *et al.*, 2013; Garibaldi *et al.*, 2016).

Se encontró que *N. testaceicornis*, es un polinizador exitoso para pepino (*Cucumis sativus*) (Dos Santos *et al.*, 2008) y para fresa (*Fragaria x ananassa*) (Roselino *et al.*, 2009) en Brasil. También fue un efectivo polinizador de *Salvia farinacea* en invernaderos de Costa Rica (Slaa *et al.*, 2000). *N. perilampoides* es un polinizador eficiente para cultivos de tomate y de chile habanero (Cauich *et al.*, 2004a, 2006; Greenleaf y Kremen, 2006; Palma *et al.*, 2008; Fonseca *et al.*, 2017). Se importó a Japón para polinización de fresa (Maeta y Suzuki, 1992). En Colombia el género se reportó en varios agroecosistemas de café en Antioquia (Jaramillo, 2012).

Además, este género tiene la capacidad de hacer vibrar los músculos indirectos del vuelo para transmitir ese movimiento (sonicación) a las anteras de las especies vegetales que tienen anteras porícidas (Solanáceas, Melastomatáceas, principalmente). De esta manera el polen es expulsado de la antera y recogido por las abejas (Cauich *et al.*, 2004a, 2006; Dos Santos *et al.*, 2008; Roselino *et al.*, 2009).

3.8.4. Comportamiento Defensivo

Este género se presenta tímido e inofensivo, pero ante el ataque de otras abejas como *Apis mellifera*, logra dejar inmóviles a las obreras asiéndose de las alas de las atacantes. Las guardianas cierran la entrada del tubo con cera ante los disturbios presentados, principalmente, en la noche o ante inclemencias climáticas (Nates-Parra y Cepeda, 1983).

3.8.5. Enemigos Naturales

Sus enemigos naturales son las *Lestrimelitta* (Apidae: Meliponini). Estas abejas no forrajean, sino que van a los nidos de otros meliponinos a robar miel y polen. Se distinguen por la ausencia de corbícula y estructuras para el transporte de polen, el cual transportan en el buche melario (Wille y Michener, 1973).

Las guardianas usualmente impiden la entrada de abejas que no pertenezcan a la colonia, mediante el reconocimiento del aroma específico de cada colonia, pero las ladronas secretan citral de sus glándulas mandibulares y con este aroma *Lestrimelitta* suprime el aroma específico de la colonia a la que atacan, de manera que obligan su entrada al nido y esparcen su aroma.

Cuando la colonia atacada no puede percibir su propia esencia, *Lestrimelitta* puede entrar y salir. Al mismo tiempo, el aroma del citral que secretaron guía a las otras ladronas a ubicar el objetivo (Wille, 1983).

Lestrimelitta en raras ocasiones elimina a toda la colonia, o mata a la reina, por lo general regresa varias veces para abastecerse. Aunque muchas colonias de meliponinos sufren el ataque de esta abeja ladrona, las colonias de *Nannotrigona* están entre sus preferidas, porque estas colonias presentan un comportamiento de defensa de tipo preventivo, incapaz de responder una vez las ladronas han entrado al nido (Roubik, 1989a).

La estrategia de las ladronas consiste en emplear sus glándulas mandibulares para secretar citral. Las guardianas impiden la entrada de abejas que no pertenezcan a la colonia, mediante el reconocimiento del aroma específico de cada colonia (Chmidta *et al.*, 2005). Con el aroma a citral, las *Lestrimelitta* suprimen el aroma específico de la colonia a la que atacan, de manera que fuerzan su entrada al nido y logran esparcir su aroma. Una vez que la colonia atacada pierde la habilidad de percibir su propia esencia, las *Lestrimelitta* pueden entrar y salir sin problema. Al mismo tiempo, el aroma del citral secretado inicialmente guía a las otras ladronas a ubicar el objetivo (Wille, 1983).

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Evaluación de caracteres para determinación de especies presentes en Colombia

4.1.1. Evaluación de caracteres

Se realizó un análisis de 31 caracteres discretos que se presentan en la tabla 5-1, los caracteres continuos se transformaron en proporciones siguiendo varios de los trabajos de la tribu Meliponini (Camargo y Moure, 1996; Nates-Parra *et al.*, 1994; Melo, 2003; Camargo, 2003, 2004; Michener, 2007; Gonzalez y Sepúlveda, 2007; Gonzalez, 2008; Gonzalez y Griswold, 2011; Gonzalez y Engel, 2012; Alvarez *et al.*, 2016; Rasmussen y Gonzalez, 2017; Nogueira *et al.*, 2017; Alvarez y Lucia, 2018). El análisis fue muy sencillo. Se asignó un estado de carácter a cada especie ya determinada y a cada morfotipo y posteriormente se realizó un análisis de cluster con distancias euclidianas en el programa Past 3.25. Siendo cada una de las líneas que se formen en el análisis, una posible especie.

| No. de carácter | Carácter | Estados de carácter | Referencias |
|-----------------|--|--|------------------------------|
| D1 | Carácter | Estados de carácter | (Schwarz, 1938) |
| D2 | Escapo: color | Ferrugíneo: 1; Negro: 2; Marrón: 3 | (Schwarz, 1938) |
| D3 | Flagelo: color | Ferrugíneo: 1; Negro: 2; Marrón: 3 | (Rasmussen y Gonzalez, 2017) |
| D4 | Pilosidades en el margen del escapo: longitud (proporción) | Menor que el ancho escapo: 1; igual al ancho del escapo: 2; mayor al ancho del escapo: 3; sin pilosidades: 4 | Presente trabajo |
| D5 | Pilosidades en el margen del : forma | Erectas: 1; curvas: 2; sin pilosidades: 3 | (Rasmussen y Gonzalez, 2017) |

Sigue en la página siguiente.

| No. de carácter | Carácter | Estados de carácter | Referencias |
|-----------------|--|--|---|
| D6 | Clípeo: punturaciones | Micropunturaciones:1; macropunturaciones: 2 | Presente trabajo |
| D7 | Sutura epistomal: forma | Convexa: 1 | (Rasmussen y Gonzalez, 2017) |
| D8 | Área frontal: fóveas: disposición | Esparcidas: 1; dispersas: 2 | (Rasmussen y Gonzalez, 2017) |
| D9 | Ocelo lateral: fóveas: disposición | Esparcidas: 1; dispersas: 2 | Presente trabajo |
| D10 | Ojo compuesto: dirección | Convergentes: 1; paralelos: 1 | Presente trabajo |
| D11 | Emarginación posterior del mesoescutelo: ancho* | Menor que el ancho de la axila: 1; igual al ancho la axila: 2; mayor al ancho de la axila: 3 | (Rasmussen y Gonzalez, 2017) |
| D12 | Emarginación posterior del mesoescutelo: profundidad | menor a F3: 1; igual a F3: 2; mayora F3: 3 | (Schwarz, 1938; Rasmussen y Gonzalez, 2017) |
| D13 | Integumento: textura | Microreticulado: 1; macroreticulado: 2 | (Micher, 1990; Camargo y Roubik, 2005) |
| D14 | Metatibia: margen posterodistal ápice | Agudo: 1 ; Obtuso: 2 | (Micher, 1990; Camargo y Roubik, 2005) |
| D16 | Metabasitarso: margen distal | Protuberancia media: 1 | (Rasmussen y Gonzalez, 2017) |
| D17 | Lóbulo pronotal : proyección apical | Conspicua: 1; Inconspicua: 2 | Presente trabajo |
| D18 | Mesoescutelo: fovea anterior | en forma de V: 1; en forma de U; 2* | (Rasmussen y Gonzalez, 2017) |
| D19 | Propodeo: carinas | fuertes: 1; leves: 2 | (Rasmussen y Gonzalez, 2017) |
| D20 | Proporción mesoescutelo (ancho/ largo) | más ancho que largo: 1; igual de ancho que largo: 2; menos ancho que largo: 3 | (Rasmussen y Gonzalez, 2017) |
| D21 | Área paraocular: pilosidades | sin pilosidades: 1; con pilosidades: 2 | (Rasmussen y Gonzalez, 2017) |

Sigue en la página siguiente.

| No. de carácter | Carácter | Estados de carácter | Referencias |
|-----------------|---|---|---|
| D22 | Proporción mesoescutelo (ancho/ largo) | más ancho que largo: 1; igual de ancho que largo: 2; menos ancho que largo: 3 | (Rasmussen y Gonzalez, 2017) |
| D23 | Longitud de pelos del vertex comparados con el DO | Mayor OD: 1; menor OD: 2; igual OD: 3 | Presente trabajo |
| D24 | Pilosidades en el escutelo distales (con respecto DO) | Mayor OD: 1; menor OD: 2; igual OD: 3 | Presente trabajo |
| D25 | TI-TIII: integumento: textura | teselado: 1; opaco: 2 | (Rasmussen y Gonzalez, 2017) |
| D26 | TI-TIII: pilosidad: color | amarillo: 1; blanco: 2 | (Rasmussen y Gonzalez, 2017) |
| D27 | Membrana alar: color | negra: 1; ferruginea: 2; marrón: 3; hialina: 4 | (Schwarz, 1938; Rasmussen y Gonzalez, 2017) |
| D28 | Mesosoma: foveas: tamaño | entre 0.4xOD hasta 1.4 xOD:1 1xOD | Presente trabajo |
| D29 | Longitud de las pilosidades en el margen posterior del mesoescutelo | Mayor OD: 1; menor OD: 2; igual OD: 3 | presente trabajo |
| D30 | Venación: color. | negra: 1; ferruginea: 2; marrón: 3 | (Schwarz, 1938; Rasmussen y Gonzalez, 2017) |
| D31 | Mesepisterno: carenas | sin carina: 1; con carina: 2 | (Rasmussen y Gonzalez, 2017) |
| D32 | Pteroestigma: color | negro: 1; marrón: 2 | (Schwarz, 1938; Rasmussen y Gonzalez, 2017) |

Tabla 4-1.: Caracteres discretos que se evaluaron para la determinación de las especies.

4.2. Elaboración de clave y sinopsis para Colombia

4.2.1. Material entomológico y determinación de los especímenes

Se visitaron 12 colecciones entomológicas **Tabla 4-2**. Vía correo electrónico se solicitaron fotos de los tipos a varias colecciones (marcadas con asterisco). Para realizar la sinopsis se siguió la propuesta para hacer estudios taxonómicos de Bolton (2007). Para la posterior asignación de identidad taxonómica se siguieron las descripciones originales para todas las especies (Lepeletier, 1836; Smith, 1862; Cresson, 1878; Friese, 1901; Cockerell, 1922; Schwarz, 1938; Ayala, 1999), la clave propuesta para el género (Rasmussen y Gonzalez, 2017) y los caracteres que resultaron después de la evaluación. Luego de establecer las hipótesis de especies, en cada colección se determinaron las especies conocidas del género y se dejaron números para las posibles nuevas especies.

Se realizaron las diagnós y descripciones de las especies nuevas. Sin embargo, se utiliza el término ‘tórulo’ en lugar de ‘alveólo antenal’ porque el primero es más conocido en el orden Hymenoptera (Fernandez y Sharkey, 2006). Se extrajo la genitalia y con ayuda de un microscopio de cámara lúcida, se realizaron los dibujos de los esternos V al VIII. La morfología sigue a Engel (2001). Los términos para la genitalia siguen la propuesta de Michener (2007) y de Alvarez (2015).

Las medidas y observaciones se realizaron en estereoscopio Nikon con micrómetro ocular en estereomicroscopio Olympus SZX-12 y Leica MZ6. Las fotografías se tomaron con cámara digital Canon 7D sujeta a lentes microscópicos Infinity K-2, y se ensamblaron utilizando el software Zerene Stacker v1.04. También se utilizó el estereomicroscopio Leica M205A, junto con el programa LASVA 4.12 que se encuentra en el Laboratorio de Tejidos Vegetales del Departamento de Biología (Facultad Ciencias) de la Universidad Nacional de Colombia. Finalmente, se hizo un montaje digital de la escala con el programa PhotoScan 3.7 (para poder poner la escala, se tuvieron en cuenta tanto las medidas del ejemplar, como las medidas que hizo el programa de la fotografía).

4.2.2. Diagnós y descripción de especies

Para realizar las diagnós, la descripción de especies y la clave taxonómica para las especies presentes en el país se tomaron medidas según las metodologías que se han propuesto en algunos trabajos para la subfamilia Apinae (Camargo y Moure, 1996; Nates-Parra *et al.*, 1994; Melo, 2003; Camargo, 2003, 2004; Michener, 2007; Gonzalez y Sepúlveda, 2007; Gonzalez, 2008; Gonzalez y Griswold, 2011; Gonzalez y Engel, 2012; Alvarez *et al.*, 2016; Vivallo y Vélez, 2016; Melo, 2015; Rasmussen y Gonzalez, 2017; Nogueira *et al.*, 2017; Alvarez y Lucia, 2018).

| Acrónimo | Nombre de la Colección |
|----------|---|
| CEO | Colección Entomológica de la Orinoquía, Arauca, Arauca, Colombia. (Néstor Fernando Pérez Buitrago). |
| CTNI | Colección Taxonómica Nacional de Insectos Luis María Murillo, Mosquera, Cundinamarca. (Valentina Vergara) |
| IAvH-E | Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Villa de Leyva, Boyacá. (Claudia Alejandra Medina). |
| ICN-MHN | Instituto de Ciencias Naturales Zoología. Bogotá, D.C. (Fernando Fernandez). |
| LABUN | Laboratorio de Investigación en abejas de la Universidad Nacional. Bogotá, D.C. (Rodulfo Ospina). |
| MEFLG | Museo Entomológico Francisco Luis Gallego. Medellín, Antioquia. (Sandra Uribe). |
| MEMTO | Museo Entomológico Universidad del Tolima, Ibagué, Colombia. |
| MEPB | Museo Entomológico Piedras Blancas. Medellín, Antioquia. (José Jaime Díaz). |
| MEUQ | Museo Entomológico Universidad del Quindío, Armenia, Quindío. (Andrea Lorena García) |
| MHN | Museo Historia Natural del Perú, Lima, Perú |
| MNHP* | Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, Francia (Claire Villemant) |
| SEMC | Snow Entomological Collection, Division of Entomology, University of Kansas Natural History Museum, Lawrence, Kansas, USA (Michael S. Engel). |
| UNAB | Museo Entomológico Facultad de Agronomía. Bogotá, D.C. (Francisco Javier Serna). |
| USNM* | USA, Washington D.C., National Museum of Natural History (B. Harris) |
| ZMHB* | Germany, Berlin, Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität (F. Koch) |

Tabla 4-2.: Lista de colecciones biológicas en las cuales se revisó material de *Nannotrigona*.

*Colecciones que enviaron fotografías de los Tipos.

A continuación, se presentan los caracteres que se observaron en cada tagma. En la Figura 4-1 se observan las medidas del prosoma que se utilizaron para realizar las diagnósis de todas las especies y las descripciones de las especies nuevas.

Prosoma

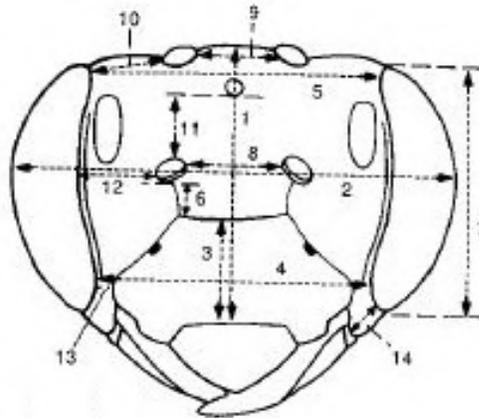


Figura 4-1.: Diagrama en vista frontal de las medidas de la cabeza. (Michener, 2007)

1. Longitud de la cabeza (Michener, 2007).
2. Ancho de la cabeza (Michener, 2007).
3. Longitud del clipeo (Michener, 2007).
4. Distancia interocular más baja (Michener, 2007).
5. Distancia interocular superior (Michener, 2007).
6. Distancia clipeo torular (o longitud de la sutura subantenal) (Michener, 2007).
7. Longitud del ojo compuesto (Michener, 2007).
8. Distancia intertorular (Michener, 2007).
9. Distancia interocelar (Michener, 2007).
10. Distancia ocelo ocular (Michener, 2007).
11. Distancia torulo ocelar (Michener, 2007).

12. Distancia torulo ocular (Michener, 2007).
13. Distancia clípeo ocular (Michener, 2007).
14. Longitud de área malar (Michener, 2007).
15. Longitud total aproximada (Michener, 2007).
16. Proporción de la cabeza (ancho- largo) (Camargo y Moure, 1996; Nates-Parra *et al.*, 1994; Melo, 2003; Camargo, 2003, 2004; Gonzalez y Sepúlveda, 2007; Gonzalez, 2008; Gonzalez y Griswold, 2011; Gonzalez y Engel, 2012; Alvarez *et al.*, 2016; Rasmussen y Gonzalez, 2017; Nogueira *et al.*, 2017; Alvarez y Lucia, 2018).
17. Diámetro del F3 (Camargo y Moure, 1996; Nates-Parra *et al.*, 1994; Melo, 2003; Camargo, 2003, 2004; Gonzalez y Sepúlveda, 2007; Gonzalez, 2008; Gonzalez y Griswold, 2011; Gonzalez y Engel, 2012; Alvarez *et al.*, 2016; Rasmussen y Gonzalez, 2017; Nogueira *et al.*, 2017; Alvarez y Lucia, 2018).
18. DO (Camargo y Moure, 1996; Nates-Parra *et al.*, 1994; Melo, 2003; Camargo, 2003, 2004; Michener, 2007; Gonzalez y Sepúlveda, 2007; Gonzalez, 2008; Gonzalez y Griswold, 2011; Gonzalez y Engel, 2012; Alvarez *et al.*, 2016; Vivallo y Vélez, 2016; Rasmussen y Gonzalez, 2017; Nogueira *et al.*, 2017; Alvarez y Lucia, 2018).
19. Diámetro del escapo (Camargo y Moure, 1996; Nates-Parra *et al.*, 1994; Melo, 2003; Camargo, 2003, 2004; Michener, 2007; Gonzalez y Sepúlveda, 2007; Gonzalez, 2008; Gonzalez y Griswold, 2011; Gonzalez y Engel, 2012; Alvarez *et al.*, 2016; Vivallo y Vélez, 2016; Rasmussen y Gonzalez, 2017; Nogueira *et al.*, 2017; Alvarez y Lucia, 2018).
20. Área malar- diámetro F3 (Camargo y Moure, 1996; Nates-Parra *et al.*, 1994; Melo, 2003; Camargo, 2003, 2004; Gonzalez y Sepúlveda, 2007; Gonzalez, 2008; Gonzalez y Griswold, 2011; Gonzalez y Engel, 2012; Alvarez *et al.*, 2016; Rasmussen y Gonzalez, 2017; Nogueira *et al.*, 2017; Alvarez y Lucia, 2018).
21. Fóveas o punturaciones en el clípeo (Camargo y Moure, 1996; Nates-Parra *et al.*, 1994; Melo, 2003; Camargo, 2003, 2004; Gonzalez y Sepúlveda, 2007; Gonzalez, 2008; Gonzalez y Griswold, 2011; Gonzalez y Engel, 2012; Alvarez *et al.*, 2016; Rasmussen y Gonzalez, 2017; Nogueira *et al.*, 2017; Alvarez y Lucia, 2018).
22. Longitud de las setas en el margen del escapo (Rasmussen y Gonzalez, 2017).
23. Foveas en el área frontal (Rasmussen y Gonzalez, 2017).
24. Fóveas junto al ocelo lateral (Rasmussen y Gonzalez, 2017).
25. Longitud de pelos del vértex comparados con el DO (Presente trabajo).

Mesosoma

La distancia intertegular se midió desde la distancia más corta del margen interno de la tégula. El ancho del mesoescutelo se midió como la distancia más amplia entre los márgenes laterales. La profundidad de la emarginación posterior del mesoescutelo se midió como la distancia entre el ápice de los dientes sobre la longitud de la línea media imaginaria entre el margen posterior y el ápice de los dientes. La longitud del ala anterior se midió desde el margen posterior de la tégula hasta el ápice del ala.

1. Longitud del ala anterior (Camargo y Moure, 1996; Nates-Parra *et al.*, 1994; Melo, 2003; Camargo, 2003, 2004; Michener, 2007; Gonzalez y Sepúlveda, 2007; Gonzalez, 2008; Gonzalez y Griswold, 2011; Gonzalez y Engel, 2012; Alvarez *et al.*, 2016; Vivallo y Vélez, 2016; Rasmussen y Gonzalez, 2017; Nogueira *et al.*, 2017; Alvarez y Lucia, 2018).
2. Textura del Integumento (Rasmussen y Gonzalez, 2017).
3. Distancia intertegular (Camargo y Moure, 1996; Nates-Parra *et al.*, 1994; Melo, 2003; Camargo, 2003, 2004; Gonzalez y Sepúlveda, 2007; Gonzalez, 2008; Gonzalez y Griswold, 2011; Gonzalez y Engel, 2012; Alvarez *et al.*, 2016; Rasmussen y Gonzalez, 2017; Nogueira *et al.*, 2017; Alvarez y Lucia, 2018).
4. Margen del basitarso posterior (Camargo y Moure, 1996; Nates-Parra *et al.*, 1994; Melo, 2003; Camargo, 2003, 2004; Camargo y Roubik, 2005; Gonzalez y Sepúlveda, 2007; Gonzalez, 2008; Gonzalez y Griswold, 2011; Gonzalez y Engel, 2012; Alvarez *et al.*, 2016; Rasmussen y Gonzalez, 2017; Nogueira *et al.*, 2017; Alvarez y Lucia, 2018).
5. Color de la venación y el pteroestigma (Camargo y Moure, 1996; Nates-Parra *et al.*, 1994; Melo, 2003; Camargo, 2003, 2004; Camargo y Roubik, 2005; Gonzalez y Sepúlveda, 2007; Gonzalez, 2008; Gonzalez y Griswold, 2011; Gonzalez y Engel, 2012; Alvarez *et al.*, 2016; Vivallo y Vélez, 2016; Rasmussen y Gonzalez, 2017; Nogueira *et al.*, 2017; Alvarez y Lucia, 2018).
6. Integumento (Camargo y Moure, 1996; Nates-Parra *et al.*, 1994; Melo, 2003; Camargo, 2003, 2004; Gonzalez y Sepúlveda, 2007; Gonzalez, 2008; Gonzalez y Griswold, 2011; Gonzalez y Engel, 2012; Alvarez *et al.*, 2016; Rasmussen y Gonzalez, 2017; Nogueira *et al.*, 2017; Alvarez y Lucia, 2018).
7. Membrana alar (Camargo y Moure, 1996; Nates-Parra *et al.*, 1994; Melo, 2003; Camargo, 2003, 2004; Gonzalez y Sepúlveda, 2007; Gonzalez, 2008; Gonzalez y Griswold, 2011; Gonzalez y Engel, 2012; Alvarez *et al.*, 2016; Rasmussen y Gonzalez, 2017; Nogueira *et al.*, 2017; Alvarez y Lucia, 2018).

8. Lóbulo pronotal (Camargo y Pedro, 2007; Camargo y Roubik, 2005; Rasmussen y Gonzalez, 2017).
9. Punturaciones, fóveas (Rasmussen y Gonzalez, 2017).
10. Fovea anterior del mesoescutelo (Camargo y Pedro, 2007; Michener, 2007, 1989; Camargo y Roubik, 2005; Rasmussen y Gonzalez, 2017).
11. Omaulus (Camargo y Pedro, 2007; Camargo y Roubik, 2005; Rasmussen y Gonzalez, 2017).
12. Profundidad de la emarginación posterior del mesoescutelo con respecto a F3 (Rasmussen y Gonzalez, 2017).
13. Ancho de la emarginación posterior del mesoescutelo (Presente trabajo).
14. Forma de los ápices del mesoescutelo (Presente trabajo).

Metasoma

1. Textura del integumento TI-TIII (Melo, 2003, 2015; Gonzalez y Griswold, 2011; Alvarez *et al.*, 2016; Rasmussen y Gonzalez, 2017).
2. Pilosidad de TI-TIII (Melo, 2003, 2015; Gonzalez y Sepúlveda, 2007; Gonzalez y Griswold, 2011; Rasmussen y Gonzalez, 2017).
3. Esternos V al VIII de los machos (Camargo y Moure, 1996; Nates-Parra *et al.*, 1994; Ayala, 1999; Melo, 2003; Camargo, 2003; Gonzalez y Sepúlveda, 2007; Gonzalez, 2008; Gonzalez y Griswold, 2011; Gonzalez y Engel, 2012; Alvarez *et al.*, 2016; Nogueira *et al.*, 2017; Alvarez y Lucia, 2018)..
4. Genitalia: ancho del gonocoxito (Presente trabajo)
5. Genitalia: forma de la valva peneana (Presente trabajo)

4.3. Filogenia con caracteres morfológicos

La selección del grupo externo para este trabajo se realizó con base en la filogenia para la tribu Meliponini propuesta por Rasmussen y Cameron (2010). Los ejemplares fueron *Mourella caerulea* (Friese), *Schwarziana quadripunctata* (Lepelletier) y tres especies de *Plebeia*, *P. frontalis* (Friese), *P. franki* (Friese) y se incluyó *P. droryana* (Friese).

Los caracteres de los ejemplares se revisaron con material de colección. Se incluyeron caracteres de los genitales de los machos que se encontraron. Debido a que no se contó con ejemplares para todas las especies, la construcción de la matriz morfológica de caracteres de algunos individuos del grupo externo, (*M. caerulea*, y *P. droryana*, se hizo con base en bibliografía (Michener, 1989; Roubik *et al.*, 1997; Alvarez *et al.*, 2016). Para algunas especies de *Nannotrigona* como *N. dutrae* se siguió información bibliográfica (Rasmussen y Gonzalez, 2017).

4.3.1. Análisis filogenético con Máxima Parsimonia

Se realizó una exploración con máxima parsimonia para 48 caracteres morfológicos. Se realizaron dos análisis, con caracteres de color y sin caracteres de color. Los caracteres que se desconocían se presentaron con el signo ?. Todos los caracteres se trataron como no aditivos (Fitch), no ordenados y de igual peso. Los análisis Heurísticos se generaron a partir de 1.000 y 10.000 réplicas. Se utilizó el criterio TBR (Tree bisection and reconnection). Se hizo Consenso Estricto de los árboles (cuando hubo más de un árbol parsimonioso).

El programa retiró los caracteres no Informativos. Como medidas de fortaleza se ejecutó un método de pseudo-replicas de Bootstrap con 1.000 réplicas. Los análisis de Máxima Parsimonia se realizaron con el programa WinClada y Paup para ver si había cambio en las topologías. (Nixon, 1999).

4.4. Distribución geográfica y altitudinal

Los datos de los individuos que se revisaron en las diferentes colecciones se registraron en una base de datos con formato Darwin Core. Las coordenadas que estaban en minutos, grados y segundos fue necesario transformarlas a grados decimales para poder realizar los mapas de distribución geográfica para cada una de las especies presentes en Colombia. Las coordenadas y las altitudes de los municipios que no se encontraron en los datos de colección de las etiquetas se obtuvieron gracias a la página web Global Gazetteer Version 2.3.

Los mapas para las regiones biogeográficas de Colombia se realizaron con los shapes que reporta Lowenberg-Neto (2014) para las regiones que Morrone (2015) propone para los Andes. Todos los mapas se realizaron con el Programa QGIS. Se presenta finalmente un cuadro comparativo con la distribución biogeográfica, los departamentos de Colombia donde se encontraron las especies y la distribución que está reportada para el Neotrópico.

5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.1. Generalidades

Se revisaron 2400 ejemplares de 12 colecciones biológicas. En el país se encontraron ocho especies del género: cinco descritas y tres nuevas. Se encontraron ocho especies en todas las regiones geográficas y en intervalos altitudinales que van desde los 0 hasta los 2300m. Las especies son *N. camargoi*, *N. shultzei*, *N. mellaria*, *N. melanocera*, *N. tristella* *Nannotrigona* n. sp. 2, *Nannotrigona* n. sp. 3 y *Nannotrigona* n. sp. 5. Se descarta la presencia de *N. testaceicornis* para el país.

A continuación se presenta una evaluación de caracteres discretos, la clave, sinopsis, mapas de distribución y comentarios para las especies presentes en Colombia. Los 48 Caracteres morfológicos se pusieron a prueba en un análisis filogenético y dieron como resultado que el género es monofilético.

5.2. Evaluación de caracteres para determinación de especies presentes en Colombia

En el análisis de cluster **5-1** se observa que todas las especies de *Nannotrigona* se separaron, los morfotipos también se separaron de las especies descritas. Cada morfotipo recibió un nombre si pertenecía a una especie, como por ejemplo al morfotipo 1, se le asignó posteriormente el nombre de la especie *N. camargoi*.

El análisis también muestra que el morfotipo 3 y el morfotipo 4 no se pueden separar y se dejan como una misma especie. Esto se relaciona con análisis previos de morfometría geométrica de la emarginación posterior del mesoescutelo, que separó grupos de especies, pero no separó los morfotipos *testaceicornis* (Jaramillo Silva, 2012), equivalentes en este trabajo al morfotipo 3 y morfotipo 4. Posteriormente a estos morfotipos se les asignó el nombre de *Nannotrigona* n. sp. 3. La variación entre ambos morfotipos consiste en la presencia de los pelos en el margen interno del escapo. Algunos ejemplares tienen, mientras que otros, no. Los morfotipos 2 y 5 no se asociaron con ninguna especie descrita y por eso se mantiene sus números para proponer las posibles especies nuevas *Nannotrigona* n. sp. 2 y *Nannotrigona* n. sp. 5.

Se esperaba que caracteres como la forma de la fovea anterior del mesoescutelo y la proporción del mesoescutelo (ancho/largo) presentaran variaciones entre las especies (Rasmussen com. pers), pero no fue así y estos caracteres no sirven para separar especies. El primero porque varía en todas las especies, todas pueden presentar fovea en forma de V o U; y el segundo, porque la proporción no cambia en ninguna especie (excepto en *N. dutrae*).

Dentro de las especies *N. camargoi* hay variaciones en la mancha negra en el área Rs. El ejemplar tipo y ejemplares de Antioquia si la tienen, pero ejemplares de Tumaco, no (ver comentarios para *N. camargoi* en la sinopsis). Otra de las especies que presentó variaciones fue *N. melanocera* en ejemplares de Florencia. El color de las antenas de estos ejemplares es marrón o incluso ferrugíneo, pero este estado de carácter no es evidencia suficiente para separar especies (ver comentarios para *N. melanocera* en la sinopsis).

Es muy difícil establecer los límites de las especies cuando se presenta una combinación de caracteres como en este género. Para el caso de las especies de Colombia se lograron establecer las unidades biológicas para trabajar. Sin embargo, las variaciones intraespecíficas de todas las especies del género quedan pendientes por estudiar. Es necesario hacer análisis posteriores para verificar si este género presenta especies crípticas. La metodología para trabajar con Meliponini ha sido similar a lo largo de los años. Recientemente se delimitaron especies de *Plebeia* sp. con morfometría geométrica (Dos Santos *et al.*, 2019). Así que vale la pena hacer nuevas exploraciones.

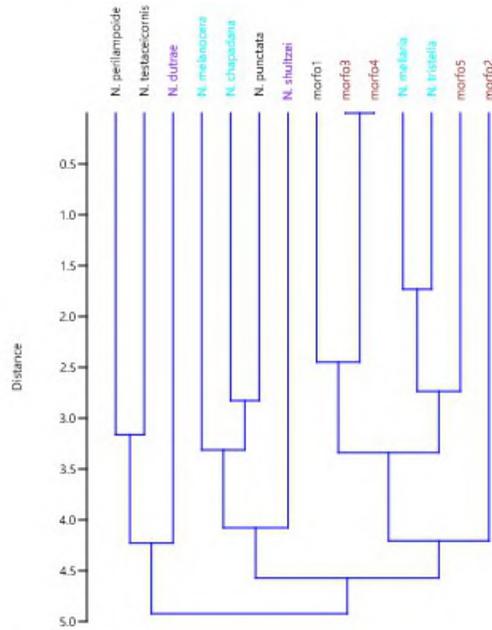


Figura 5-1.: Análisis de cluster de las especies de *Nannotrigona* y los morfotipos que se encontraron

| C | M1 | NML | NT | NMC | M2 | M3 | M4 | M5 | NCH | NPC | NPL | NTS | NDT |
|-----|----|-----|----|-----|----|----|----|----|-----|-----|-----|-----|-----|
| D1 | 2 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 2 | 1 | 3 | 2 | 1 | 1 | 2 |
| D2 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 2 | 1 | 3 | 2 | 1 | 1 | 2 |
| D3 | 1 | 3 | 3 | 3 | 1 | 1 | 1 | 3 | 1 | 1 | 4 | 4 | 4 |
| D4 | 2 | 1 | 2 | 2 | 2 | 3 | 2 | 2 | 2 | 2 | 3 | 3 | 3 |
| D5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 2 | 2 | 1 | 2 | 2 | 1 |
| D6 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| D7 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 1 | 2 | 2 | 1 | 2 | 1 |
| D8 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 1 | 2 | 2 | 1 | 2 | 1 |
| D9 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| D10 | 3 | 3 | 3 | 1 | 3 | 2 | 1 | 3 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| D11 | 3 | 3 | 3 | 2 | 3 | 2 | 1 | 3 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| D12 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 |
| D13 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| D14 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| D16 | 2 | 2 | 1 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 |
| D17 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| D18 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 2 | 2 | 2 | 2 |
| D19 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 2 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 2 |

Sigue en la página siguiente.

| C | M1 | NML | NT | NMC | M2 | M3 | M4 | M5 | NCH | NPC | NPL | NTS | NDT |
|-----|----|-----|----|-----|----|----|----|----|-----|-----|-----|-----|-----|
| D20 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 |
| D21 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 |
| D22 | 3 | 3 | 3 | 3 | 1 | 3 | 2 | 3 | 3 | 3 | 2 | 3 | 2 |
| D23 | 3 | 3 | 3 | 3 | 1 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 2 | 3 | 2 |
| D24 | 2 | 2 | 1 | 2 | 2 | 2 | 1 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 |
| D25 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 3 | 1 | 2 |
| D26 | 2 | 3 | 3 | 1 | 2 | 2 | 2 | 3 | 1 | 1 | 2 | 2 | 4 |
| D27 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| D28 | 3 | 3 | 3 | 3 | 1 | 3 | 1 | 3 | 3 | 2 | 2 | 3 | 2 |
| D29 | 3 | 2 | 2 | 3 | 2 | 2 | 3 | 2 | 3 | 3 | 3 | 3 | 2 |
| D30 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 |
| D31 | 2 | 1 | 2 | 2 | 2 | 1 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 |

Tabla 5-1-: Caracteres discretos que se evaluaron para la determinación de las especies. C= carácter, M= morfotipo, NML = *N. mellaria*, NT= *N. tristella*, NMC= *N. melanocera*, NCH= *N. chapadama*, NPC= *N. punctata*, NPL= *N. perilampoides*, NTS= *N. testaceicornis*, NDT= *N. dutrae*

5.3. Clave y sinopsis para las especies presentes en Colombia

Modificada de Rasmussen y Gonzalez, 2017

1. Mesoescuto y mesoescutelo con punturación esparcida, espacios brillantes entre las punturaciones; abejas más pequeñas. *N. schultzei* (Friese, 1901)
- . Mesoescuto y mesoescutelo con punturación continua y rugosa, foveas presentes, con depresiones y elevaciones del integumento; abejas más grandes.**2**
- 2 (1). Margen posterior del mesoescutelo con emarginación superficial y triangular; profundidad de la emarginación, medida desde una línea imaginaria entre los ápices de la muesca hasta la base $0,5 \times$ el diámetro de F3. Ancho de la emarginación del margen posterior del mesoescutelo igual al ancho de la axila**3**
- Margen posterior del mesoescutelo con muesca profunda y semicircular; profundidad de la emarginación, medida desde una línea imaginaria entre los ápices de la muesca hasta la base $1,2 \times$ el diámetro de F3. Ancho de la emarginación del margen posterior del mesoescutelo mayor al ancho de la axila.....**4**
- 3 (2). Antena negra, opaca. Base del escapo con setas curvas, largas al menos entre $1,7-2,0 \times$ más largas que el ancho del escapo.*N. melanocera* (Schwarz, 1938)
- . Antena ferruginosa, muy brillante. Base del escapo sin setas o si presenta, son muy cortas (máximo $0,5 <$ el ancho del escapo).*Nannotrigona n. sp.***3**
- 4 (2). Setas largas en la frente, vértex, el área occipital ($1,3 \times -1,4 \times OD$), en el mesoescuto ($2,1 \times OD$), en el mesoescutelo ($1,4 \times -1,9 \times OD$) y en en el ápice del mesoescutelo ($2,3 \times OD$).*Nannotrigona n. sp.* **2**
- Setas cortas en la frente, vértex, el área occipital ($0,6 \times -1,0 \times OD$), en el mesoescuto ($0,6 \times -1,2 \times OD$) en el mesoescutelo y en los dientes del mesoescutelo ($0,6 \times -1,0 \times OD$).**5**

- 5 (4). Margen externo del escapo con pelos erectos, longitud de los pelos máximo $1,2 \times$ el ancho del escapo. Máculas en las axilas, amarillo muy conspicuo.....**6**
- Margen externo e interno del escapo con pelos curvos, longitud de los pelos $2,0 \times$ el ancho del escapo. Sin máculas en las axilas o reducidas a menos de la mitad de la axila.....**7**
- 6 (5). Antena negra. Sin pilosidades en el escapo. Pilosidades blancuzcas en la frente. Ancho del margen posterior del mesoescutelo, al menos, $2,5 \times$ el ancho de la axila y $2,5 \times$ más ancha que larga. Membrana alar con mancha negra en el área Rs.*N. camargoi* Rasmussen y Gonzalez, 2017
- Antena ferruginosa. Pilosidades erectas en el margen interno del escapo, $1,2 \times$ más largas que el ancho del escapo. Pilosidades amarillas en la frente. Ancho del margen posterior del mesoescutelo $1,5 \times$ el ancho de la axila y $1,5 \times$ más ancha que larga. Membrana alar rojiza*N. mellaria* (Smith, 1862)
- 7 (5). Margen lateral del mesoescuto, axilas y ápices del mesoescutelo, con máculas amarillas reducidas. Lóbulo pronotal no proyectado hacia adelante. Pilosidades amarillentas esparcidas en el lóbulo pronotal. Ancho la muesca del mesoescutelo $1,5 \times$ el ancho de la axila*N. tristella* (Cockerell, 1922)
- Margen lateral del mesoescuto, axilas y ápices del mesoescutelo, sin máculas. Lóbulo pronotal fuertemente proyectado hacia adelante. Pilosidades blancuzcas, apesadas cubriendo el lóbulo pronotal. Ancho de la muesca del mesoescutelo $2,0 \times$ el ancho de la axila.....*Nannotrigona* n. sp. **5**

5.4. Sinopsis de las especies presentes en Colombia

5.4.1. Grupo *dutrae*

N. shultzei (Friese, 1901)

Trigona schultzei Friese, 1901: 266 [Lectotipo: ZMHB; obrera, Pará, Brasil]

Figuras A-4a, A-5a, A-6a.

Diagnosis. De todas las especies del género que se encuentran en Colombia esta se puede diferenciar fácilmente por la longitud de su cuerpo (< 3,4 mm), sus foveas esparcidas, finas y brillantes, el integumento ligeramente esculpido. Se diferencia de *N. dutrae* (Friese), que se encuentran en el noreste de Brasil, porque esta última presenta el omaulus carinado.

Nuevos registros. (n= 11♀). Colombia: 1♀, **Amazonas**, Leticia, Km 22 vía tarapacá, 28-ago. 1997 D. Campos /UNAB3662 (UNAB). 2♀, PNN Amacayacu, Matata, 150m. 12-19-Abr-2000 A. Félix /LABUN24857, 24858 (LABUN). 1♀, *ut supra*. 27 Marzo- 3 Abril-2000. A. Parente/ LABUN24893 (LABUN). 4♀, *ut supra*. m1. 08-03-2000, 12-03-2000. Malaise. M. Sharkey & B. Brown/ IAVH-E-181021, 22, 24, 25 (IAVH-E). 1♀, *ut supra*. Camino a San Martín. 01-10- 03- 2004 T. Pape & D. Arias/ IAVH-E- 180967 (IAVH-E). 1♀, **Caquetá**, Araracuara. Bosque Maduro. 100 msnm N^o. 031 1:30pm sobre Meliaceae. Marcela Torres/ LABUN28767 (LABUN). 1♀, **Guaviare**, RN Nukak Maku, Río Inírida Banqueta "Santa Marta", 200m. 1996-02 F. Fernandez /IAVH-E-23585 (IAVH-E).

Comentarios. Esta especie es muy escasa en las colecciones entomológicas. No se conoce nada de su biología y sus hábitos de nidificación. Según información de las etiquetas, las trampas Malaise parecen ser un buen método de captura para la especie y se reporta un registro floral de la familia Meliaceae.

Distribución geográfica. Figura 5-2. En Colombia se encuentra en los departamentos de Amazonas, Caquetá, Guaviare entre los 80m y 200m. En el Neotrópico se reporta en Bolivia (Chapare, El Beni); Brasil (Amapá, Amazonas, Pará, Rondônia); Guyana Francesa (Kourou); Guyana (Cuyuni-Mazaruni); Perú (Cusco, Loreto, Madre de Dios), Venezuela (Amazonas).

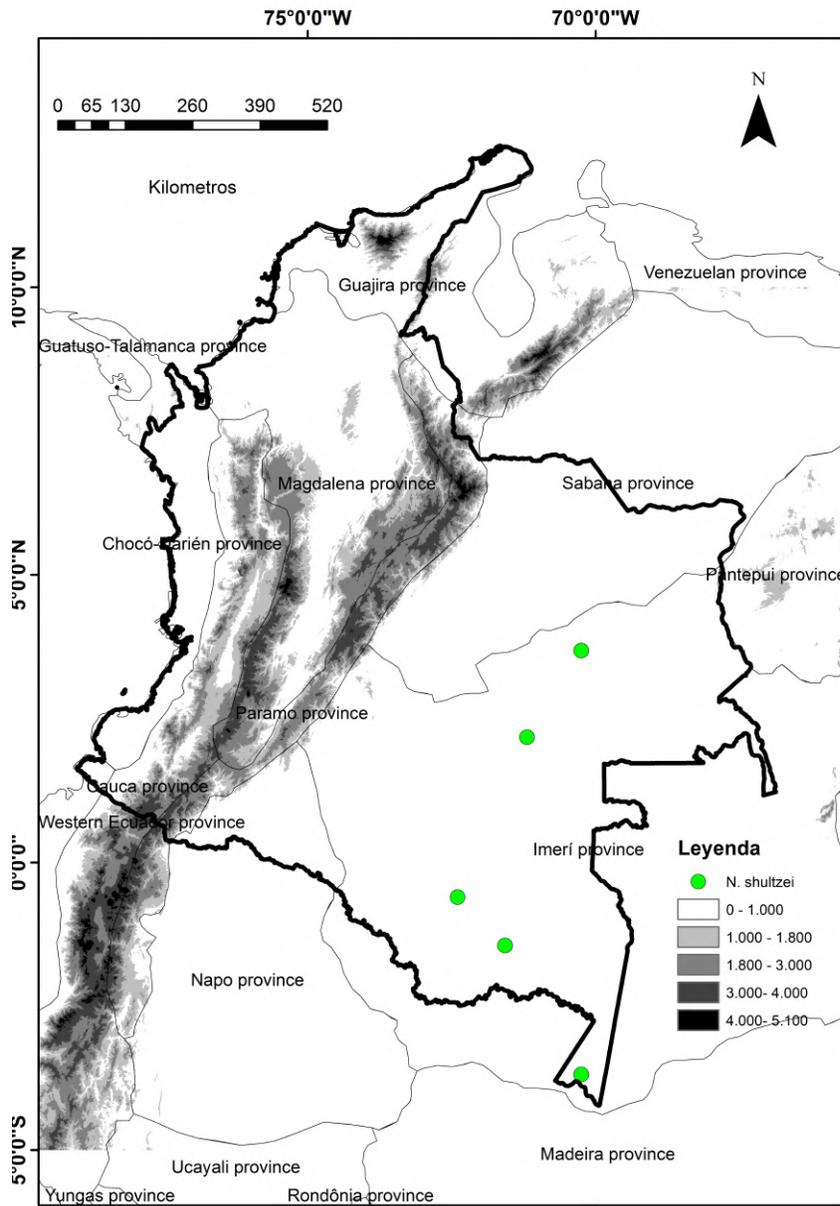


Figura 5-2.: Distribución geográfica de *N. shultzei*

5.4.2. Grupo mellaria

N. camargoi Rasmussen y González, 2017

Nannotrigona camargoi Rasmussen y Gonzalez, 2017; [Holotipo: SM0158950 KUNHM-ENT; obrera, Pichincha, Ecuador]

Figuras A-4b, A-5b, A-6b.

Diagnosis. Las obreras de esta especie se pueden reconocer por la siguiente combinación de caracteres: mesoescuto y mesoescutelo con foveas apresadas y conspicuas; escapo con setas cortas (0,5x el diámetro del escapo); margen posterior del mesoescutelo con una emarginación profunda y semicircular, 2,0x el ancho de la axila. *N. camargoi* se diferencia de *N. mellaria*, *N. tristella* y *Nannotrigona* n. sp. 5 por la longitud de las pilosidades del escapo, la membrana alar venas y el pterostigma rojizo, que contrasta con al área ápical negruzca.

Macho. Figura A-7. Descripción. Longitud total del cuerpo 3,8–4,3 mm; ancho de cabeza 1,7–1,8 mm. Distancia intertegular 1,2–1,4 mm; Longitud del ala anterior (desde el margen posterior de la tégula) 3,9–4,0 mm. Área malar aproximadamente 0,4x el ancho de F3; distancia intertorular y torulorbital igual al el diámetro torular; distancia interocelar 1,7xOD y 2,0x más larga que la distancia ocelo ocular. Distancia oceloccipital tan larga como OD; escapo 3,8x más largo que ancho. emarginación posterior del mesoescutelo, amplia y semicircular, aproximadamente 3,0x más ancha que larga, 2,1x el ancho de del escapo. Ápice posterolateral del mesoescutelo, obtuso (menos aguda que la de la obrera). **Color.** Negro, excepto lo siguiente: base de la mandíbula, ferrugínea. Margen lateral del mesoescutelo, axila, ápice postero-lateral del margen posterior del mesoescutelo, amarillo. Superficie externa, proximal de pro, meso y metatibia, amarillo. Tarso rojo. Venación y pteroestigma, marrón.

Material revisado. (n= 70♀, 4♂): COLOMBIA: **Antioquia**, Frontino, Río Venados, PNN Orquídeas, 800m. O. Cepeda, E. Franco/LABUN12692–701 (LABUN); 15♀, Venados (Ant) Oct. 1976; A. Molina P/MEFLG NC 39182–84, 86–89, 92,93, 97, 98, 39200–203 (MEFLG); 1♀, Dabeida Bomba Terpel450m, N 7°03', W 76°36', 41726 Captura con red entomológica, E. Espitia /UNAB4376 (UNAB); **Chocó**: 2♂, lloró, vereda Peñaloza, 1 Mar 1988/LABUN22896–97 (LABUN); 1♂, ut supra, LABUN22894(LABUN); 1♂, Quibdó, 9 Sept– 2011–; IIAP/LABUN25168 (LABUN); 3♀, **Nariño**, El Charco. 16-X-82 A. Lievano/LABUN12687–89, 23220 (LABUN); 4♀, Tumaco. Río Caunapí. 08 IX-2016 D. Triana & R. Ospina /LABUN28711, 28762-764 (LABUN); 1♀, Tumaco, Ñambí sept/08/2016 jama. Tax. An. 2016II /LABUN12687; 1♀, ut supra. Sep/11/2016 manual divino F. Fernandez/ LABUN28766 (LABUN); 1♀, Tumaco, Univ. Nal. de Col. 24m, N 1°36'36", W 78°43'14", 22-sep.-2015, Captura manual en vegetación, K. Rodríguez /UNAB4376 (UNAB); 1♀, **Risaralda**, Mistrato. Puerto de Oro98m, 1991-09 /ICN-MHN HY- 2154 (ICN-MHN); 2♀, Pueblo rico. St Cecilia. 1992-02 /ICN-MHN HY- 2155,56 (ICN-MHN); 1♀, **Valle del cauca**, B/ventura 08/09/95, 40m, G.

Nates /LABUN14024 (LABUN); 12♀, Prov. Valle. Río Achicaya, 480m. 11 Feb 1977; M.D. Breed & C.D. Michener / SEMC1382072-83 KUNHM-ENT (SEMC); 11♀, *ut supra*. 10 Feb 1977/ SEMC1382059-61, SEMC1382063-67, SEMC1382069-71 KUNHM-ENT (SEMC); 7♀, *ut supra*, 28 Sept 1976/ SEMC1382047-54 (SEMC).

Comentarios. Las obreras de *N. camargoi* en Colombia presentan las siguientes diferencias con respecto a los especímenes de Ecuador: algunos ejemplares de Tumaco (Nariño) y del Valle del Cauca presentan membrana alar con color negro. Pterostigma y venación, marrón. Mientras que los ejemplares de Ecuador tienen la venación marrón con una mancha negra apical del área Rs del ala anterior. Sin embargo, esta misma combinación de caracteres de las obreras de Ecuador se presenta en ejemplares de Frontino, (Antioquia) y Puerto de Oro (Risaralda). No hay otros caracteres que permitan separar los ejemplares en dos especies. Es necesario realizar más estudios de las poblaciones de Ecuador y Colombia para descartar especies crípticas o ver si existe un gradiente de coloración en ejemplares de esta especie. También se sugiere hacer un análisis morfométrico con individuos de los dos países.

Distribución geográfica. Figura 5-3. Se encuentra en la región pacífica entre los 3–1667m, en los departamentos de Antioquia, Nariño, Risaralda y Valle del Cauca. Está reportada para Ecuador (Cotopaxi, Esmeraldas, Loja, Pichincha) (Rasmussen y Gonzalez, 2017).

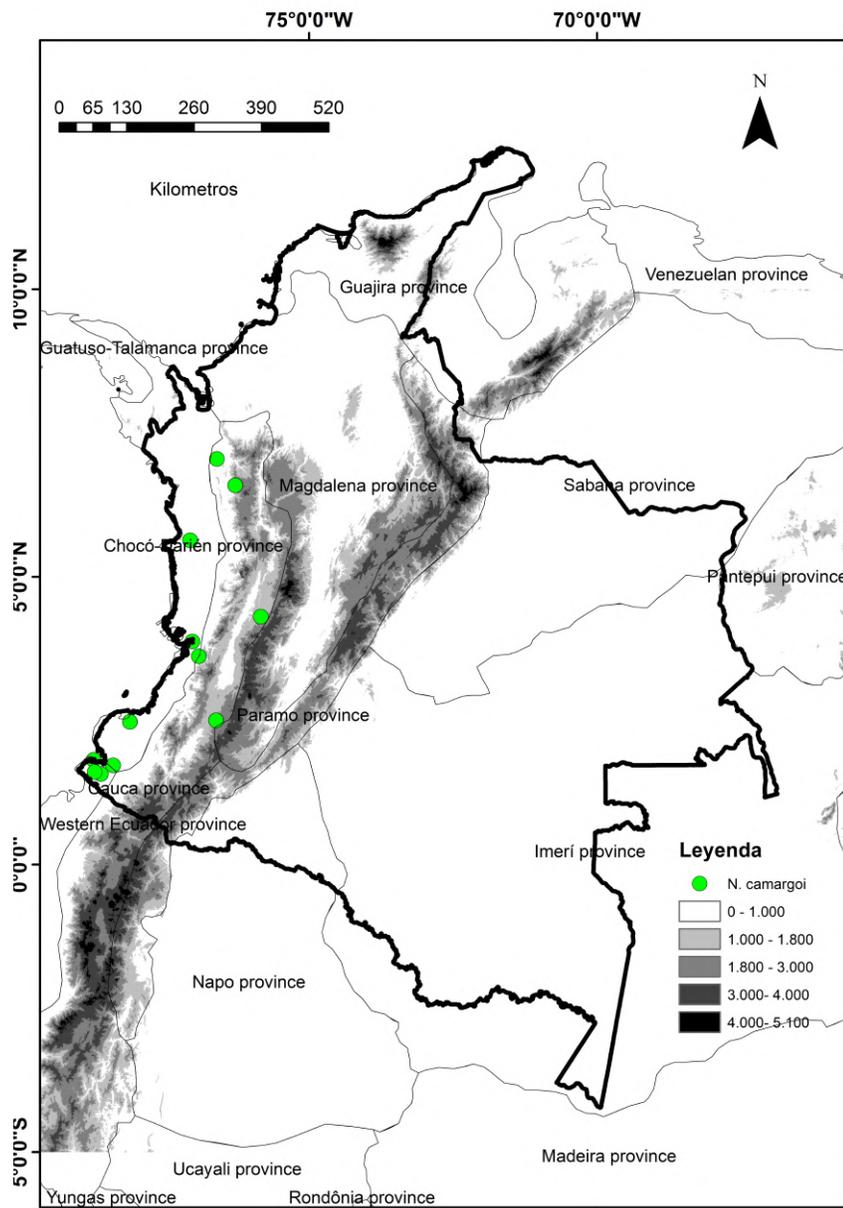


Figura 5-3.: Distribución geográfica de *N. camargoi*

***N. mellaria* (Smith, 1862)**

Trigona mellarius Smith, 1862: 42 [Lectotipo: BMNH; obrera, Panama]

Figuras A-4c, A-5c, A-6c.

Diagnosis. Esta especie se reconoce por las pilosidades erectas y largas en el margen interno del escapo (1,5× el ancho del escapo) y el mesoescutelo con emarginación profunda y semicircular. Se parece a *N. melanocera* por las setas del escapo, pero se pueden separar porque el mesoescutelo es mucho más ancho en su emarginación posterior (superficial y tan ancho como el ancho de la axila en *N. melanocera*).

Material examinado. (n= 196♀). COLOMBIA: 1♀, **Antioquia**, Amalfi, Porce. Tenche B. 1000m, 14/06/1997, Pescado, Allan Smith P/MEFLG 38547 (MEFLG); 1♀, *ut supra*. 24/08/1997, jama /MEFLG 38492 (MEFLG); 2♀, *ut supra*. 24/08/1997, Pescado /MEFLG 38473, 38519 (MEFLG); 1♀, *ut supra*. 03/10/1997, Pescado /MEFLG38497 (MEFLG); 1♀, Ant. Encanto Porce. Santa Lucia R.b., 1020m, Allan Smith P., 28/08/1997, jama /MEFLG 38469 (MEFLG); 1♀, *ut supra*. Pescado /MEFLG 38512 (MEFLG); 1♀, *ut supra*. 04/11/1997, Pescado /MEFLG 38491 (MEFLG); 3♀, *ut supra*. 06/11/1997, Pescado /MEFLG38529, 38530, 38546 (MEFLG); 2♀, Ant. Yolombó Porce. Normandia R.b. 1045m, Allan Smith P.07/06/1997, jama /MEFLG38535 (MEFLG); 1♀, *ut supra*. 14/08/1997, Pescado /MEFLG 38521 (MEFLG); 1♀, *ut supra*. 15/08/1997, jama /MEFLG38468 (MEFLG); 4♀, *ut supra*. 15/08/1997, Pescado /MEFLG38 465, 38489, 38495, 38527; 4♀, *ut supra*. 17/09/1997, Pescado /MEFLG38494, 38496, 38508, 38514 (MEFLG); 7♀, *ut supra*. 08/10/1997, jama /MEFLG38531, 38536, 38537, 38539, 38552 (MEFLG); 4♀, *ut supra*. 30/10/1997, jama /MEFLG38478, 38481, 38522, 38553 (MEFLG); 1♀, *ut supra*. 30/10/1997, Pescado /MEFLG 38526 (MEFLG); 4♀, *ut supra*. 05/11/1997, Pescado /MEFLG38532, 38545, 38548, 38549 (MEFLG); 1♀, Ant. Porce. Calandria R. a. 1010m, Allan Smith P., 03/06/1997, Pescado /MEFLG38459 (MEFLG); 1♀, Ant., 09/07/1997, jama /MEFLG38471 (MEFLG); 1♀, *ut supra*. 14/08/1997, jama /MEFLG38513 (MEFLG); 1♀, *ut supra*. 21/08/1997, Pescado /MEFLG38475 (MEFLG); 1♀, *ut supra*. 01/10/1997, /MEFLG38502 (MEFLG); 1♀, *ut supra*. 02/10/1997, jama /MEFLG 38470 (MEFLG); 1♀, Ant. Porce, 1095m, R. Velez, Sep. 1977, Flor Arenaria sp. /MEFLG38654 (MEFLG); 4♀, *ut supra*. A. Molina P. Feb. 1978, Flor, *Baccharis trinervis* /MEFLG38656, 38668, 38669, 38671 (MEFLG); 3♀, Antioquia Cauca-sia, Hacienda La candelaria U. de A., Bosque secundario, 80m, 8.0302222^o, -75.2174389, 1-3/Septiembre/06 /MEPB 10379–10381 (MEPB); 6♀, Antioquia, Ciudad Bolívar, 1420m, A. Jaramillo, Mar 26 2009, jama /MEFLG 38559, 61, 63, 65, 69 (MEFLG); 2♀, Antioquia, Ciudad Bolívar, 1420m, L.F. Castro, Mar 26 2009, jama /MEFLG38570, 71 (MEFLG); 5♀, *ut supra* P. Sepulveda, Mar 26 2009, jama /MEFLG38558, 62, 64, 66, 68 (MEFLG); 1♀, Antioquia, Tarazá, 1560m, J. Cano, Mar. 1975 /MEFLG38577 (MEFLG); 1♀, Antioquia, Frontino, Vda. Venados, 1667m, A. Molina, Oct. 1976, Bombacaea /MEFLG38704 (MEFLG); 1♀, Antioquia Puerto triunfo, 150m, A. Madrigal, Abr.1976, Bombacaea /MEFLG38705 (MEFLG);

42♀, Antioquia San Jerónimo, 780m, A. Molina P., Feb. 1978, En Flor *Melicocca bijuga* L. /MEFLG38572, 75, 76, 78–82, 85, 86, 89, 38660–663, 675, 38678, 79, 94, 95, 38614–16, 20, 21, 24–29, 31–38, 40, 44, 45 (MEFLG); 37♀, *ut supra*. *Bombax* sp. MEFLG38647–50, 38667, 38674, 38676, 77, 80–93, 96, 38630, 39, 41–43, 595, 598, 604, 605, 617–619, 622, 623 (MEFLG); 1♀, Antioquia San Jerónimo, 780m, G. Yepes. Sep. 1975 Flor Fabacea /MEFLG38646 (MEFLG); 1♀, Antioquia, Santa Fe de Antioquia, 500m, A. Molina P., Ene. 1977 /MEFLG38697, 98 (MEFLG); 1♀, Antioquia San Roque del Nare, 1475, D.C. Montoya, 01/12/1986, DR 064 /LABUN22387 (LABUN); 6♀, **Cauca**, MORALES, Tierra Adentro 1919m, R. Añez, Oct. 1975, Flor, Compositae /MEFLG38699–701, 38583, 84, 38659 (MEFLG); 4♀, **Cesar**, Valledupar, Parque regional Los besotes, 900m, Abril 2015, jama, A. Andrade /MEFLG28735, 37, 39, 44 (MEFLG); 4♀, *ut supra*. Abril 2015, jama, H. Gil /MEFLG28738, 40–42 (MEFLG); 1♀, *ut supra*. Abril 2015, jama, I. Galindo /MEFLG28736 (MEFLG); 3♀, *ut supra*. M. Blanco, Abril 2015, jama /MEFLG28734, 43, 45; 3♀, Cundinamarca, Fusagasugá Vereda Bosachoque. Finca La maría 1800m, 4°22'35,497"N, 74°23'17,396"W, En roble /LABUN21927–29 (LABUN); 3♀, Tena, Cundinamarca, 1450m, 11/04/2002 /LABUN17769–71 (LABUN); 1♀, Cundi. La Mesa. Cementerio, 1300m, Angela Rodriguez, 23/05/2004, LABUN23404 (LABUN); 1♀, *ut supra*. 18/01/1998 /LABUN23405 (LABUN); 6♀, Cundinamarca. San Antonio del Tequendama. 1670m, MADR, 11/04/2002, Nido /LABUN22097, 98, 22170–73 (LABUN); 1♀, Cundinamarca. San Antonio del Tequendama. Santandercito. 1619m, A. Reyes, Elec. I-2004/LABUN22137 (LABUN); 3♀, Cundinamarca. Tena. Cementerio, 1670m, Electiva 1/LABUN23425–27 (LABUN); 2, Valle del Cauca, Tuluá, 966m, Abr. 1980, G. Parra/MEFLG38706 (MEFLG), 07; 1♀, *ut supra*. Jardín Botánico J.M. Céspedes, 1100m, German Parra, X-5-78 Asociado con *Dolichoderine* sp. en *Anadenanthera* sp. /MEFLG38651 (MEFLG); 2♀, *ut supra*. XII-5-78, Fabacea, Guama, Nido/MEFLG38702, 03 (MEFLG); 6♀, *ut supra*. 966m, Abr. 1980, G. Parra /MEFLG38708–13 (MEFLG).

Nidificación. Se reporta que uno de los sitios de nidificación por el que tienen preferencia los individuos de la especie es *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth (Martínez-López *et al.*, 2017). En la entrada al nido se puede observar que el tubo de entrada es marrón, más oscuro en la base, paredes entre 1-1,5mm de grosor y batumen negro (Wiley, 1978). Presenta entrada cilíndrica, usualmente larga, entre 15 a 21cm, inclinada hacia abajo (Villa y Vergara, 1982; Roubik, 1989b). Hay trabajos que indican que esta es la especie dominante en los cementerios de la vertiente occidental de la cordillera oriental (Cundinamarca) (Nates-Parra *et al.*, 2006b).

Comentarios. Los especímenes de Colombia presentan todos los caracteres que proponen Rasmussen y Gonzalez (2017) en la revisión del material tipo, sin variaciones. Cómo no existían claves para las especies, y debido a la presencia de otras especies del género en las localidades donde se han hecho trabajos de distribución de nidos en Colombia, es importante confirmar la identidad de las especies que los autores de estos trabajos reportan.

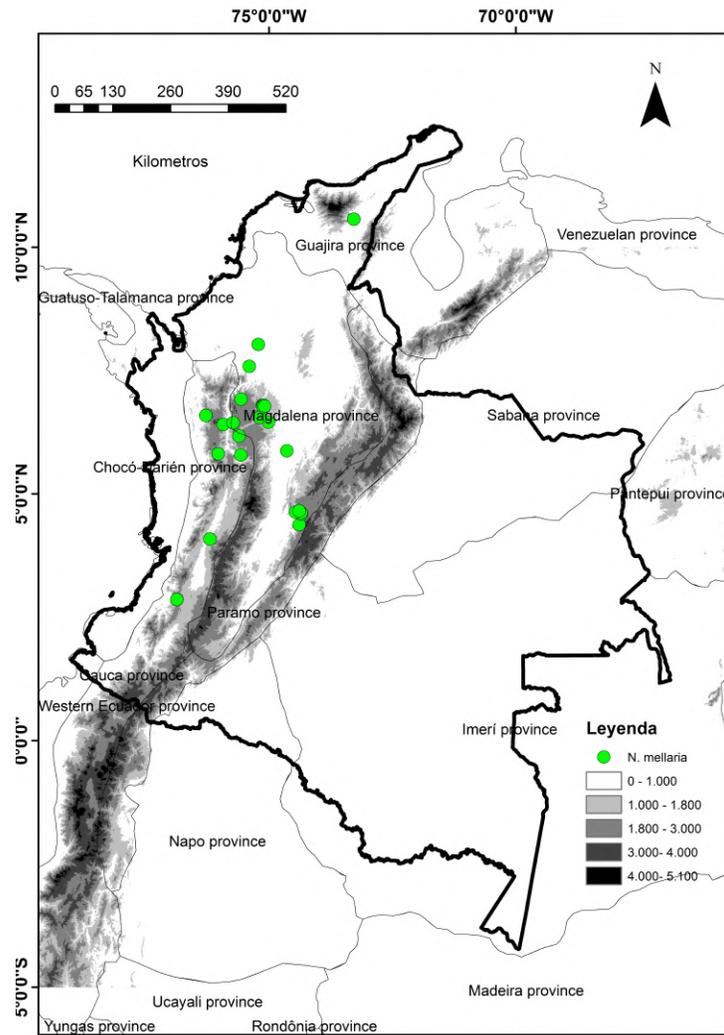


Figura 5-4.: Distribución geográfica de *N. mellaria*

Distribución geográfica. Figura 5-4. Se encuentra en las regiones andina, pacífica y parte del caribe en los departamentos de Antioquia, Cauca, Cesar, Cundinamarca, Valle del Cauca. En otros países se reporta en Costa Rica (Heredia, Puntarenas); Ecuador (Guayas); Panamá (Chiriquí, Panamá) y Perú (Piura) (Camargo y Pedro, 2007; Rasmussen y Gonzalez, 2017).

***N. tristella* (Cockerell, 1922)**

Nannotrigona testaceicornis tristella Cockerell, 1922: 10 [Holotipo: USNM 24878; obrera, Lagunita de Aroa, Venezuela]

Figuras A-4d, A-5d, A-6d.

Diagnosis. Al igual que *N. mellaria* y *N. testaceicornis*, posee las antenas de color ferruginoso, pero se diferencia por las pilosidades en el escapo de una longitud mayor (entre $1,8\times-2,0\times$ el ancho del escapo), carácter que comparte con *N. melanocera*, pero *N. tristella* tiene la emarginación posterior del mesoescutelo mayor que *N. melanocera*. No presenta máculas amarillas en el margen lateral del mesoescuto y el posterior del mesoescutelo.

Material revisado. (n= 209♀). COLOMBIA: **Antioquia.** 5♀, Betania, 1550m, 31/05/2008, G.Nates-Parra /LABUN19939–43 (LABUN); 1♀, Ant. Porce. La Cancana R. B. 1027m, 6°46'23,8"N, 75°5'56,7"W, 02/07/1997, Allan Smith P./ MEFLG38476 (MEFLG); 2♀, Ant. Yolombó Porce. Normandia R.b. 1045m 6°46,66175°5, 382'W, 08/10/1997, Allan Smith P. /MEFLG38544, 38551 (MEFLG); 10♀, Ant. Encanto Porce. Santa Lucia R.b.1020m 6°46,316'N75°5,442, 06/11/1997, Allan Smith P./ MEFLG38543, 38461, 38462, 38504, 38474, 38501, 38507, 38515, 38516, 38528 (MEFLG); 1♀, Ant.Porce. Picardía P., 970m, 6°47'48,6', 75°7'51,4"W, 02/10/1997, Allan Smith P. /MEFLG38483 (MEFLG); 1♀, Frontino, Vda. Venados. 1667m, Oct. 1976, A. Molina P. /MEFLG39203 (MEFLG); 8♀, Antioquia, Santa Fe de Antioquia, 500m, Agt. 1974, A. Madrigal /MEFLG38591, 38588, 601, 602, 38587, 38596, 38599, 38609 (MEFLG); 8♀, *ut supra*. Agt. 1977, A. Molina/ MEFLG38607, 38608, 38610–38613, 38573, 38674, 38597 (MEFLG); 4♀, Antioquia, Santa Fe de Antioquia, 500m, 6°24'23,955"N, 75°55'33,393"W, Junio-11-85, F.C. Yepes /MEFLG38714, 8725–1–4 (MEFLG); 7♀, *ut supra*. Sept. 1974, A. Molina / MEFLG38590–94, 600, 603, 606 (MEFLG); 14♀, Antioquia, Yolombó, Porce. Normandia R.b. 1045m, 14/08/1997, Allan Smith P./ MEFLG38493, 38525, 38484, 38498, 38506, 38523, 38463, 38517, 38509, 38467, 38479, 38480, 38488, 38524 (MEFLG); 4♀, **Boyacá.** Puerto Boyacá. Inspección Puerto Romero 360m, 02/04/1998, 77B5510/ LABUN23228–31 (LABUN); 1♀, **Caldas.** Aguadas. La Herencia1410m 22/01/1995, Carlos Sarmiento/ LABUN22126 (LABUN); 1♀, **Cundinamarca.** 3, La Palma, 1500msnm, G. Nates-Parra, 03/10/1976, LABUN12257, 58, 60 (LABUN); Nimaima 108msnm 55°07'34N, 74°23'09W, 26/09/1976, G. Nates-Parra/ LABUN12239 (LABUN); 6♀, Pandi, 1024m, 12/03/1977, G Nates/LABUN12281, 84, 88, 93, 303,304, 308 (LABUN); 1♀, Puerto Salgar. Colorados, 200m, 01/04/1983/ LABUN12672 (LABUN); 2♀, *ut supra*. R. Ospina/ LABUN12667, 68 (LABUN); 1♀, Puerto Salgar. Río Negro. 200 m, 02/04/1983, G.Nates/LABUN12660 (LABUN); 6♀, Puerto Salgar. Vereda Rio Negro. 200m 02/04/1983, G. Nates-Parra/ LABUN12643, 61–65 (LABUN); 14♀, *ut supra*. Vía Los Colorados. 420 m, 02/04/1983, Fer. Os. Li /LABUN127711, 21-28, 35-39 (LABUN); 9♀, Quipile. 1443m 08/04/1978, G. Nates-Parra /LABUN12532, 36, 37, 40, 42, 58, 60-62 (LABUN); 1♀, Sasaima. 1203m, 14/08/1976, G. Nates-Parra / LABUN12208 (LABUN); 1♀, Tibirita. Vereda San Antonio, 2000m 5°5'0,927"N

73°29'40,509" W, 17/02/2008, M. Cepeda /LABUN23233 (LABUN); 1♀, Anapoima, Vda. La Chica, Alrededores vía La Mesa-Anapoima, 710m N 4°33', W 74°30', 02/11/2014, M. Novoa-Torres /UNAB4373 (UNAB); 1♀, Anapoima. Vda. San Antonio 691m N 4°33'00,97" W 74°32'10,04", 4-Abr-2012, J. Chavez /UNAB4373 (UNAB); 1♀, *ut supra*. 27/05/2012, D. Mejía /UNAB4373 (UNAB); 1♀, *ut supra*. Vda. La Esmeralda Km. 15/10/2000, V. Aguirre, O. Pinto Leg. /UNAB4373 (UNAB); 1♀, Anolaima, Vda. Santo Domingo, Fca. San Juanito, 1647m N 4°46'1'74°27'34", 31-Ago-3- Sep-2011, S. Castro, D. Rincón /UNAB4373 (UNAB); 1♀, El Colegio Fca. Misiones, N 4°32'44,3'74°27'56,1', '02/05/2015, S. Córdoba /UNAB4373 (UNAB); 2♀, La Mesa, 1200m N 4°38'74°28 '01/11/2012, F. Ariza/ UNAB4373 (UNAB); 1♀, La Vega Vda. El Tabacal Laguna del Tabacal, 1230m, N 4°59'57'74°20'28', '08/05/2016, D. Pérez /UNAB4373 (UNAB); 1♀, Tibirita, Vda. San Antonio, 1980m, N 5°03'00'73°10'31", 22/11/2003, O Munar /UNAB4373 (UNAB); 1♀, **Huila**. Pitalito. Finca Antonio Chaus. 1449 m. N 01°49'014' W 076°01'295', 24/09/2005, A. Parra /LABUN18472 (LABUN); Magdalena. 1, Agua Linda, 10m, 11°00'24N 74°14'48W, MARD29/04/2010, LABUN21620 (LABUN); 4♀, Agua Linda, 1010m 11°00'24N 74°14'48W, 29/04/2010, MARD /LABUN21586, 21587, 21594, 21595, 21622 (LABUN); 2♀, Alto Córdoba, 1359m 11°0'27.61" N 74°14'56.30" W, 27/04/2010, MARD/LABUN21608, 09 (LABUN); 3♀, Ciénaga. Alto Córdoba, 1100m 08/05/2008, A. Rodríguez /LABUN20559–61 (LABUN); 3♀, *ut supra*. M. Cepeda/LABUN20592-94 (LABUN); 2♀, Ciénaga. Siberia (Alto Córdoba), 1359m, 11°0'27.61" N, 74°14'56.30" W, 19/09/2010, Julian Medina-G. /LABUN22185–86 (LABUN); 1, Ciénaga. SNSM. Vereda Agua Linda Fca. Tierra baja, 10m, 11°00'24N 74°14'48W, A. Sanchez, 22/02/2011, LABUN22744 (LABUN); 2♀, Ciénaga. SNSM. Vereda Alto Córdoba Fca.: La Primavera, 1359msnm, 11°0'27.61" N, 74°14'56.30" W, 20/02/2011, A. Sanchez /LABUN22771, 72 (LABUN); 3♀, Ciénaga. SNSM. Vereda Alto Córdoba Fca.: Miramar 1359msnm, 11°0'27.61" N, 74°14'56.30" W, 20/02/2011, A. Sanchez /LABUN22764, 65, 68 (LABUN); 5♀, Ciénaga. SNSM. Vereda Agua Linda Fca. Tierra baja, 1010m 11°00'24N, 74°14'48W 22/02/2011, A. Sanchez/ LABUN22745, 73, 74, 83,84 (LABUN); 3♀, Parque Tayrona. Playa Cañaveral 0-10m, 21/06/1987, R. Ospina /LABUN2322, 330, 332 (LABUN); 10♀, St. Marta, Univ. del Magdalena, VI-XII-06, A. Parra-H/LABUN29727–36 (LABUN); 19♀, Santander. Landázury. Hacienda Las Flores, 540m 6°13'10,05" N, 73°48'33,33" W, 25/02/1978, G. Nates-Parra/LABUN12485–95 (LABUN); 1♀, San Vicente de Chucurí, Cto. Yarima, Vda. Oponcito, Granja Yariguies, pasando el río Oponcito, Compañía Nacional de Chocolates, 102m, N 6°54'5,4", W 73°44'8,4", 09/03/2017, J. Meneses /UNAB4373 (UNAB); 10♀, Sucre. Colosó. Pajarito Jorro, 1545m, 24/02/2010, Morelo & Vanegas/ LABUN24422, 25–28, 38–40, 62, 76 (LABUN); 1♀, *ut supra*. 249.5m /LABUN25988 (LABUN); 3♀, Colosó. Sereno Bajo 213.5m 9°31'34,504" N, 75°21'42,053" W, 07/07/2010, Maria Morelo & Maria Vanegas/LABUN25989–25991 (LABUN); **Tolima**. 1♀, Cunday. Vereda la camelia fca. San isidro, 430m, 11/03/2005, Alejandro Parra/ LABUN22964 (LABUN); 2♀, Ataco, 453m 27/02/1980, A. Lievano /LABUN12580, 12467 (LABUN); 4♀, Dolores. Barrio La Pradera, 1400m 17/08/2007, G. Sanchez /LABUN19343–46 (LABUN); 4♀, Dolores. Vereda Buena Vista, 1270m, 18/08/2007, G. Sanchez

/LABUN19350, 61–63 (LABUN); 2♀, Dolores. Vereda. Palos Altos, 1340m, 03°34'29,135" N, 74°54'21,902" W, G. Sánchez / LABUN19251, 19253 (LABUN); 1♀, Km 20 Honda–Guaduas, 229m, 29/04/1979, C. Vergara /LABUN12575 (LABUN); 1♀, Melgar. Valle de los Lancersos. 450 msnm. J. M. Rosso /LABUN16659 (LABUN); 2♀, Melgar. Vereda San José, 425msnm, 05/04/1992, Carlos Sarmiento/LABUN22122, 23 (LABUN); 1♀, Valle del Cauca. La Unión, Vda. La Campesina, Fca. Mi Terruño. 1050m N 4°31, W 76°06, 12-Abr-2001, S.A. Silva /UNAB4373 (UNAB); 1♀, Obando, 939m, N4°34'40", W 75°58'30", buganvilia, 06/09/2003, A. Díaz Leg /UNAB4373 (UNAB).

Distribución geográfica. Figura 5-5. En Colombia se distribuye en las regiones caribe y andina y se encuentra en los departamentos de Antioquia, Boyacá, Caldas, Cundinamarca, Huila, Magdalena, Santander, Sucre, Tolima, Valle del Cauca. Entre los 0-1980m. Se reporta en Venezuela (Falcón, Zulia) (Camargo y Pedro, 2007), (Rasmussen y Gonzalez, 2017).

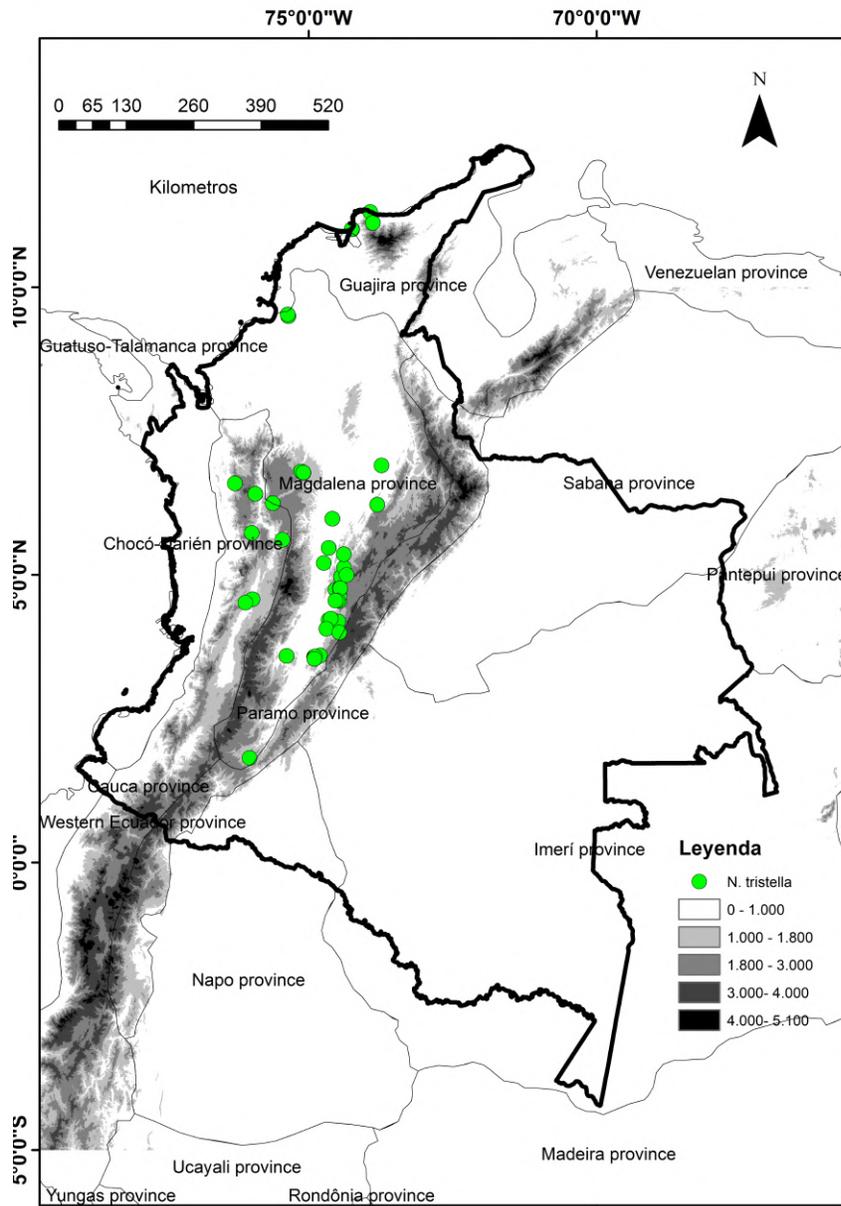


Figura 5-5.: Distribución geográfica de *N. tristella*

Nannotrigona n. sp. 2**Figuras A-4e, A-5e, A-6e.**

Diagnosis. Esta especie se reconoce por la longitud las pilosidades presentes en el integumento ($2,2\times-2,4\times$ OD). Antena rojiza, escapo con pelos simples, cortos (máximo $0,6\times$ el ancho del escapo), carácter que también la separa de *N. mellaria* y *N. tristella*. Se puede confundir con *N. camargoi* y *N. mellaria* por el margen posterior del mesoescutelo, pero esta especie presenta pilosidades largas, plumosas, ferruginosas que cubren completamente el integumento.

Descripción. Obrera (paratipos en paréntesis): Longitud total del cuerpo 3,8mm (3,8–4,4mm); ancho de la cabeza 1,6 mm (1,5–1,9 mm); distancia intertegular 1,3mm (1,2–1,4mm); longitud del ala anterior (desde el margen posterior de la tégula) 3,7mm (3,7–3,9mm). Cabeza $1,1\times$ más ancha que larga; área malar $1,3\times$ el ancho de F3; clípeo aproximadamente $1,5\times$ más ancho que largo; distancia intertorular $1,1\times$ el diámetro torular; distancia tórulo orbital $1,6\times$ el diámetro torular; distancia interocelar $2,2\times$ OD, $1,2\times$ más larga que la distancia ocelocular; distancia ocelo occipital $1,5\times$ OD; escapo $6,5\times$ más largo que ancho, $1,0\times$ el ancho de F3; pedicelo aproximadamente tan largo como ancho, más corto que el F1; flagelómeros más anchos que largos, excepto el ápical más largo que ancho. Mesoescutelo $2,0\times$ más ancho que largo, fóvea basal en forma de V, tan larga como ancha, margen posterior del mesoescutelo con una muesca medial superficial $2\times$ más ancha que larga, ápice postero lateral de la emarginación del mesoescutelo, agudo. Mesoescuto con setas más largas que las del vértex ($2,4\times$ OD); dientes posterolaterales del mesoescutelo con setas largas aproximadamente $2,2\times$ OD; protibia y mesotibia con setas largas (aproximadamente $1\times$ y $1,4\times$ OD). La distancia entre los dientes apicales del margen posterior del mesoescutelo es $2,0\times$ más ancha que larga.

Integumento. Clípeo y área supraclipeal con punturaciones muy pequeñas; frente con punturaciones continuas y conspicuas. Área ocelocular con punturaciones esparcidas. Mesoescuto y mesoescutelo con fóveas ($0,3-0,4\times$ OD). **Color.** Negro, excepto: parte proximal de la mandíbula y labro, rojo o marrón. Antena ferruginosa. Margen lateral del mesoescuto, axilla y ápice postero lateral del mesoescutelo, amarillo. Membrana alar, venas y pterostigma, rojizo o ferruginoso. Superficie proximal de la pro, meso y metabia, en vista externa, amarillo. Tarso, rojizo. Pubescencia amarilla.

Macho. Figura A-8. Similar a la obrera. Longitud total del cuerpo 4,1 mm (3,9 mm); ancho de la cabeza 1,6 mm (1,6 mm); distancia intertegular 1,3 mm (1,2 mm); longitud del ala anterior 3,9 mm (4,1 mm). Cabeza $1,1\times$ más ancha que larga. Área malar $0,5\times$ más ancha que F3. Distancia intertorular $1,5\times$ mayor que el diámetro torular, distancia torulorbital $1,2\times$ el diámetro torular. Distancia interocelar $1,8\times$ OD; y $1,6\times$ más larga que la distancia

ocelocular. Distancia oceloccipital tan larga como OD. Escapo 3,0x más largo que ancho, tan ancho como F3. Pedicelo aproximadamente tan largo como ancho, más corto que el primer flagelómero; flagelómeros más anchos que largos, excepto el apical, más largo que ancho. Mesoescutelo 1,9x más ancho que largo, fovea basal en forma de V, casi tan larga como ancha, margen posterior con muesca amplia 2,6x más ancha que larga, ápices postero laterales del margen posterior del mesoescutelo, agudos.

Color. Negro, excepto: parte proximal de la mandíbula y labro, rojo o marrón. Antena ferruginosa. Margen lateral del mesoescuto, axila y ápices postero laterales del margen posterior del mesoescutelo, amarillo. Manchas en la superficie proximal externa de la pro, meso y metatibia, amarillo. Tarso, rojizo. Venación y pterostigma marrón.

Material revisado. (n= 13♀, 2♂). COLOMBIA: Cauca 3♀, Caloto 1124msnm 27-03-08, M. Cepeda /LABUN20326-28 (LABUN); Quindío, 4♀, Armenia, Jardín Botánico, Nido, Bosque secundario, 18/02/2013 Ap Amaya/ LABUN26108-10 (LABUN); Valle del Cauca, 2♀, Cali, UNIVALLE, Nido1 Sergio Martinez/ LABUN26007, 09 (LABUN); 2♂, *ut supra* /LABUN26008, 26010 (LABUN); 4♀, *ut supra* 05/29/2012 /LABUN 25274-77 (LABUN).

Distribución geográfica. Figura 5-6 En Colombia se distribuye en las regiones andina y pacífica en los departamentos de Cauca, Quindío y Valle del Cauca. Entre los 990–2000m.

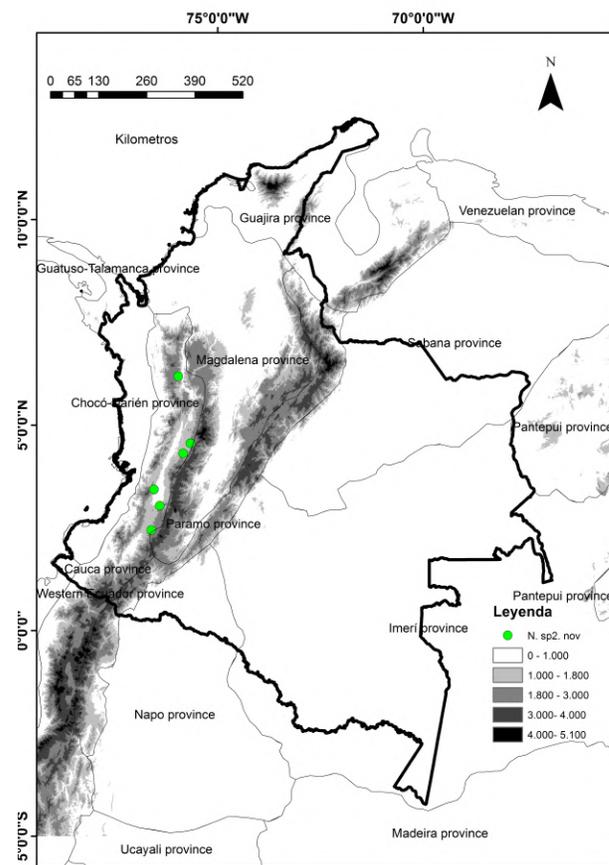


Figura 5-6.: Distribución geográfica de *Nannotrigona n. sp. 2*

Nannotrigona* n. sp. 5*Figuras A-4f, A-5f, A-6f.**

Diagnosis. La especie comparte con *N. tristella* y *N. mellaria* el mesoescutelo con emarginación profunda y semicircular en el margen posterior, mayor que el ancho de la axila; escapo con pilosidades largas (1,2× el ancho del escapo). Se puede separar de estas especies por la emarginación más ancha (1,8–2,0× vs. 1,5–1,6× el ancho de la axila) y la ausencia de bandas amarillas en el margen lateral del mesoescuto.

Descripción. Obrera: Longitud total del cuerpo 4,9mm; ancho de la cabeza 2,0 mm; distancia intertegular 1,9 mm; longitud del ala anterior (desde el margen posterior de la tégula) 4,8mm. Cabeza 1,2× más ancha que larga; área malar igual al ancho de F3; clípeo aproximadamente 1,5× más ancho que largo; distancia inter torular 1,2× el diámetro torular; distancia torulorbital 1,6× el diámetro torular; distancia interocelar 2×OD, 1,2× más larga que la distancia ocelocular; distancia ocelo occipital 1,6×OD; escapo 4,9× más largo que ancho, igual al ancho de F3; pedicelo aproximadamente tan largo como ancho, más corto que el F1; flagelómero más ancho que largo, excepto el apical más largo que ancho. Mesoescutelo 2,0× más ancho que largo, fóvea basal en forma de V, tan larga como ancha, margen posterior del mesoescutelo con una muesca postero medial profunda, 2,1× más ancha que larga, ápice postero lateral de la muesca del mesoescutelo, agudo.

Integumento. Clípeo y área supraclipeal con punturaciones reducidas; frente y área ocelocular con punturaciones continuas y apresadas. Mesoescuto y mesoescutelo, con foveas (0,3–0,5xOD). Metasoma liso y brillante. **Color.** Negro, exceptuando lo siguiente: parte proximal de la mandíbula, roja. Labro, antena, ferruginoso. Mancha amarilla en una cuarta parte del ancho de la axila. Punta lateral del margen posterior del mesoescutelo, amarilla. Pubescencia en el lóbulo pronotal y mesepisterno, blancuzca. Mancha amarilla proximal, en vista externa, en la pro, meso y metabia. Tarso rojo. Membrana alar, negruzca. Pteroestigma y venación, marrón.

Material revisado. (n = 25♀). COLOMBIA, Antioquia, 1♀, Porce. Ant. Calandria R. a. Pescado. 03/06/1997; Allan Smith P. /MEFLG38459 (MEFLG); 1♀, *ut supra*. 22/08/1997 /MEFLG 38486 (MEFLG); 1♀, *ut supra*. Jama/MEFLG38520 (MEFLG); 2♀, *ut supra*. 23/09/1997/MEFLG38472, 87 (MEFLG); 1♀, *ut supra*. Cancana R. B, jama, 02/07/1997/MEFLG38476 (MEFLG); 1♀, *ut supra*. La Picardia P., jama, 09/07/1997 /MEFLG 38471 (MEFLG); 1♀, *ut supra*. 14/08/1997 /MEFLG 38513 (MEFLG); 1♀, *ut supra*. Pescado, 21/08/1997/ MEFLG38475 (MEFLG); 1♀, *ut supra*. 01/10/1997/ MEFLG38502 (MEFLG); 2♀, *ut supra*. Jama, 02/10/1997/ MEFLG38470, 83 (MEFLG); 1♀, *ut supra*. Normandia R.b. jama, 07/06/1997/ MEFLG38535 (MEFLG); 5♀, *ut supra*. MEFLG38466, 68, 89, 95, 98 (MEFLG); 2♀, *ut supra*. 17/09/1997/ MEFLG38463, 527 (MEFLG); 2♀, *ut supra*. 19/09/1997/ MEFLG38505, 09 (MEFLG); 2♀, *ut supra*. 08/10 /1997/ MEFLG 38531, 36 (MEFLG). PANAMA: **Darién**, 1, Cana Biological Station, 500–550 m, 7°45'18", N, 77°41'6"W, 03 Jun 1996; J. Ashe, R.Brooks, PAN1AB96 015, ex: *Ludwigia* sp. / SM0034620 (SEMC); 1, *ut supra*, 04 Jun 1996; PAN1AB96 017, ex: *Clibadium surinamensis* (SEMC).

Distribución geográfica. Figura 5-7. En Colombia se distribuye en el Chocó Biogeográfico. En los departamentos de Antioquia y Valle del Cauca. Entre los 650–1045m. En Panamá se encontró en la zona del Darien.

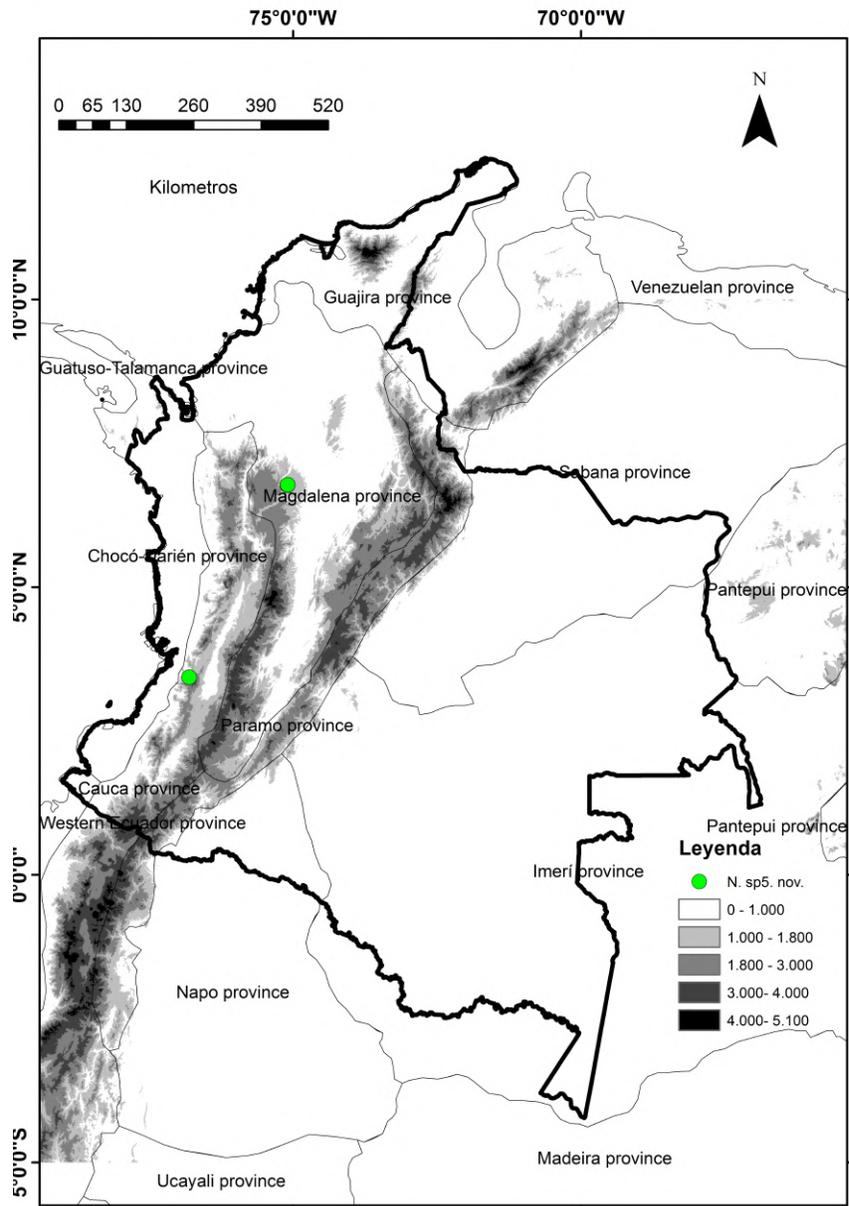


Figura 5-7.: Distribución geográfica de *Nannotrigona n. sp. 5*

5.4.3. Grupo testaceicornis

N. melanocera (Schwarz, 1938)

Trigona (Nannotrigona) testaceicornis melanocera Schwarz, 1938: 485 [Holotipo: USNM 53067; obrera, Santa Helena, Bolivia]

Figuras A-4g, A-5g, A-6g.

Diagnosis. La especie se reconoce porque presenta pilosidades curvas y largas en el margen interno del escapo ($1,7\times$ el ancho del escapo); el margen posterior del mesoescutelo poco profundo, con una emarginación superficial y angosta, del mismo ancho que la axila. Se parece a la especie *Nannotrigona* n. sp. 3. en la emarginación angosta, pero en esa especie, las setas en el escapo son cortas ($0,5\times$ ancho del escapo), antenas ferrugíneas.

Descripción. Macho. Figura A-9. Longitud total del cuerpo 4,3mm; ancho de la cabeza 1,8 mm; distancia intertegular 1,3 mm; longitud del ala anterior (desde el margen posterior de la tégula) 4,0mm. Cabeza $1,2\times$ más ancha que larga; área malar $0,4\times$ el ancho de F3; clípeo aproximadamente $1,6\times$ más ancho que largo; distancia inter torular $1,1\times$ el diámetro torular; distancia torulorbital $0,9\times$ el diámetro torular; distancia interocelar $1,7\times OD$, $1,9\times$ más larga que la distancia ocelocular; distancia ocelo occipital $1,4\times OD$; escapo $3,3\times$ más largo que ancho. Margen posterior del mesoescutelo con emarginación triangular angosta, $3,0\times$ más ancha que larga. Ápices laterales de la emarginación, agudos. Setas en el escapo, simples, largas (al menos $1,0\times$ el ancho del escapo). Mesoescuto con setas más cortas que las del vértex ($0,5\times OD$ vs. $0,9\times OD$). Mesoescutelo con setas más largas que las del mesoescuto ($0,7\times OD$); pro, meso y metatibia con setas cortas en el margen externo ($0,2-0,3\times OD$). Clípeo y área supraclipeal con punturaciones superficiales; frente con punturaciones continuas y apesadas como las del área ocelo ocular.

Integumento. Clípeo y área supraclipeal con punturaciones muy pequeñas. Frente con punturación continua y muy marcada. Punturación en el área ocelocular continua, poco profunda. Las foveas en el mesoescuto y el mesoescutelo más pequeñas que *N. mellaria* ($0,2\times OD$). Fovea basal en forma de V ($1,6\times$ más ancha que larga). Foveas del mesoescuto y del mesoescutelo grandes e irregulares ($0,2-0,4\times OD$) que le dan una apariencia opaca.

Color. Negro, excepto lo siguiente: mandíbula y labro, rojizo. Antena pardas a negruzcas. Axila amarilla, dientes laterales del margen posterior del mesoescutelo y el margen externo de la metatibia. Tarsos rojizos. Venas y pterostigma de color marrón oscuro. Pubescencia de color amarillo, excepto setas plumosas en el prosoma y mesosoma, blanquecinas.

Material revisado. (n= 390♀, 3♂) COLOMBIA: Amazonas, 1♀, Leticia km 5 Via Amacayacu, 96m, 30/09/1986, David Roubik/ LABUN22118 (LABUN); 6♀, Mirití, P. Rastrojo, 100msnm, 14-Ago-84; Jackeline P /LABUN12806-11 (LABUN); 12♀, *ut supra*. F. Fernan-

dez /LABUN12812–17 (LABUN); 6♀, *ut supra*. 15-Ago-84; Jackeline P /LABUN12818, 19, 21–22, 28 (LABUN); 2♀, *ut supra*. 15-Ago-84, F. Fernandez /LABUN12820, 29 (LABUN); 2♀, *ut supra*. R. Ospina /LABUN12830–31 (LABUN); 3♀, Amacayacu PNN, Matamata, 100msnm, 25-Ago-97, M. Sharkey /LABUN23313–15 (LABUN); 3♀, PNN Amacayacu Camino a San Martín, 150m, 3° 41'N 70° 15'W 01 03 2004/ IAVH-E-180963, 64, 180966 (IAVH-E); 7♀, PNN Amacayacu Matamata, 150m, 3° 41'S, 70° 15'W 08 03 2000/IAVH-E-181009, 10,12,13,20,23, 26 (IAVH-E); 1♀, Araracuara 1977-07-21 /ICN-MHN HY-2636 (ICN-MHN); 2♀, Corregimiento Puerto Santander, 180m, 08/09/1994, G. Gangi /LABUN22119,20 (LABUN); 1♀, Paraná Río Igara 300m 1977-09/ ICN-MHN HY-2638 (ICN-MHN); 1♀, Paraná Río Igara Km 15 vía la Chorrera 300m 1975-04 /ICN-MHN HY- 2635 (ICN-MHN); **Arauca**, 1♀, Tame Bosque de galería Bosque de galería 896m, 06° 23'58'71° 56'27,20 W, Mijares F, borde del camino /CEO1131 (CEO); **Casanare**, 4♀, Agua clara Hda. Don Antonio 600m 1970-03-15 /ICN-MHN HY-2630–331 (ICN-MHN); 2♀, Villanueva, 300msnm, 19-Oct-85, O. Cepeda, G. Linares /LABUN12709,10 (LABUN); **Caquetá**, 4♀, Florencia, Amazonía, 450msnm, 07-Abr-96, V. H. Gonzalez, M. Piñeros /LABUN23221–24 (LABUN); 25♀, Florencia, U. Amazonía, 450, 18/01/1998, V. H. Gonzalez / LABUN23396, 23406-22,28065-71 (LABUN); 3♀, Vereda Caldas, 450msnm, 26-Oct-96, V. H. Gonzalez /LABUN23225–27 (LABUN); 5♀, Florencia. Cimaz. Macagual, 233m, 1°33'39" N, 75°38'2.67" W, 01/09/2016, J. Jaramillo-Silva /LABUN28744-48 (LABUN); 1♀, Florencia Vda. La Viciosa Centro de Investigaciones Amazónicas, Macagual 250m N 1°30'3,99"W 75°36'22,89", N. Castro-Cortés, 27-sep.-2016, Captura jama /UNAB4375–1 (UNAB); 1♀, *ut supra*. J. Jaramillo 27-sep.-2016, Jama a ras del suelo, en *Theobroma cacao* (Malvaceae) cacao y *T. grandiflorum* (Malvaceae) copoazú /UNAB4375–2 (UNAB); 1♀, *ut supra*. E. Cortés 28-sep.-2016 captura con jama /UNAB4375–3 (UNAB); 1♀, *ut supra*. J. Lagos, 27-sep.-2016, captura manual con red entomológica en *Theobroma cacao* (Malvaceae) cacao /UNAB4375–4 (UNAB); 1♀, *ut supra* J. López, 22-sep.-2016, captura manual /UNAB4375–5 (UNAB); 1♀, Mun. San Vicente del Caguán Santa Rosa 600m, 1° 37'N, 75° 37'W, 07 07 2000 /IAVH-E-27707 (IAVH-E); 1♀, PNN Chiribiquete Solano, Río Cuñare, Bosque Verde Azuloso 18 11 2000 /IAVH-E-180969 (IAVH-E); 1♀, PNN Serranía de Chiribiquete Cuñaré-Amú, bos. tierra firme 300m 0° 13'N 72° 25'W 19 02 2001 /IAVH-E-27722 (IAVH-E); 1♀, San José de Fragua alto del río Yuracaco. Vda. La Esmeralda, 1300m, 1° 20'N, 76° 6'W, 11 09 2000 /IAVH-E-181011 (IAVH-E); **Cundinamarca**, 4♀, Guayabetal, 1400msnm, 23-Mar-93, G. Nates /LABUN14302–05, 14320 (LABUN); 1♀, 20-May-93, G. Nates /LABUN14323 (LABUN); 1♀, Medina, 576msnm, 20-Sep-77, G. Nates /LABUN12427; 12♀, *ut supra*. 22-Sep-77, G. Nates /LABUN12428, 32–34, 38–46 (LABUN); 7♀, *ut supra*. Verulina /LABUN12429,12431, 35–37, 12441, 45 (LABUN); 4, Paratebueno Villanueva, 256m 4°22'35.71" N, 73°12'34.59" W, Al vuelo 22/09/1977, G. Nates-Parra /LABUN12453, 55, 57, 59; 10♀, Paratebueno, 256msnm, 22-Sept-77, G. Nates /LABUN12447,48, 51–57 (LABUN); 3♀, Tocaima, 400msnm, 28-Ago-76, G. Nates /LABUN12234–36 (LABUN); Guaviare, 1♀, San José del Guaviare Insp. de Tomanchipán Río Inírida Camino a la Laguna,1996-01/ IAVH-E-23586 (IAVH-E); Meta, 2♀, 24-May-03, G.

Nates /LABUN16488, 89 (LABUN); 2♀, 22-Sept-07, G. Nates /LABUN19862, 19868 (LABUN); 4♀, Acacias, 500msnm, 24-May-03, G. Nates y estudiantes /LABUN16487, 16490, 91, 17017 (LABUN); 1♀, Acacias, Cementerio, 498msnm, 05-Jun-77, G. Nates /LABUN12412 (LABUN); 10♀, *ut supra*. 28-Mar-03, J. Mora, B. Mantilla /LABUN15668, 78–79, 15685, 86, 88, 89, 91–93 (LABUN); 6♀, *ut supra*. 29-Mar-03, J. Mora, B. Mantilla /LABUN15678, 15688, 89, 15691–93 (LABUN); 3♀, *ut supra*. D. Velez, P. Baquero /LABUN15393, 94, 97 (LABUN); 1, Acacias, Vda. San José. 04-Ago-04, E. Palacios /LABUN23282; 1, Acacias. Vereda San José. Finca Los Yopos 500m 3°58'15,803"N 73°29'28,172"W Colecta al vuelo 12/04/2012, Yeimy Cifuentes /LABUN24672 (LABUN); 5♀, Vereda San Jose, 500msnm, 29-Mar-03, A. Rodriguez, M. Gomez /LABUN15447, 453, 455–57 (LABUN); 14♀, *ut supra*. 15-Abr-03, A. Rodriguez, P. Baquero /LABUN16313–23, 16743, 761, 764, 768 (LABUN); 9♀, Acacias, San Jose, 500msnm, 30-Jul-03, D. Velez, A. Rodriguez /LABUN17133, 38, 42, 43, 17232–36 (LABUN); 6♀, *ut supra*. 05-Ago-04, E. Palacios /LABUN23281, 283–86, 288 (LABUN); 4♀, *ut supra*. 600msnm, 05-Oct-04, M. Cadavid /LABUN21426, 21428, 30 (LABUN); 1♀, *ut supra*. A. Parra /LABUN21427 (LABUN); 1♀, *ut supra*. 22-Sep-05, L. Peña /LABUN22494 (LABUN); 4♀, *ut supra*. 23-Sep-05, D. Melo /LABUN21719, 20, 22, 22495 (LABUN); 1♀, *ut supra*. Colegio Agropecuario, 604msnm, 06-Feb-06, A. Parra /LABUN21522 (LABUN); 4♀, *ut supra*. 604msnm, 07-Feb-06, G. Nates /LABUN21524, 526, 542, 546 (LABUN); 3♀, Chichimene, 700msnm, 30-Jul-03, P. Baquero, M. Mantilla /LABUN17214, 15, 17248 (LABUN); 5♀, *ut supra*. Colegio, 700msnm, 26-Sep-03, O. Rojas /LABUN18320, 21, 333, 350–51 (LABUN); 1♀. Cumaral, 452msnm, 16-abr-03, A. Parra, B. Mantilla /LABUN16075 (LABUN); 6♀, Cumaral, cementerio, 29-jun-03, E. Palacios, B. Mantilla /LABUN17547, 49–51, 556, 575 (LABUN); 6♀, Cumaral, Villacumare, A. Parra, A. Rodriguez. 28-jul-03 /LABUN17424–26, 17437, 38, 17474 (LABUN); 3♀, Cumaral, cementerio, 03-Ago-03, A. Rodriguez, D. Velez /LABUN16451–53 (LABUN); 1♀, Cumaral, Orotoi, 600m, A. Parra, 10-Feb-06/LABUN21521, 23 (LABUN); 21♀, Cumaral, Balneario, San Antonio, M. Gomez, 16- Nov, 03 /LABUN16607–10, 612–18, 620–24, 628–631, 17340, 347 (LABUN); 1♀, Mesetas El piñal Km 17 vía Villavicencio-Pto. López Fca. La Libertad 330m, N 4°3'27,93", W 73°28'0,33", 29-sep.-2015, J. Cancino /UNAB4375 (UNAB); 1♀, PNN Sierra de La Macarena Caño Curía. Parcela, 460m, 3° 21'N, 73° 56'W, 24 12 2001 /IAVH-E-11242 (IAVH-E); 6♀, PNN Sierra de La Macarena Casino, 490m, 3° 21'N, 73° 56, 05 03 2004 /IAVH-E-180986–91 (IAVH-E); 1♀, PNN Sierra de La Macarena Las Dantas, 20 12 1986 /IAVH-E-23587 (IAVH-E); 2♀, PNN La Paya, 1979-08-03 /ICN-MHN HY-2640,41 (ICN-MHN); 4♀, Puerto Caldas, Vereda Las Brisas, 08-Jun-92, O. Cepeda /LABUN12268–71 (LABUN); 1♀, Puerto Caldas, Vereda La Cubillera, 400m, 21-Mar-93, Prof. I /LABUN14307 (LABUN); 1♀, Puerto Lopez 22 11 1987 /IAVH-E-23584 (IAVH-E); 1♀, Puerto Lopez Posada L. 05/09/1957 En maleza /CORPOICA187-19 (CORPOICA); 1♀, Puerto López, 177m, N 4°05'59"W, 72°57'19", S. Villalobos, 2-nov.-2011, Captura manual en pastos bajos /UNAB4375 (UNAB); 1♀, Puerto López, 178m, N 4°05'59"W, 72°57'19", S. Rojas, 2-nov.-201, Captura manual en *Zea mays* (Poaceae)-maíz /UNAB4375 (UNAB); 4♀, Puerto López, 365msnm, Jun-85, M. Amaya /LA-

BUN12846–12849 (LABUN); 2♀, Puerto López, 30-Jun-85, F. Romero /LABUN12803, 04 (LABUN); 1♀, Puerto López, Jul-85, G. Nates /LABUN12845 (LABUN); 1♀, Puerto López, vía alto Menegua, 01-Jul-85, W. Cubillos /LABUN12805 (LABUN); 1♀, Puerto López, Dic-85, G. Nates /LABUN12802 (LABUN); 1♀, Restrepo, Vda. Menegua 290m, 1984-04-16 /ICN-MHN HY-2642 (ICN-MHN); 10♀, Restrepo, cementerio, 570msnm, 30-Mar-03, A. Rodriguez /LABUN16036, 37, 044, 063, 16237, 16241–245 (LABUN); 5♀, Restrepo, Rancho Camana, 30-Mar-03, D. Velez /LABUN16072, 16228–31 (LABUN); 4♀, Restrepo Rancho Camana, 16-Abr-03, E. Palacios /LABUN16430–32, 16791; 3♀, Restrepo, 16-Abr-03, A. Rodriguez /LABUN16440, 16858, 16885 (LABUN); 2♀, Restrepo, Salinas, 29-Jun-03, Nates, Baquero, Quijano /LABUN17518, 19; 1♀, Restrepo Casa don Felix, 27-Sep-03, M. Gómez /LABUN18337 (LABUN); 1♀, Restrepo, Cementerio, 23-May-03, G. Nates /LABUN17033 (LABUN); 1♀, Restrepo, Caney Alto, 28-Mar-03, D. Velez /LABUN17005 (LABUN); 3♀, Restrepo, Caney Alto Oriental, 23-May-03, D. Velez, C. Quijano /LABUN16939, 40, 43 (LABUN); 1♂ Villavicencio, Universidad de los llanos, A. Pulido, C. Gomez y D. Triana /LABUN26604 (LABUN); 1♂, *ut supra*. Electiva-I-2013/ LABUN26601 (LABUN); 1♂, *ut supra*. M. Henao/ LABUN26603 (LABUN); 1♀, Villavicencio Vda. El Cairo Fca. La Amapola, 800m, N 4°09', W 73°39', A. Silva, 8-Abr-2001 /UNAB4375 (UNAB); 1♀, Villavicencio, 1984-04-16 /ICN-MHN HY-2639 (ICN-MHN); 1♀, Villavicencio, EBTRF, 467msn, 25-Jul-00, G. Nates /LABUN18655 (LABUN); 5♀, Villavicencio, Cementerio, 700msnm, 28-Mar-03, D. Velez, P. Baquero /LABUN15393–35, 15937, 15405 (LABUN); 2♀, Villavicencio, El Barzal, 14-Abr-03, E. Palacios, P. Baquero /LABUN16723, 31 (LABUN); 1♀, Villavicencio, Jardin Botanico, 18-Abr-03, G. Nates /LABUN16834; 1♀, *ut supra*. 640msnm, 06-Oct-04, M. Cadavid /LABUN21431 (LABUN); 2♀, Villavicencio, 25-May-03, G. Nates /LABUN16976, 16980 (LABUN); 1♀, Villavicencio, Caño El Buque, 920msnm, 30-Jun-03, P. Baquero, C. Quijano /LABUN17280 (LABUN); 1♀, Villavicencio, Unillanos, 29-Jun-03, D. Velez, A. Rodriguez /LABUN17126 (LABUN); 9♀, Villavicencio, Cementerio, 700m, 25-Sep-03, O. Rojas /LABUN18293, 18297, 18308, 18310–15 (LABUN); 1♀, Villavicencio, La libertad, 26-Feb-04, C. Castro /LABUN19114 (LABUN); 1♀, *ut supra*. 27-Feb-04 /LABUN19116 (LABUN); 1♀, Villavicencio, Cementerio, 29-sept-07, G. Nates / LABUN19851 (LABUN); 3♀, Villavicencio, 500msnm, Electiva 2007, 20-Sept-07 /LABUN19615–17 (LABUN); 1♀, Villavicencio, La Coralina, 29-Jul-03, E. Palacios, B. Mantilla /LABUN17472 (LABUN); 6, Villavicencio. Universidad de los llanos 500m 4°08'46,42" N 73°38'34,33" W Electiva I, 13/04/2013 /LABUN26586, 97–602 (LABUN); Putumayo, 1♀, Estación Biológica Mosiro-Itajura (Caparú) Cabaña Viviano Cocha, 320m, 0°74'56"W, 15 10 2001 /IAVH-E-27445 (IAVH-E); 6♀, PNN La Paya Cabaña Chagra, 320m, 0°74'5601 11 2001 /IAVH-E-181014-19 (IAVH-E); Vaupés, 4♀, Centro Ambiental, 60m, 1°4, 69°31'W, 20 01 2003/ IAVH-E-180983-85, 181003 (IAVH-E); Vichada, 7♀, Gaviotas, Cabo Urimica, 168msnm, 10-May-85, Olga I. Cepeda/LABUN12702–08 (LABUN).

Nidificación. La especie está reportada para cementerios de la cordillera oriental (Nates-Parra *et al.*, 2006b). Observaciones personales en campo, en las localidades de Villavicencio (Meta) y Florencia (Caquetá), muestran la presencia de tubos de entrada en nidos silvestres, en troncos de árboles vivos, árboles muertos y tumbas de cementerios. No se estudió la variación, ni la distribución de nidos en ambas localidades. Estas observaciones son descriptivas. El tubo de entrada oscila entre 1,5 cm y 2,5cm de diámetro, con longitudes entre los 2,8 cm y los 4,5cm. En árboles vivos pueden llegar a los 6,0 cm, mientras que en las tumbas el largo puede medir tan sólo 1,9 cm. El ancho del cerumen del tubo oscila entre 0,1 y 0,2 cm. El color del tubo varía según el sustrato donde las abejas nidifiquen, pero no hay todavía un estudio que pueda relacionar sustrato con pigmentación del tubo. Sería interesante hacer un estudio comparativo entre los sustratos de nidificación y la forma, longitud y color de los tubos. También sería interesante comparar las abundancias de los nidos que se encontraron en el 2006 (Nates-Parra *et al.*, 2006b) y los nidos que se encuentran ahora en el departamento del Meta.

Comentarios. Los ejemplares que se revisaron de la localidad de Florencia (Caquetá) presentan diferencias en el color de la antena, que según el Holotipo es negro, mientras que para esta localidad es marrón brillante. Aunque el color marrón brillante es muy común en estos ejemplares, no se encontraron evidencias morfológicas para considerar estos ejemplares como una nueva especie. Tampoco se encontraron semejanzas entre estos ejemplares y *N. chapadana*, que por su distribución podría llegar a Colombia, y que se distingue de *N. melanocera* por tener el escapo ferrugíneo y fuertes carinas en el propodeo Rasmussen y Gonzalez (2017).

Un análisis previo con morfometría geométrica del patrón de venación del ala anterior mostró sólo dos diferencias poblacionales. Ejemplares que se distribuyen en la vertiente occidental de la cordillera oriental; y ejemplares, en la vertiente oriental de la cordillera oriental (Jaramillo Silva, 2012). Es importante realizar otros análisis morfométricos para valorar si hay caracteres que puedan separar los ejemplares de Florencia de los demás ejemplares de la especie. Por ahora, la hipótesis que se plantea es que en la Amazonía y Orinoquía Colombiana sólo está presente la especie *N. melanocera*. En el presente trabajo no se encontraron ejemplares de *N. chapadana* en Colombia.

Distribución geográfica. Figura 5-8. En Colombia se distribuye en las regiones Orinoquía y Amazonía. Se encuentra en los departamentos de Amazonas, Arauca, Caquetá, Casanare, Meta, Putumayo, Vaupés, Vichada. Entre los 60–1800m. En el Neotrópico se reporta en Argentina, Bolivia (El Beni, La Paz, Santa Cruz); Brasil (Acre, Amazonas, Rondônia); Ecuador (Morona- Santiago, Napo, Sucumbíos); Perú (Junín, Madre de Dios, Pasco, San Martín); Venezuela (Aragua, Miranda) (Camargo y Pedro, 2007; Alvarez *et al.*, 2016; Rasmussen y Gonzalez, 2017; Alvarez y Lucia, 2018).

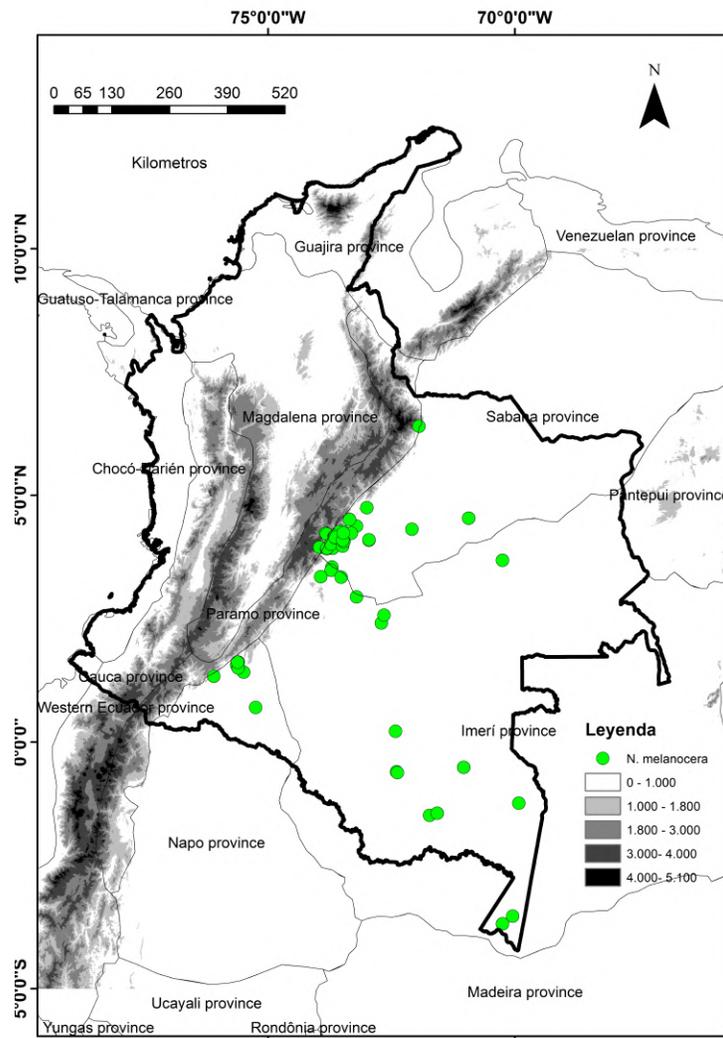


Figura 5-8.: Distribución geográfica de *N. melanocera*

Nannorigona* n. sp. 3*Figuras A-4h, A-5h, A-6h.**

Diagnosis. Esta especie se asemeja a *N. melanocera* por su emarginación posterior del mesoescutelo, angosta. Sin embargo, las especies se reconocen fácilmente por la longitud de las pilosidades en el escapo. En *Nannotrigona* n. sp. 3. las pilosidades son $0,5\times$ el ancho del escapo. La obrera de esta especie se asemeja a la especie centro americana *N. perilampoides*. Sin embargo, se pueden distinguir por las foveas en el mesepisterno y el mesonoto y la ausencia de pilosidades en el escapo. En *N. perilampoides* las punturaciones son dispersas en el área ocelo ocular, sin pilosidades en el escapo, el lóbulo pronotal no tiene una carina proyectada hacia adelante; alas, marrón. La especie colombiana se distingue por la punturación en el mesepisterno y el mesoescuto, la longitud de las setas en el vértex y en el margen interno del escapo. En *N. perilampoides* las foveas son irregulares, una combinación de pequeñas y grandes máximo $0,5\times OD$, de apariencia opaca. En *Nannotrigona* n. sp. 3 las foveas son uniformes y miden al menos $0,5\times OD$ dándole una apariencia más brillante al mesoescuto y al mesepisterno. Las setas en la frente miden $0,6\times OD$.

Descripción. Obrera (paratipos en paréntesis): Longitud total del cuerpo 4,0mm (3,8–4,0mm); ancho de la cabeza 1,9 mm (1,7–1,9 mm); distancia intertegular 1,2mm (1,2–1,3mm); longitud del ala anterior (desde el margen posterior de la tégula) 3,9mm (3,7–3,9mm). Cabeza $1,2\times$ más ancha que larga; área malar $0,3\times$ el ancho de F3; clípeo aproximadamente $1,5\times$ más ancho que largo; distancia inter torular $1,2\times$ el diámetro torular; distancia torulorbital $1,6\times$ el diámetro torular; distancia interocelar $2\times OD$, $1,3\times$ más larga que la distancia ocelocular; distancia ocelo occipital $1,5\times OD$; escapo $4,9\times$ más largo que ancho, $0,9\times$ el ancho de F3; pedicelo aproximadamente tan largo como ancho, más corto que el F1; flagelómeros más anchos que largos, excepto el apical más largo que ancho. Mesoescutelo $1,3\times$ más ancho que largo, fovea basal en forma de V, tan larga como ancha, margen posterior del mesoescutelo con una emarginación media superficial $3,3\times$ más ancha que larga, ápice postero lateral de la muesca del mesoescutelo, agudo.

Integumento. Clípeo y área supraclipeal con punturaciones suaves; frente y área ocelo ocular con punturaciones continuas. Mesoescuto y mesoescutelo con foveas entre $0,3$ – $0,5\times OD$. **Pilosidad.** Escapo con pelos simples, pocos y muy cortos ($0,3\times$ el ancho del escapo) a lo largo del margen interno. Mesoescuto con setas tan largas como las del vértex ($0,5\times OD$); puntas apicales del mesoescutelo con setas $0,6\times OD$; pro y mesotibia con setas cortas ($0,3\times OD$). **Color.** Negro, excepto: mitad proximal de la mandíbula y labro, rojo. Antena, ferruginoso. Margen lateral del mesoescuto, axila y dientes laterales del margen posterior del mesoescutelo, amarillo. Máculas en la superficie proximal de la pro, meso y metatibia, amarillo. Tarso, rojizo. Membrana alar negra, venas y pterostigma, marrón. Pubescencia amarilla.

Descripción. Macho. Figura A-10. Longitud total del cuerpo 4,3 mm; ancho de la cabeza 1,8 mm; distancia intertegular 1,3mm; longitud del ala anterior 3,9mm. Cabeza 1,2× más ancha que larga. Área malar aproximadamente 0,4× el ancho de F3; clípeo 1,5× más ancho que largo; distancia intertorular y torulorbital 1,3× el diámetro torular; distancia interocelar 1,7× OD, 2,2× más largo que la distancia ocelocular. Distancia ocelo occipital 1,3× OD; escapo 2,7× más largo que ancho. Mesoescutelo con emarginación mesial en el margen posterior, semicircular 3,0× más ancha que larga (más superficial que la obrera), punta lateral del mesoescutelo, obtusa (más agudo en la obrera). Pilosidades en el escapo, cortas (0,5× el ancho del escapo); pilosidad en el mesoescuto tan larga como la del vértex (0,4× OD); pilosidad en el mesoescutelo 2,0× el largo de la pilosidad del mesoescuto (0,8× OD); protibia y mesotibia con pilosidad diminuta (0,3–0,4× OD).

Integumento. Clípeo y área supraclipeal con punturaciones suaves; frente y área ocelocular con punturaciones continuas. Mesoescutelo con foveas entre 0,3–0,7 OD. Fovea basal del mesoescutelo en forma de V, 1,9× más ancha que larga. Punturaciones continuas en el área ocelocular. Muesca posterior del mesoescutelo, superficial (3,0–3,5× más ancho que largo), 1,5× el ancho de la axila. Mesoescuto y mesoescutelo con foveas irregulares (entre 0,3×–0,8×OD). **Color.** Negro excepto: pubescencia amarilla. Mandíbula, labro, clípeo, antena, ala, rojo. Pterostigma marrón. Axila y puntas laterales del mesoescutelo, amarillo. Mancha proximal en la pro, meso y metatibia, amarilla. Tarso, rojo.

Material examinado. (n= 671♀, 5♂). COLOMBIA: Antioquia. 1♀, Betania, 1550m, 5°43'45, 116"N, 75°59'10,563"W, 31/05/2008, J48, G. Nates-Parra /LABUN20713 (LABUN); 1♀, *ut supra*. JG 99/ LABUN20711 (LABUN); 1♀, *ut supra*. JG 99/LABUN20712; 1♀, Antioquia Concordia finca la fortuna, 1700m, 6°3'15,357"N, 75°54'4,167"W, 01/06/2008, en base de heliconias R2G.Guiomar Nates-Parra /LABUN20680 (LABUN); 2♀, *ut supra*. pasadiso R1G. /LABUN20678, 20679 (LABUN); 3♀, Antioquia Jericó, 1950m, 5°46'12,9"N, 75°45'55,219"W, 01/06/2008, N1 F17–1, G. Nates-Parra /LABUN20726–28 (LABUN); 7♀, Ant. Porce. 1095m, Feb. 1978, *Baccharis trinervis*, A. Molina P. /MEFLG39082–84, 86,89, 106, 176 (MEFLG); 2♀, *ut supra*, en arena rio porce / MEFLG39098, 39101 (MEFLG); 1♀, Ant. Porce 1095m, Feb. 1978, en arena rio porce, A. Molina /MEFLG39101 (MEFLG); 1♀, *ut supra*. playa río/ MEFLG39080 (MEFLG); 2♀, Ant. Porce, 1095m, Oct. 1976, *Sida* sp. A. Molina P. /MEFLG39091, 94 (MEFLG); 20♀, Ant. Porce. 1095m, Feb. 1991, Colectando agua, A. Molina P. /MEFLG8741–1–MEFLG8741–20 (MEFLG); 1♀, Ant. Amalfi, Porce. Tenche B. 1000m,03/10/1997, jama, Allan Smith P. /MEFLG39061 (MEFLG); 3♀, Ant. Encanto, Porce. Santa Lucia R.b., 1020m, 10/07/1997, Pescado, Allan Smith P. /MEFLG39046,39050, 39058 (MEFLG); 4♀, *ut supra*. 04/07/1997, jama, Allan Smith P. /MEFLG39049, 52, 54 –56 (MEFLG); 2♀, Ant. Porce. Calandria R. a. 1010m, 22/08/1997, Pescado, Allan Smith P. /MEFLG39057, 39060 (MEFLG); 2♀, *ut supra*. 31/10/1997, jama, Allan Smith P /MEFLG39044, 39051 (MEFLG); 3♀, Ant. Porce. Picardía P., 970m,

02/10/1997, Pescado, Allan Smith P. /MEFLG39043, 48, 62 (MEFLG); 2♀, *ut supra.*, 14/08/1997, jama, Allan Smith P./ MEFLG39045, 63 (MEFLG); 3♀, Ant. Yolombó Porce. Normandia R.b, 1045m, 04/11/1997, Pescado, Allan Smith P./ MEFLG38460, 38482, 39041 (MEFLG); 1♀, *ut supra.*, 30/10/1997/ MEFLG39047 (MEFLG); 2♀, *ut supra.* 18/ 09/ 1997/ MEFLG39065, 66 (MEFLG); 3♀, *ut supra.*, 30/10/1997, jama, Allan Smith P./MEFLG39042, 53, 59 (MEFLG); 1♀, *ut supra.*, 17/09/1997, jama Allan Smith P./ MEFLG39064 (MEFLG); 12♀, Antioquia,SAN JERÓNIMO, 780m, Feb. 1978, En flor *Bombax* sp. A. Molina /MEFLG 39087, 88, 90, 92, 93, 96, 99, 103–105, 109, 120 (MEFLG); 29♀, *ut supra.* En Flor *Melicocca bijuga*, A. Molina /MEFLG39097, 100, 102, 107, 108, 110–119, 121 – 144 (MEFLG); 32♀, ANTIOQUIA, SANTA BÁRBARA Ver. Damasco, 1156m, Abr. 1978, A. Molina P. /MEFLG39185, 39145– 175 (MEFLG); 1♀, *ut supra.* Oct. 1978, A. Molina P. /MEFLG39196 (MEFLG); 1♀, ANTIOQUIA Sata Fe de Antioquia, 500m, Jul. 1975, ajonjolí, G. Yepes /MEFLG39079 (MEFLG); 1♀, ANTIOQUIA Tarazá, 1560m, Jul. 1975, A. Madrigal/MEFLG 39078 (MEFLG); 12♀, Antioquia. Santo Domingo. Porcesito, 1975m, 03/09/1977, G. Nates-Parra/ LABUN12415 26 (LABUN); 3♀, Antioquia. Santo Domingo. Ver. El Limón, Jul. 1975, En Compositae, R. Añez /MEFLG39081, 85, 95 (MEFLG); 14♀, Antioquia, Yalí, Restrepo E. 27/10/1956, En maleza /CORPOICA 187–19 (CORPOICA); 1♀, Bolivar. Turbaco, Jardín Botánico Guillermo Piñares, 130m, N 10°19', W 75°26', 18/07/2011, Captura manual, R. del Valle /UNAB4377 (UNAB); 1♀, Boyacá. Otanche. La curubita. 574m, 04/112007, G. Nates-Parra/ LABUN19221 (LABUN); 1♀, *ut supra.*, P. Montoya /LABUN19240 (LABUN); 1♀, Boyacá. Buena Vista. Vereda Dominguito, 2200m, 5°30'41"N, 73°56'31"W, 26/05/2009, Cultivo de Gulupa, Julian Medina /LABUN21646 (LABUN); 1♀, Boyacá. Miraflores, 1442m, N 5°14', W73°08', 20–Abr–2012, Captura manual, J. Díaz /UNAB4377 (UNAB); 1♀, Boyaca, Moniquira, Vereda Naranjal, D. Triana /LABUN28732 (LABUN); 6♀, Boyacá. San Mateo. 2300, 20/08/2008, Diana Obregón /LABUN21099–21104 (LABUN); 1♀, Boyacá, Togüí, Vda. Carare, Hda. El Pedregal, 1650m, N 5°56'13', W 73°30'48", 12–Abr–2008, Captura con jama en *Saccharum officinarum* (Poaceae)–caña *Saccharum officinarum* (Poaceae), L. De antonio /UNAB4377 (UNAB); 1♀, Cesar. Pueblo Bello, 1085m 27/04/2010, M. Cepeda/LABUN20381–86 (LABUN); 1♀, Cundinamarca. Anapoima. Vereda Cabral Country Club Mesa de Yeguas, 600m, 01/01/2005, L. Ucros /LABUN21373 (LABUN); 1♀, *ut supra.* 710m 25/10/1980, O.Cepeda /LABUN13620 (LABUN); 3♀, Cundinamarca. Anolaima. 1700m, 4°45'48"N, 74°27'53"W, 27/06/1985 /LABUN12865–67 (LABUN); 13♀, *ut supra.* A. 28/06/1985, Marisol A. /LABUN12832–844, 68 (LABUN); 14♀, Cundinamarca. Arbelaez, 1410m, 21/08/1976, G. Nates-Parra3 /LABUN12215 – 23 (LABUN) (LABUN); 1♀, *ut supra.* 18/02/1978, G. Nates-Parra /LABUN12522 (LABUN) (LABUN); 1♀, *ut supra.* 27/02/1980, A. Lievano /LABUN12602 (LABUN); 3♀, *ut supra.* 28/06/1980, A. Lievano /LABUN12606, 08, 10 (LABUN); 1♀, *ut supra.* Pecho de un pato, A. Lievano /LABUN12603 (LABUN); 2♀, *ut supra.* 28/06/1980, C. Vergara/ LABUN12607, 09 (LABUN); 1♀, *ut supra.* Cementerio, 1570m, 4°16'22,05"N, 74°24'57,65"W, 24/11/2000, G. Nates-Parra /LABUN22794 (LABUN); 27♀, Cundinamarca. Arbelaez. Vía al Lago, 1/03/1978, G. Nates-

Parra /LABUN12473–84, 87–91, 93, 95–601 (LABUN); 3♀, *ut supra*. 24/05/1980, En mimosa pudica, G. Nates-Parra /LABUN12592, 94, 99 (LABUN); 4♀, Cundinamarca. Arbelaez, 28/06/1980, G. Nates-Parra /LABUN12604, 05, 11, 12 (LABUN); 1♀, *ut supra*. En excremento de caballo, A. Lievano /LABUN12613 (LABUN); 1♀, *ut supra*. En piscina, G. Nates-Parra /LABUN12614 (LABUN); 1♀, Cundinamarca. Cachipay. 1600m 27/02/1984, A. Mutis /LABUN12651 (LABUN); 7♀, Cundinamarca. Cachipay. Vereda Puerto Lopez, Nido 1, A. Varón /LABUN28737–43 (LABUN); 1♀, Cundinamarca. El peñón. Vereda Guanaca, 13/08/1983/ LABUN12652 (LABUN); 1♀, Cundinamarca. 1♂, Cundinamarca, Fusagasugá, 1490m, 07-Apr-2011; Nates-Parra /LABUN22341 (LABUN); Fusagasuga. F. Shukaken, 1765m, 25/03/2001, nido termitero, U. Moreno /LABUN20942; 1♀, Cundinamarca, Fusagasugá, 1700m, N 4°20, W 74°21, 29/03/1997, A. Barrera Leg /UNAB4374; 1♀, Cundinamarca. Fusagasugá 1765 4°2014N 74°2152W12/11/2009, Electiva 2009 /LABUN22127; 2♀, Cundinamarca. Fusagasugá, 07/12/1977, G. Nates-Parra /LABUN12463, 64; 1♀, Cundinamarca. Fusagasugá, 1765m, 08/12/1977, G. Nates-Parra /LABUN12464; 1♀, Cundinamarca. Fusagasugá, 19/12/1981, Entrando al nido, O.Cépeda /LABUN12729–31; 7♀, Cundinamarca. Fusagasugá Vereda Bosachoque. Finca La maría, 1405m 4°22'35,497" N, 74°23'17,396" W, 21/04/2007, M1 En nido. Electiva I 2007 /LABUN22646–50, 699, 22700 (LABUN); 3♀, *ut supra*. Nido 2 Electiva I 2007 /LABUN22701–03 (LABUN); 2♀, *ut supra*. 15/11/2009, LABUN21920, 21 (LABUN); 2♀, *ut supra*. 16/11/2009, En roble /LABUN21924, 25 (LABUN); 2♀, *ut supra*. 20/11/2009, Cultivo gulupa/ LABUN21923, 24 (LABUN); 4♀, *ut supra*. 02/05/2009, nido casa señora Gloria Pastas–Acero/LABUN20780–83 (LABUN); 1♂, Cundinamarca, Paime, 02-Apr-1977; Nates-Parra /LABUN12318 (LABUN); 1♂, Cundinamarca, Santandercito, cementerio, 1670m, Apr-2004; C. Matiz/ LABUN22152 (LABUN); 1♂Cundinamarca, Quipile, 07-Apr-1978; Nates-Parra /LABUN12529 (LABUN). 4♀, *ut supra*. 20/05/2013, J. Diaz /LABUN28753–56 (LABUN); 5♀, *ut supra*. 07/04/2011, Daniela León /LABUN22328, 52–54, 57 (LABUN); 5♀, *ut supra*. 07/04/2011, Facultad Medicina Veterinaria Zootecnia /LABUN22304, 05, 08–10 (LABUN); 9♀, *ut supra*. Guiomar Nates /LABUN22337, 39–43, 45–47 (LABUN); 1♀, *ut supra*. 12/11/2009, Nido en árbol, Electiva II 2009 /LABUN22487 (LABUN); 4♀, Cundinamarca. Girardot. 289m 14/09/1980, En mandarina, O.Cepeda/ LABUN12628–31; 1♀, Cundinamarca, Guaduas, 1001m, N 5° 04' 12', 'W 74° 35' 53", 07/10/2003, En pastizal, L. Bermúdez /UNAB4374; 1♀, Cundinamarca, Guaduas, 992m 03/04/1983 / LABUN12656 (LABUN); 9♀, *ut supra*. 04/09/1976, G. Nates–Parra /LABUN12175–84 (LABUN); 1♀, Cundinamarca, La Mesa, 1200m N 4°38', W 74° 28', 26–Abr–2003/UNAB4374 (UNAB); 33♀, Cundinamarca. La Mesa. Cementerio, 1300m, 01/05/1988, G. Nates-Parra /LABUN12746, 12771–12801 (LABUN); 1♀, Cundinamarca, La Mesa, El Florian, Aldebaran, 1198m, N 4°9', W 72°60', 19/09/2012, Captura jama, cítricos, L. Zubieta /UNAB4378; 23♀, *ut supra*. 11/04/2002, Angela Rodriguez /LABUN23354–23374, 23393, 98 (LABUN); 22♀, *ut supra*. 23/05/2004, Angela RodriguezLABUN22099, 22100–103, 23375–23397 (LABUN); 1♀, Cundinamarca, La Mesa, Zona Urbana, 1298m, N 4°38'05" W 74°27'57", 12/09/2003, Jama Cultivo de *Mangifera indica* (Anacardiacae)

ceae), A. Forero /UNAB4378 (UNAB); 4♀, CUNDINAMARCA, LA PALMA, Oct. 1976, A. Molina P. /MEFLG39191, 94, 95, 99 (MEFLG); 3♀, Cundinamarca. La Palma. Afuera del pueblo. 1500m, 14/08/1983, En Orquídeas, A. Lievano /LABUN12680–82 (LABUN); 5♀, Cundinamarca. La Palma. Escuela Kennedy, 1500m, 5°21'30,36"N, 74°23'26,46"W, 22/07/1983, extrayendo resinas /LABUN12648, 49, 53–55 (LABUN); 17♀, Cundinamarca. La Palma, 02/10/1976, G. Nates-Parra /LABUN12243–262 (LABUN); 4♀, Cundinamarca. LaVega. 1647m, 28/11/1980, H. Briceño /LABUN12632–35 (LABUN); 2♀, *ut supra*. 28/02/1981, H. Briceño/LABUN12670–71 (LABUN); 4♀, Cundinamarca. Mesitas del Colegio. Cementerio, 1090m, 19/10/1984, F.Fernández /LABUN12712–716 (LABUN); 9♀, *ut supra*. G. Nates-Parra /LABUN12855–63 (LABUN); 13♀, *ut supra*. 07/08/1976, G. Nates-Parra /LABUN12185–197 (LABUN); 4♀, Cundinamarca. Nimaima. 26/09/1976, G. Nates-Parra /LABUN12237–41 (LABUN); 1♀, Cundinamarca, Nocaima, 1105m, N 5° 04' 18", W 74° 22' 61", 26/09/2003, en cultivo de *Saccharum officinarum* (Poaceae) caña, F. Moreno /UNAB4374 (UNAB); 7♀, Cundinamarca. Pacho, 02/03/1978, G. Nates-Parra /LABUN12515–21 (LABUN); 1♀, Cundinamarca, Pacho, Hotel California, 1905m, N 5°07', W 74°09', 28/09/1997, M.A. y D.R. Leg /UNAB4374 (UNAB); 4♀, CUNDINAMARCA. PAIME. Abr. 1977, Nido en ladrillo, G. Nates /MEFLG39177–81; 2♀, *ut supra*. A. Molina P. /MEFLG39190, 91 (MEFLG); 15♀, Cundinamarca. Paime. Vereda Tautao, 1400m, 07/01/1999, O. Mahecha /LABUN23080–84, 95, 23111–119 (LABUN); 16♀, *ut supra*. 18/04/1999, Oscar Mahecha /LABUN23141–160; 20♀Paime, 960m 02/09/1977, Al vuelo, G. Nates-Parra /LABUN12324, 25 12402–07, 12312–323 (LABUN); 13♀, *ut supra*. 12/03/1977 /LABUN12273–12287; 18♀, *ut supra*. 13/10/1977, G. Nates-Parra /LABUN12290–302, 305–211 (LABUN); 2♀, Puerto Salgar. Vereda Rio Negro. 01/04/1983, R. Ospina /LABUN12658, 59 (LABUN); 1♀, *ut supra*. 01/04/1983, F. Fernández R. Ospina A. Lievano /LABUN12723 (LABUN); 37♀, Quipile. 8/04/1978, G. Nates-Parra /LABUN12527–12574 (LABUN); 5♀, Ricaurte. Vereda limoncito, 500m, 24/11/1983, R. Ospina /LABUN12850–54, 657 (LABUN); 5♀, San Antonio Tequendama cementerio, 04–Abr–04, N.M. Valderrama /LABUN 22165–69; 38♀, Santandercito Cementerio, 1670msnm 01–Abr–2004, Electiva 2004 /LABUN22065–22096, 22175–180 (LABUN); 2♀, Santandercito Cementerio 1670msnm 04–Abr–04, C. Matiz /LABUN22151, 22154 (LABUN); 2♀, Santandercito Cementerio 1670msnm 01–Abr–2004, MAR /LABUN22097, 22098 (LABUN); 13♀, Santandercito I–2004., A. Reyes /LABUN22133, 22134–39, 22143–48 (LABUN); 1♀, Sasaima, 1203msnm, 25–Nov–75, O. Vargas /LABUN12204 (LABUN); 22♀, Sasaima, 14–Ago–76, G. Nates /LABUN12187–89, 12192, 93, 95, 97, 99, 12201–12207, 12209–12214, 12263, 12265 (LABUN); 1♀, Sasaima, 14–Ago–76, Nates–Villa, /LABUN12742 (LABUN); 3♀, Silvania, 1470msnm, 3–dic–77, G. Nates /LABUN12460–62 (LABUN); 6♀, Tena, 1450msnm, 11–Abr–02, Electiva. I–02, /LABUN17762, 17763, 17768–17771 (LABUN); 2♀, Tena, Cementerio, 1450msnm, Electiva 2004 /LABUN22101, 22102 (LABUN); 4♀, Tena I–2004, A.Reyes /LABUN22148, 22149, 22150, 22151 (LABUN); 3♀, Tena Cementerio, 1670msnm 01–Abr–2004, J. F. manduca /LABUN22156, 22163, 22164; 1♀, Tena Cementerio, 1670msnm, 01–Abr–2004, N.M. Valderrama /LABUN22157 (LABUN);

5♀, Tena Cementerio 1670msnm, 01–Abr–2004, MAR /LABUN22158–22162 (LABUN); 2♀, Tocaima, 400msnm, 28–Ago–76, G. Nates /LABUN12232, 12233 (LABUN); 3♀, La vega, 1230msnm, 29–Nov–80, J. Briceño /LABUN12632, 12634, 12671 (LABUN); 4♀, Útica, 497msnm, 05–Dic–80, Nates–Villa, /LABUN12750–753 (LABUN); 2♀, Vergara, 149msnm, 25–sept–76., G. Nates /LABUN12229, 12230 (LABUN); 10♀, Villeta, 850msnm, 5–Marz–78, G. Nates /LABUN12506–12514, 12743 (LABUN); 1♀, Huila. El pital. Cementerio, 01/04/1994, S. Rodriguez /LABUN14839 (LABUN); 3♀, La Argentina. Betania. 1600 m. N 02° y W 075°56'201' A. Parra /LABUN18409, 410, 18374 (LABUN); 1♀, Palestina. Vereda Santa Bárbara. Finca Lourdes. 1619 m. N01°43'621, W076°07043' 16191° 43'62.1" N 76°07'04,3" W 19/09/2005, A.Parra /LABUN18427, 18434; 4♀, Rivera. Meliponario de Pacho Silva, 02/06/2013, J. M. Roso /LABUN28750, 758–61; 1♀, Rivera. Vereda Alto pedregal, 784m, 24/07/2013, CP00452A. Rodriguez /LABUN26971 (LABUN); 1♀, Rivera. Vereda La Honda. Fca. El Santuario, 13/05/2013, CP00340. A. Rodriguez /LABUN26832 (LABUN); 3♀, Rivera. Vereda los medios, 657m, 12/21/2011, A. Rodriguez /LABUN26236–38 (LABUN); 1♀, Tesalia, Vda. EL Espinal, Fca. Los Cauchos, 830m, N 2°27'49,89", W 75°39'50,34", 19-dic-2011, Captura jama, J. Forero /UNAB4374 (UNAB); 1♀, Timaná, Vereda Lourdes 1453m, 1°57'00N, 75°54'50W, 14/01/2005, D. Silva /LABUN21284 (LABUN); 2♀, Magdalena. Campano. 28/06/1987, R. Ospina /LABUN2335, 36 (LABUN); 1♀, Magdalena. Ciénaga, Agua Linda, 29/04/2010, MARD /LABUN21621 (LABUN); 5♀, Magdalena. Alto Córdoba, 1359m, 11°0'27.61"N, 74°14'56.30"W, 27/04/2010, MARD /LABUN21581–85 (LABUN); 3♀, Magdalena. Ciénaga. SNSM. Vereda Agua linda, 1200m, 11°00'24N 74°14'48W, 11/12/2005, A. Becerra /LABUN21186–88 (LABUN); 1♀, Ciénaga. Siberia (Alto Córdoba), 1359m, 11°0'27.61"N 74°14'56.30"W, 19/09/2010, nido árbol de yarumo (Cecropiaceae), Julian Medina-G. /LABUN22184 (LABUN); 1♀, Ciénaga. SNSM Vereda Palmar, 875m, 19/03/2008, Victor Solarte /LABUN21069 (LABUN); 1♀, *ut supra*. Vereda San Javier, 2300m, 19/03/2008, Diana Obregón /LABUN21076 (LABUN); 2♀, Ciénaga. SNSM. Vereda Alto Córdoba, Fca.: La Primavera, 20/02/2011, A. Sanchez /LABUN22777–78 (LABUN); 2♀, *ut supra*. Fca. Miramar, 20/02/2011, Microbiología, A. Sanchez /LABUN22762–63 (LABUN); 6♀, Magdalena. Ciénaga. Alto Cordoba, 1100m, 08/05/2008, A. Rodriguez /LABUN20562–64, 79–81 (LABUN); 3♀, Siberia. Lourdes, 1103m, 07/05/2008, A. Rodriguez /LABUN20481–483 (LABUN); 3♀, **Santander**, Bucaramanga, 959msnm, 28-Mar-84, A. Ramirez /LABUN12676–78 (LABUN); 3♀, Bucaramanga, 1060msnm, 29-Abr-08, M. cepeda, /LABUN20121–123 (LABUN); 1♀, Floridablanca, 1160msnm, 2-Oct-04, G. Nates /LABUN21285 (LABUN); 4♀, Floridablanca, 1114msnm, 01-May-08, M. Cepeda. /LABUN20131–20134 (LABUN); 6♀, Lebrija, 1081msnm, 20-Abr-08, M. Cepeda /LABUN20124–20126, 20156–20158 (LABUN); 3♀, Lebrija, 1081msnm, 24-Abr-08, M. Cepeda /LABUN19983–19985 (LABUN); 3♀, Socorro, 1310msnm, 26-Abr-08, G. Nates. /LABUN20170–20172 (LABUN); 1♀, Socorro, Vda. Los Chochos, 1434msnm, 26-Abr-08, G. Nates. /LABUN20066 (LABUN); 2♀, Tolima. Ataco, 326msnm, 22-Feb-80, A. Lievano. /LABUN12581, 12585 (LABUN); 1♀, Chaparral, Vda. Florestales, 1500msnm, 26-Mar-92, O. cepeda. /LABUN12755 (LABUN); 1♀, Dolores, Vda. St. Rita, 1150msnm,

19-Ago-07, Sanchez /LABUN19322 (LABUN); 3♀, Dolores, Vda. La Pradera, 1400msnm, 17-Ago-07, Sanchez /LABUN19250, 19317, 19326 (LABUN).

Comentarios. Existen variaciones en los ejemplares que se presentan en la costa Caribe y los ejemplares que se presentan en la región Andina. Las especies del Caribe no presentan setas en el escapo, mientras que algunos especímenes de Santander, Tolima y Huila si pueden presentar setas muy pequeñas en la base del escapo. Análisis de morfometría geométrica del mesoescutelo y el patrón de venación del ala anterior no separan estos ejemplares entre sí (Jaramillo Silva, 2012). Sería importante realizar morfometría lineal con la longitud de las pilosidades y otros caracteres del escapo para confirmar si las diferencias son poblacionales o si se trata de especies crípticas.

Es posible que todos los trabajos acerca de los sitios de nidificación y meliponicultura, que reportan a *N. testaceicornis* (Nates-Parra *et al.*, 2006b; Nates-Parra y Rosso-Londoño, 2013; Nates-parra, 2016; Nates-Parra, 2018), e inclusive el trabajo de morfometría (Jaramillo Silva, 2012), hayan hecho referencia a *Nannotrigona* n. sp. 3, debido a que *N. testaceicornis* no se encontró en este trabajo. No se descarta la presencia de *N. perilampoides* en Colombia. Esta especie no se encontró en las colecciones entomológicas que se visitaron, pero los reportes sobre su distribución geográfica en la zona del canal de Panamá (Camargo y Pedro, 2007; Rasmussen y Gonzalez, 2017) y una hipótesis de Ricardo Ayala (com. pers) indican que la especie podría llegar a Colombia, pero son necesarios más muestreos de esa zona.

Distribución geográfica. Figura 5-9. En Colombia se distribuye en las regiones Caribe y Andina y se encuentra en los departamentos de Antioquia, Bolivar, Boyacá, Cesar, Cundinamarca, Huila, Magdalena, Santander, Sucre y Tolima. Entre los 10-2300msnm.

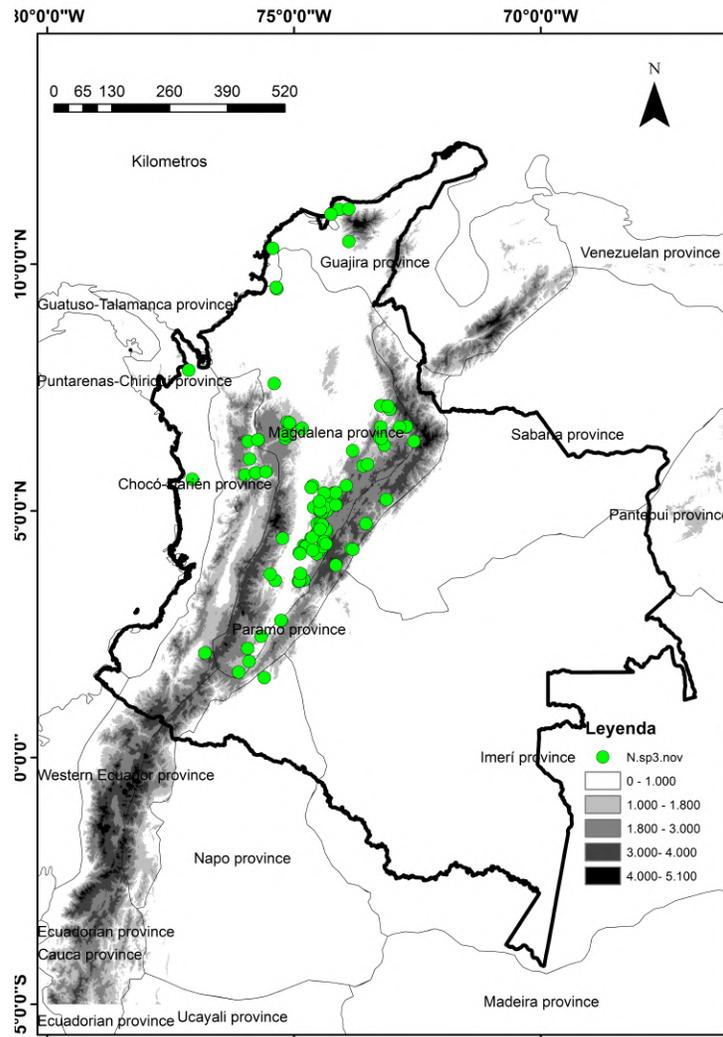


Figura 5-9.: Distribución geográfica de *Nannotrigona n. sp. 3*

5.5. Filogenia con caracteres morfológicos

Se presenta una lista con los caracteres morfológicos que se seleccionaron para hacer el análisis de máxima parsimonia. En la figura 5-10 se observa la matriz de 48 caracteres morfológicos para 18 taxones, incluyendo las nuevas especies y los cinco taxones del grupo externo. En la tabla 5-2 se muestran los resultados de los análisis de máxima parsimonia. Los tres análisis confirman que el género es monofilético. Los resultados del Bootstrap muestran un soporte para el grupo interno del 97 % y 100 %. El grupo *dutrae* tiene un Bootstrap entre 87 % y 88 %; mientras que el grupo *mellaria*, un soporte entre 67 % y 68 %. Sin embargo, las ramas de los árboles con las especies del grupo *testaceicornis* no se soportan.

| Análisis | T | I | NI | No. de pasos | CI | RI |
|---|----|----|----|--------------|----|----|
| 48 caracteres (con caracteres de color) (1 sólo árbol) | 48 | 42 | 6 | 83 | 88 | 64 |
| 42 caracteres (sin caracteres de color) (3 árboles) | 42 | 35 | 6 | 70 | 65 | 78 |
| 48 caracteres diez mil réplicas (1 sólo árbol) | 48 | 42 | 6 | 90 | 88 | 64 |

Tabla 5-2.: Resultados de diferentes Sets de Datos utilizados para los diferentes análisis. T= Total de caracteres; I= caracteres informativos; NI= Caracteres no informativos; CI = índice de consistencia; RI = índice de retención.

El primer análisis con caracteres morfológicos, figura 5-11, se soporta por ocho sinapormorfias (1-1), (4-1), (18-1), (19-1), (20-1), (32-1) y (40-0) y un Bootstrap de 100. Cuando se hace un segundo análisis, figura 5-12, sin los caracteres de color (de 0 a 7), la monofilia del grupo se sustenta por cinco sinapormorfias y el soporte de Bootstrap es de 97. Las cinco sinapomorfias son: mesoescutelo sobrepasando el metanoto (18-1), sutura escuto escutelar con invaginación en forma de V o U (19-1), superficie posterior, del margen interno de la metatibia en el mismo plano de la keirotichia (20-1), mesoecutelo con emarginación posterior media (32-1) y forma del margen externo del metabasitarso, subrectangular (40-0).

Se reconocían tentativamente tres grupos (Rasmussen y Gonzalez, 2017). Este trabajo confirma al clado *dutrae* como hermano de las demás especies del género con una sinapomorfía, área paraocular glabra (9-1). Las dos especies que se presentan en el clado *dutrae* se distribuyen en la amazonía de Colombia, Perú, Brasil y en las Guyanas. Las otras especies del género se agrupan en otro clado soportado por tres sinapomorfías: el integumento macroalveolado (13-3), la longitud del mesoescuto igual al ancho (15-1) y la quilla superior del puente preoccipital lamelada (16-1).

En este clado se observan dos grupos. El primer subclado, *mellaria*, había sido propuesto por la longitud de las pilosidades en el escapo (Rasmussen y Gonzalez, 2017). Sin embargo, en estos análisis se observa que el grupo se soporta por cuatro sinapomorfías que no se relacionan con las pilosidades en el escapo: longitud del mesoescuto, más largo que ancho (15-2), forma aguda de los ápices latero posteriores del mesoescutelo (34-0), ángulo obtuso entre los ápices latero posteriores del mesoescutelo (35-1) y la profundidad de la emarginación posterior (43-1) más larga que ancha. En este subclado se ubicó a *N. camargoi*, que estaba propuesta como parte del grupo *testaceicornis*. Las especies *N. melanocera* y *N. chapadana* no se ubicaron con las especies del grupo *mellaria*, como había sido propuesto anteriormente (Rasmussen y Gonzalez, 2017).

En los tres análisis se observa que las relaciones dentro del grupo *testaceicornis* todavía necesitan resolverse. El análisis con caracteres de color muestran un cuarto grupo conformado por *N. chapadana* y *N. punctata*. No hay sinapomorfías que sustenten este grupo, ya que el carácter que las agrupa es un carácter convergente y se presenta otra vez en las especies *N. tristella* y *Nannotrigona* n. sp. 5, margen lateral negro en el mesoescuto (5-1). Cuando se hace un análisis con diez mil réplicas se presenta una politomía con tres especies *N. testaceicornis*, *N. melanocera* y *N. perilampoides*. Cuando se retiran los caracteres de color, se colapsan las ramas donde están *Nannotrigona* n. sp. 3, *N. chapadana* y *N. punctata*, sin embargo no se colapsa el nodo interno que contiene las ramas con las especies *N. melanocera*, *N. perilampoides* y *N. testaceicornis*, pero no hay sinapomorfías que soporten el nodo. Los análisis, por ahora, no soportan la monofilia de *testaceicornis*.

El grupo *testaceicornis* tampoco presenta un patrón de distribución definido como los otros dos grupos. Las especies se distribuyen en Centro América (*N. perilampoides*), en las dos vertientes de la cordillera oriental y los valles interandinos de Colombia (*Nannotrigona* n. sp. 3), zonas de la amazonía de Sur América (*N. melanocera*, *N. chapadana* y *N. punctata*) y al sur de Brasil (*N. testaceicornis*). Mientras que el subclado *mellaria* tiene especies que se distribuyen únicamente en la vertiente occidental de la cordillera oriental, al norte de Sur América (en las provincias biogeográficas de la guajira, Magdalena) y en el Chocó Biogeográfico.

Debido a que los clados están apoyados en su mayoría por caracteres de las hembras, los resultados de este análisis pueden cambiar. Si se llegan a encontrar más especies, se agregan caracteres de todos los machos, se incluyen caracteres de anatomía interna o se consiguen secuencias moleculares de todas las especies, es probable que las relaciones entre las especies de testaceicornis se puedan resolver. Hasta tanto no se compruebe, esta hipótesis filogenética también propone que la especie *Nannotrigona* n. sp. 3 se ubique dentro del grupo testaceicornis.

El análisis filogenético que se presenta en este trabajo propone varias cosas: primero, confirma la monofilia del género; segundo, el grupo *dutrae* sería el grupo hermano de las demás especies de *Nannotrigona*; tercero, *N. camargoi* está relacionada con las especies del grupo *mellaria* y no con las especies del grupo testaceicornis como estaba propuesto (Rasmussen y Gonzalez, 2017). De igual forma, *N. melanocera* y *N. chapadana* deberían incluirse dentro de las especies del grupo testaceicornis; cuarto, el grupo testaceicornis no sería un grupo monofilético, ya que en dos de los análisis se observa un cuarto grupo conformado por las especies *N. chapadana* y *N. punctata*.

5.5.1. Caracteres morfológicos que se utilizaron en el presente análisis

0. Clípeo: (0) con marcas amarillas, (1) sin marcas amarillas (Camargo y Roubik, 2005; Michener, 1989).
1. Área paraocular: (0) con marcas amarillas, (1) sin marcas amarillas (Camargo y Roubik, 2005; Michener, 1989).
2. Área supra clipeal: (0) con marcas amarillas, (1) sin marcas amarillas (Camargo y Roubik, 2005).
3. Frente: (0) con línea amarilla mesial, (1) sin línea amarilla mesial (Camargo y Roubik, 2005).
4. Pronoto: (0) con línea amarilla, (1) sin línea amarilla (Camargo y Roubik, 2005).
5. Color margen lateral del mesoescuto: (0) amarillo, (1) negro (Camargo y Roubik, 2005).
6. Color de la axila: (0) amarillo, (1) negro (Camargo y Roubik, 2005).
7. Mesoescutelo, marcas amarillas: (0) con marcas (1) sin marcas. (Camargo y Roubik, 2005).
8. Metatibia, base, color: 0) amarillo, (1) negro, (2) blancuzco (Camargo y Roubik, 2005).
9. Área paraocular: (0) hirsuto (1) glabra (Camargo y Roubik, 2005).
10. Metanoto: (0) glabro, (1) hirsuto (Camargo y Roubik, 2005).
11. Esternos, pilosidad (0) simple, (1) ramificada (Camargo y Roubik, 2005).
12. Tergos T1 - T2: (0) sin pilosidad, (1) con pilosidad (Camargo y Roubik, 2005).

13. Integumento, textura: (0) suave (brillante, con micropunturaciones), (1) mate (micro alveolado), (2) rugoso (alveolado), (3) lamelar (macroalveolado) (Camargo y Roubik, 2005).
14. Tergos T1 -T3, integumento: (0) suave brillante, (1) mate, micro alveolado, (2) microreticulado, (3) teselado. (Camargo y Roubik, 2005).
15. Mesoescuto, longitud: (0) mas ancho que largo, (1) igual que el ancho (2) más largo que ancho
16. Quilla superior del puente preoccipital: (0) redonda a los lados, (1) lamelado a los lados (Camargo y Roubik, 2005).
17. Ojo compuesto, longitud: (0) largo (superior a la distancia interorbital), (1) corto (menor a la distancia interorbital) (Camargo y Roubik, 2005).
18. Mesoescutelo, longitud: (0) corto (hasta la base del metanoto), (1) largo (sobrepasa el metanoto) (Camargo y Roubik, 2005).
19. Forma de la sutura entre mesoescuto y mesoescutelo: (0) recta, (1) invaginada en forma de V (Camargo y Roubik, 2005; Michener, 1989)
20. Superficie posterior del margen interno de la metatibia: (0) concavo, a lo largo de la keirotichia, (1) en el mismo plano de la keirotichia (Michener, 1989).
21. Ojo compuesto: (0) Convergente inferiormente, (1) Paralelos.
22. Color de la mitad proximal de la mandíbula: (0) negro (1) rojo, (2) amarillo.
23. Color de la antena: (0) ferruginoso, (1) negro, (2) amarillo.
24. Longitud de las setas en el escapo: (0) corta (< o igual al ancho del escapo), (1) larga (> al ancho del escapo).
25. Forma de la sutura epistomal: (0) recta, (1) doblada anteriormente.
26. Área intertorular: (0) sin carena media (1) con carena media.
27. Integumento del clípeo: (0) suave, liso, (1) con punturaciones, (2) con macropunturaciones esparcidas.
28. Pronoto: (0) sin carena, (1) con carena (Camargo y Roubik, 2005).
29. Carena del lobulo pronotal: (0) no proyectada anteriormente, (1) proyectada anteriormente (Rasmussen y Gonzalez, 2017).
30. Omaulus: (0) sin carena, (1) con carena (Rasmussen y Gonzalez, 2017).
31. Densidad de las fóveas en el mesoscutelo: (0) apesadas, (1) esparcidas. (Rasmussen y Gonzalez, 2017).
32. Margen posterior del mesoescutelo: (0) sin emarginación media, (1) con emarginación media. (Camargo y Roubik, 2005).
33. Distancia entre los ápices postero laterales del mesoescutelo: (0) amplia (> a 1,5× el ancho de la axila), (1) corta (< o hasta 1,4× que el ancho de la axila).
34. Forma de los ápices latero posteriores del mesoescutelo: (0) aguda, (1) obtusa (2) redonda (Rasmussen y Gonzalez, 2017).
35. Ángulo que se forma entre los ápices latero posteriores del mesoescutelo: (0) agudo, (1)

- obtuso, (2) recto. (Rasmussen y Gonzalez, 2017).
36. Longitud de los pelos del vertex: (0) cortos ($<$ que OD), (1) largos ($>$ que OD).
37. Longitud de los pelos en mesocutelo: (0) cortos ($<$ que OD), (1) largos ($>$ que OD).
38. Aspecto del área Rs: (0) hialino (1) con mancha negra (Rasmussen y Gonzalez, 2017).
39. Color de la venación: (0) marrón, (1) negro.
40. Forma del margen posterior del metabasitarso: (0) subrectangular, se expande en la mitad, (1) pentagonal, con protuberancia media, (2) rectangular, paralelo. (Camargo y Roubik, 2005; Michener, 1989).
41. Membrana alar: (0) negro, (1) ferruginoso (Rasmussen y Gonzalez, 2017).
42. Color del escutelo: (0) negro, (1) amarillo (Camargo y Roubik, 2005).
43. Profundidad de la emarginación posterior: (0) corta (más ancha que larga), (1) larga (más larga que ancha) (Rasmussen y Gonzalez, 2017).
44. Punturaciones adyacentes al ocelo lateral: (0) apesadas (1) esparcidas, (Rasmussen y Gonzalez, 2017).
45. Integumento del mesosoma: (0) suave liso, (1) macroalveolar con lamelas, (2) alveolar sin lamelas (Camargo y Roubik, 2005).
46. Gonocoxito: (0) ancho ($>$ al ancho de la base de la valva peneana) (1) angosta ($=$ o $<$ a la base de la valva peneana)
47. Inclinación del ápice de la valva peneana con respecto al plano horizontal: (0) curva (inclinación $>$ a 45°); (1) recta ($<$ a 45°)

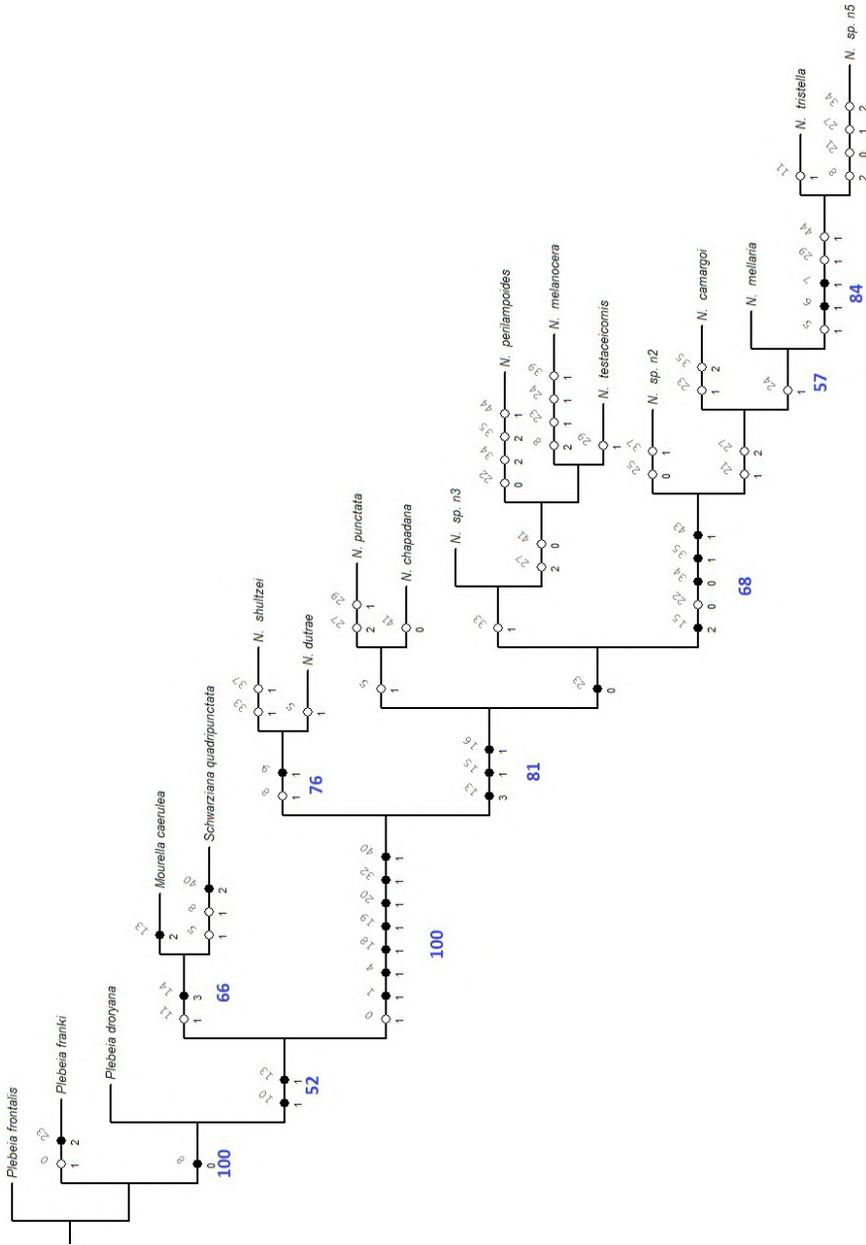


Figura 5-11.: Árbol más parsimonioso para 48 caracteres morfológicos, incluidos caracteres de color. Los círculos negros indican los cambios únicos (sinapomorfías), los círculos blancos indican homoplasias, los números arriba y abajo de cada cambio indican número y estado de carácter. No. de pasos = 83, CI= 63, RI=77, RC= 4851. Las medidas de fortaleza del Bootstrap se indican en azul. (Un sólo árbol)

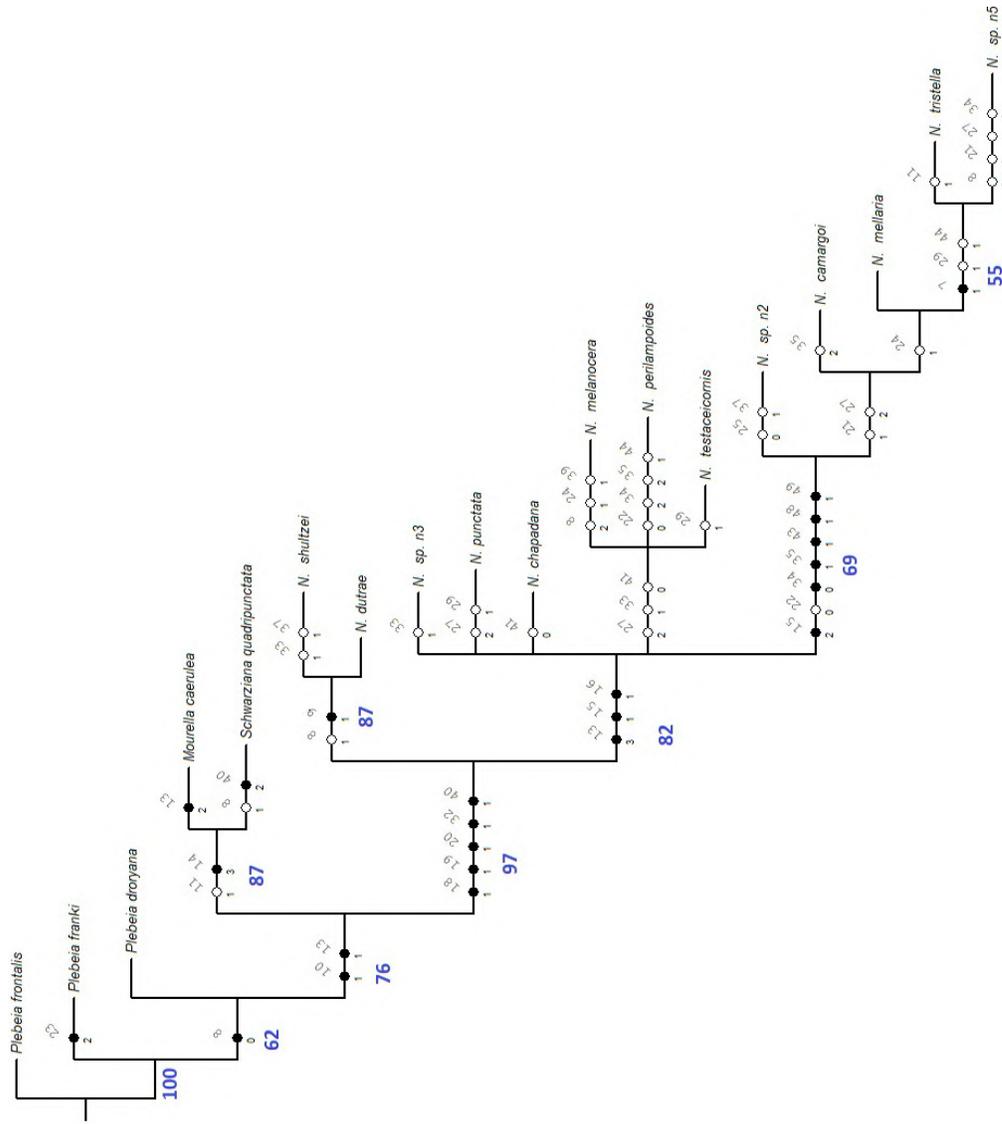


Figura 5-12.: Árbol consenso estricto Máxima Parsimonia para tres árboles con 42 caracteres (sin caracteres de color). Los círculos negros indican los cambios únicos (sinapomorfías), los círculos blancos indican homoplasias, los números arriba y abajo de cada cambio indican número y estado de carácter. No. de pasos=70; CI=65; RI=78; RC= 4875. Las medidas de fortaleza del Bootstrap se indican en azul. (Tres árboles)

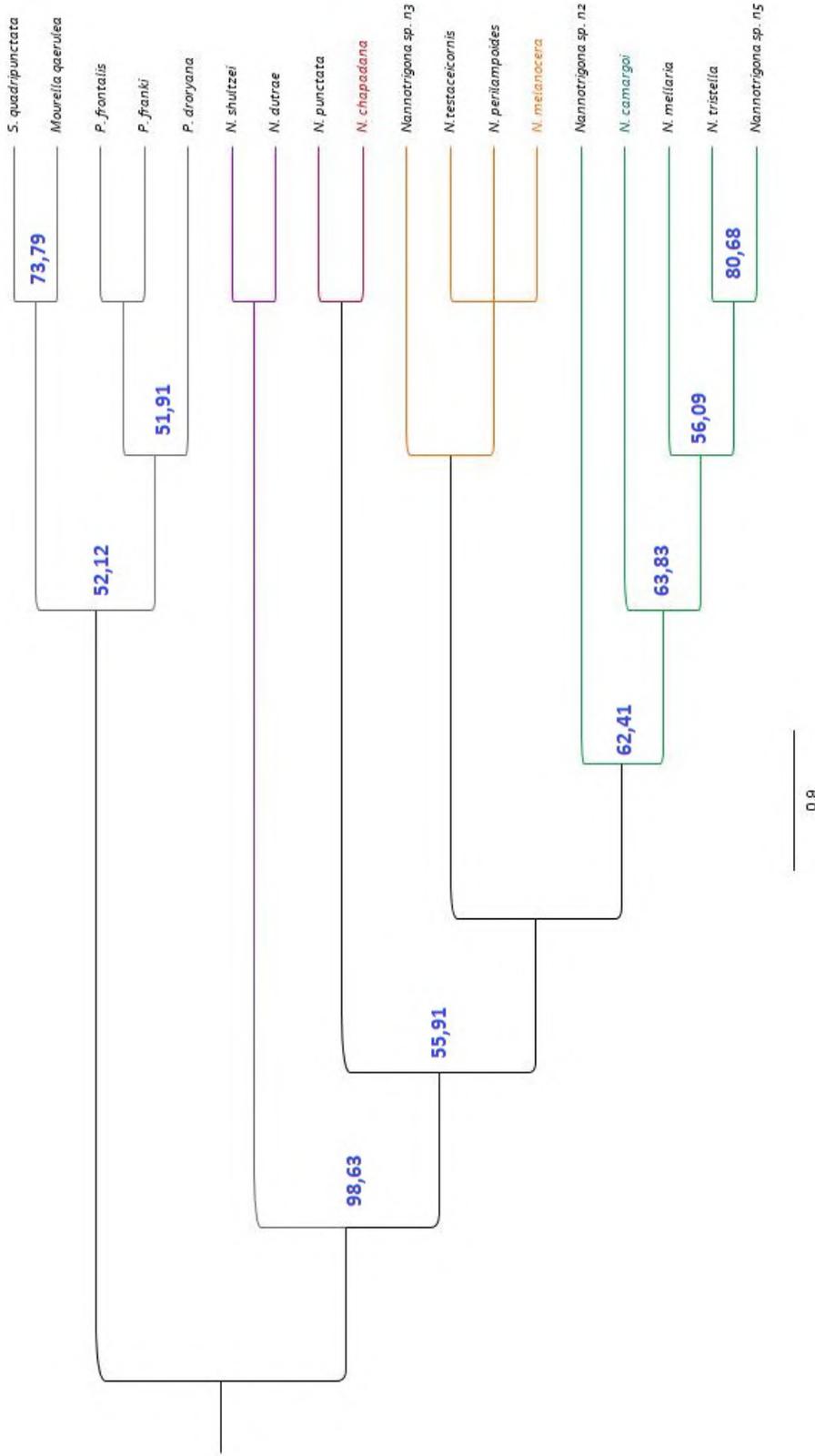


Figura 5-13.: Árbol más parsimonioso para 48 caracteres morfológicos, incluidos caracteres de color. Un nodo colapsado. No. de pasos= 90; CI=65; RI=75; RC = 49. Las medidas de fortaleza del Bootstrap se indican en azul (Un sólo árbol)

5.6. Distribución geográfica y altitudinal

El género se encuentra distribuido en todo el país, (ver tabla 5-4), con nidos que se encuentran en zonas urbanas según lo visto en campo, en las etiquetas de colección y reportes bibliográficos. Junto con *T. angustula*, tiene una alta capacidad de adaptación a zonas perturbadas y urbanas (Nates-parra *et al.*, 2006; Nates-Parra, 2006; Nates-Parra y Rosso-Londoño, 2013; Nates-Parra y Cepeda, 1983; Nates-parra, 2016; Martínez-López *et al.*, 2017; Nates-Parra, 2018; Castañeda *et al.*, 2019). Sin embargo, ante falta de estudios comparativos en la misma localidad sería apropiado hacer un muestreo para observar la distribución de nidos de Meliponinos y comparar áreas naturales y áreas urbanas.

Este trabajo encontró que la mayor cantidad de ejemplares se encontró en las colecciones del LABUN y el MEFLG, en los municipios de Pandi, Paimé (Cundinamarca), Villavicencio (Meta) y Porce (Antioquia). Sin embargo, esto no indica que la mayor distribución de las especies se encuentre en estas localidades, simplemente esto es el resultado de años de muestreo en zonas cercanas a Bogotá D.C y Medellín. Es probable que en el futuro las especies del género cambien su distribución debido al desplazamiento que hacen los meliponicultores de las colmenas (Nates-Parra, 2018), pero será necesario hacer nuevo estudio en unos cuantos años para comparar los registros.

Es posible que los artículos donde se menciona *N. mellaria*, especialmente en el Valle del Cauca, Risaralda y Quindío sean en realidad reportes acerca de *Nannotrigona* n. sp. 2. o *N. camargoi*. Con base en el material de colección y la información de etiqueta, es muy posible que se describieran los sitios de nidificación y las preferencias botánicas para *Nannotrigona* n. sp. 2 en lugar de *N. mellaria* (Martínez-López *et al.*, 2017).

Los meliponinos se distribuyen en intervalos altitudinales de 0 a 1900 (Nates-Parra, 2006; Gonzalez *et al.*, 2014; Nates-parra, 2016). Para Colombia existe el registro de cuatro especies de abejas que sobre pasan los 2000m. Sobre los 2400m se distribuyen *Partamona peckolti* (Friese) y *Trigona fulviventris* Guérin; sobre los 3400m, *Parapartamona* Schawrz y *Melipona nigrescens* Friese (Nates-Parra, 2001; Gonzalez y Engel, 2004; Nates-Parra, 2006; Gonzalez *et al.*, 2014).

La presencia de *Nannotrigona* n. sp. 2 sobre los 2000m y *Nannotrigona* n. sp. 3 es importante porque son pocas las especies de meliponinos que se adaptan a estas altitudes. Es aconsejable hacer observaciones en campo para confirmar si las especies todavía se encuentran en estos sitios, si hay diferencia en sus patrones de forrajeo y de nidificación con respecto a las abejas que se encuentran en intervalos altitudinales más bajos. Se desconoce si los ejemplares se encontraban en cajas racionales en meliponarios, si los meliponicultores las transportaron a esas zonas o si las abejas lograron colonizar esos nichos por si mismas.

| Especies | Altitud | Provincias biogeográfica (Morrone, 2014) | Departamentos de Colombia (Presente trabajo) | Distribución reportada hasta ahora (Camargo y Pedro, 2007; Rasmussen y Gonzalez, 2017; Alvarez y Lucía, 2018) |
|----------------------|-----------|---|--|---|
| <i>N. shultzei</i> | 80 – 200 | Prov. Imeri. | Amazonas, Caquetá, Guaviare | Bolivia, Brasil, Guyana Francesa, Guyana, Perú, Venezuela |
| <i>N. camargoi</i> | 3 – 1667 | Prov. Chocó Darien- Prov. Cauca | Ant., Nariño, Risaralda, Valle del Cauca | Ecuador |
| <i>N. tristella</i> | 0 – 1980 | Provincias de la Guajira, del Magdalena, del Páramo y del Cauca | Ant., Boyacá, Caldas, Cund. Huila, Mag., Stder., Sucre, Tolima, Valle del Cauca. | Venezuela |
| <i>N. melanocera</i> | 60 – 1800 | Pro. este del Ecuador, Imerí y prov. de sabana | Amazonas, Arauca, Caquetá, Casanare, Meta, Putumayo, Vaupés, Vichada | Bolivia, Brasil, Ecuador, Perú, Venezuela |
| <i>N. mellaria</i> | 80 – 1919 | Provincias de la Guajira, del Magdalena y del Cauca | Ant., Cauca, Cesar, Cund. Valle del Cauca | Colombia, Costa Rica, Ecuador, Nicaragua, Panamá, Perú |

Tabla 5-3.: Distribución por regiones biogeográficas de los Andes y por departamentos de Colombia

| Especies | Altitud | Provincias biogeográfica (Morrone, 2014) | Departamentos de Colombia (Presente trabajo) | Distribución reportada hasta ahora (Camargo y Pedro, 2007; Rasmussen y Gonzalez, 2017; Alvarez y Lucía, 2018) |
|---------------------------------|---------------|---|---|---|
| <i>Nannotrigona</i> n. sp. 2 | 990 – 2000 | Restringida a la Provincia del Cauca | Cauca, Quindío, Valle del Cauca. | - |
| <i>Nannotrigona</i> n. sp.3 | 10 – 2300 | Provincias de la Guajira, del Magdalena, del Páramo y Chocó-Darién y Puntarenas | Ant., Bol., Boyacá, Cesar, Chocó, Cund., Huila, Mag., Stder., Sucre, Tolima | - |
| <i>Nannotrigona</i> n. sp. 5 | 650 – 1045 | Límites entre la Prov. de Cauca y la prov. Chocó-Darién. Pro. Magdalena | Ant., Valle del Cauca (Colombia) y Panamá | - |

Tabla 5-4.: Distribución por regiones biogeográficas de los Andes y por departamentos de Colombia

5.7. Resumen de los resultados

1. Se hizo una evaluación de caracteres discretos para separar especies presentes en Colombia.
2. Se encontraron ocho especies en el país, cinco descritas y tres nuevas. Se describen por primera vez los machos de cuatro especies.
3. Se presenta la clave para el género en Colombia. El género es monofilético y se plantea que hay dos grupos resueltos: *dutrae* y *mellaria*.
4. El género se distribuye en 26 departamentos y se encontraron especies sobre los 2000m.

6. CONCLUSIONES

1. Conclusión del objetivo 1. Evaluación de caracteres para determinación de especies presentes en Colombia.

El carácter del ancho de la emarginación posterior del mesoescutelo que se analizó previamente (Jaramillo-Silva, 2012) no separa por sí sólo a las especies del género, como se observa en este trabajo. Sin embargo, sí ayuda a separar grupos de especies en Colombia. Sería interesante poder realizar un análisis con todas las especies para verificar si hay mayor resolución a la hora de separar grupos de especies. Es la combinación de caracteres lo que por ahora ayuda a la determinación de especies del género, pero se deja abierta la posibilidad de realizar análisis más robustos para confirmar las especies que aquí se sugieren.

2. Conclusión del objetivo 2. Elaboración de clave y filogenia con caracteres morfológicos.

Se formula la primera clave taxonómica para las especies del género en Colombia y se realiza una exploración de las relaciones filogenéticas entre las especies con base en caracteres morfológicos. Se encontraron cinco de las 11 especies conocidas y se reportan tres nuevas para la ciencia. Así mismo, se deberá confirmar o no, mediante el uso de otras herramientas estadísticas y moleculares, la presencia de especies crípticas en los ejemplares de *N. camargoi*, *N. melanocera* y *Nannotrigona* n. sp. 3.

El análisis filogenético sugiere: primero, la monofilia del género; segundo, al grupo *dutrae* como el grupo hermano de las demás especies de *Nannotrigona*. Además, propone que la especie *N. camargoi* está relacionada con las especies del grupo *mellaria* y no con las especies del grupo *testaceicornis*. También se propone que *N. melanocera* debe incluirse dentro de las especies del grupo *testaceicornis*, cuyas relaciones quedan sin resolver. Se observa un cuarto grupo que necesita más estudios e incluye a las especies *N. punctata* y *N. chapadana*.

3. Conclusión del objetivo 3. Distribución geográfica y altitudinal

El género está presente en 26 departamentos del país y se encontró en intervalos desde los 0 hasta los 2300m sobre el nivel del mar. Se observó que la mayoría de sus nidos se encuentran en entornos urbanos. Las observaciones personales y la información de ejemplares examinados muestran que estas abejas se pueden encontrar en cementerios, pueblos, invernaderos, escuelas y universidades. Esta es una de las razones por las cuales el género es muy popular entre los meliponicultores, ya que el transporte de las colmenas se facilita, pero no tienen en cuenta los hábitos naturales de la especie. Aunque no cabe duda que este es un género que puede adaptarse fácilmente a diferentes condiciones. Es importante continuar con los estudios de distribución de nicho ecológico para encontrar zonas de endemismos. También para buscar sitios donde puedan encontrarse las especies *N. shultzei* y *Nannotrigona* n. sp. 5, de las que no se conoce nada, cualquier contribución o hallazgo será importante para la ciencia. Esta tesis y esta clave hacen un aporte importante a la determinación de especies del género.

6.1. Recomendaciones y perspectivas

Todavía queda mucho trabajo para poder determinar todas las especies del género. A pesar de la aproximación morfológica y molecular que se hizo queda mucho por investigar.

1. Para poder diferenciar de manera robusta las especies de Colombia y subsecuentemente, las del género será necesario hacer ensayos con morfometría geométrica y lineal con todas las especies hasta ahora conocidas. Por ejemplo, se espera que futuros trabajos contengan ensayos de morfometría geométrica con estructuras como la emarginación posterior del mesoescutelo, el esterno VI de las obreras y el grádulo del esterno VIII de los machos.
2. Trabajos con morfometría lineal deberán incluir necesariamente caracteres en los que se pueden encontrar variaciones como el ancho del escapo, ancho de F3, longitud de las setas en el escapo, longitud de las pilosidades del vértex, diámetro del ocelo medio, distancia intertegular, longitud del ala anterior, longitud y ancho del mesoescutelo, longitud y ancho de la emarginación anterior del mesoescutelo, profundidad y ancho de la emarginación posterior del mesoescutelo, largo y ancho de la metatibia y el metabasitarso.
3. Para obtener una filogenia más robusta será necesario continuar con los análisis e incluir caracteres de anatomía interna como músculos del tórax, fúrcula, forma de los apodemas y genitales de los machos.
4. El trabajo con secuencias moleculares podrá ayudar a dilucidar si dentro del género existen complejos de especies que mediante morfología no se observan. El análisis

con varias localidades y varias especies concatenado con más caracteres morfológicos aportará solución a resolver la filogenia del género.

5. Será necesario la colaboración de instituciones y colaboradores externos para obtener material fresco de especies que no se encuentran en Colombia y de material de colección de especies que son difíciles de coleccionar como las especies del grupo *dutrae*.
6. La georreferenciación de los ejemplares del género permite iniciar trabajos con modelamiento de nicho ecológico, buscar endemismos y empezar a realizar trabajos de filogeografía, no sólo para el género sino para meliponinos de Colombia.
7. Se espera realizar una búsqueda exhaustiva de los recursos botánicos asociados a *Nannotrigona* y hacer un análisis del origen botánico de las mieles de *Nannotrigona* con la información de la Palinoteca del LABUN.

En un país como Colombia, donde los proyectos de ciencia básica son tan difíciles de solventar, es importante realizar contribuciones a la resolución de problemas taxonómicos de grupos de insectos que sean relevantes para el país, no sólo por su carisma, si no por su importancia agrícola.

A. Anexo: Figuras

A continuación se presentan vistas frontales, dorsales y habitus de la especies presentes en Colombia, los machos que se encontraron y se muestran las fotos de algunos ejemplares tipo.

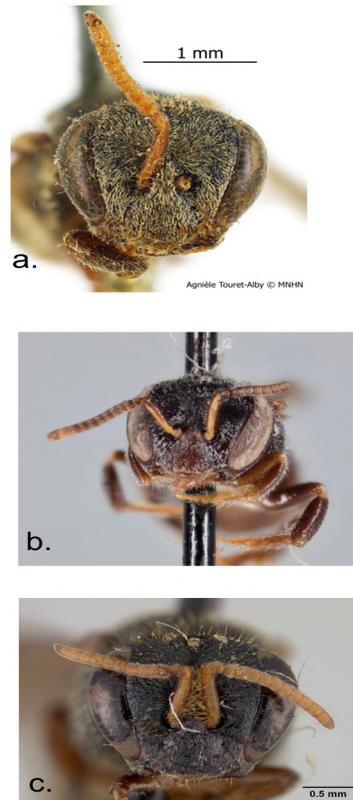


Figura A-1.: Vista frontal del prosoma de las obreras de tres ejemplares tipo, a. *N. testaceicornis*, b. *N. schultzei*, c. *N. tristella*



a.



b.

Figura A-2.: Vista dorsal de las obreras de dos ejemplares tipo, a. *N. testaceicornis*,
b. *N. tristella*

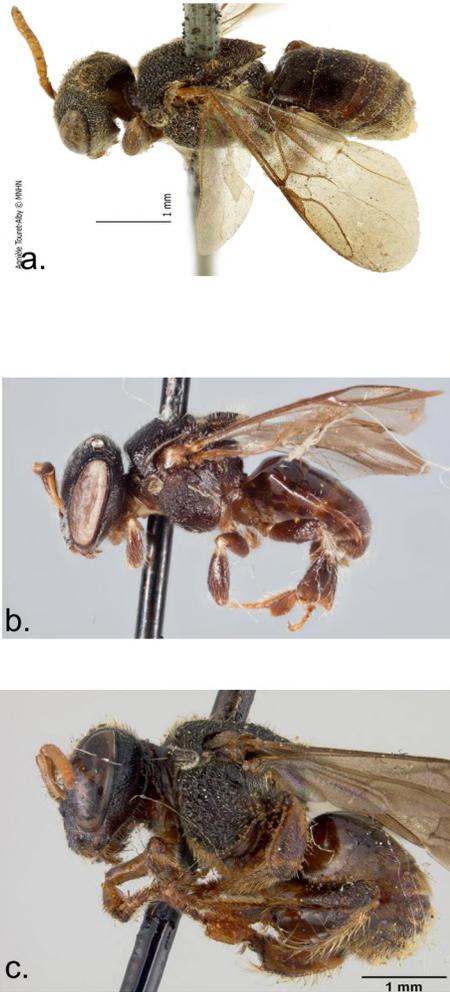


Figura A-3.: Vista lateral de las obreras de tres ejemplares tipo, a. *N. testaceicornis*,
b. *N. schultzei*, c. *N. tristella*



Figura A-4.: Vista frontal de las cabezas de obreras de las especies presentes en Colombia, a. *N. schultzei*, b. *N. camargoi*, c. *N. mellaria*, d. *N. tristella*, e. *N. sp. nov. 2*, f. *N. sp. nov. 5*, g. *N. melanocera*, h. *N. sp. nov. 3*

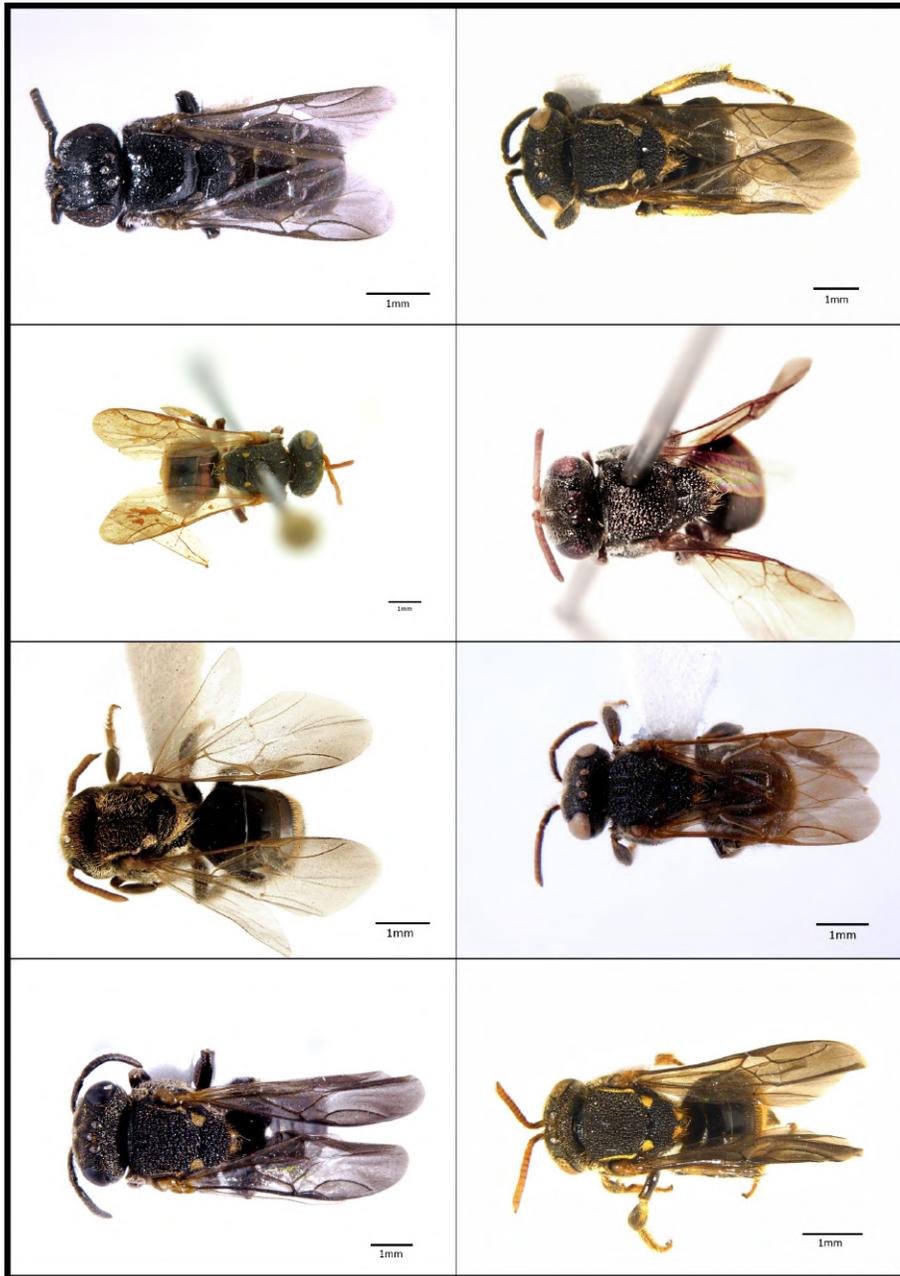


Figura A-5.: Vista dorsal de las obreras de las especies presentes en Colombia. a. *N. schultzei*, b. *N. camargoi*, c. *N. mellaria*, d. *N. tristella*, e. *Nannotriona* n. sp. 2, f. *Nannotriona* n. sp. 5, g. *N. melanocera*, h. *Nannotriona* n. sp. 3.



Figura A-6.: Vista lateral de las obreras de las especies presentes en Colombia. aa. *N. schultzei*, b. *N. camargoi*, c. *N. mellaria*, d. *N. tristella*, e. *Nannotriona* n. sp. 2, f. *Nannotriona* n. sp. 5, g. *N. melanocera*, h. *Nannotriona* n. sp. 3.

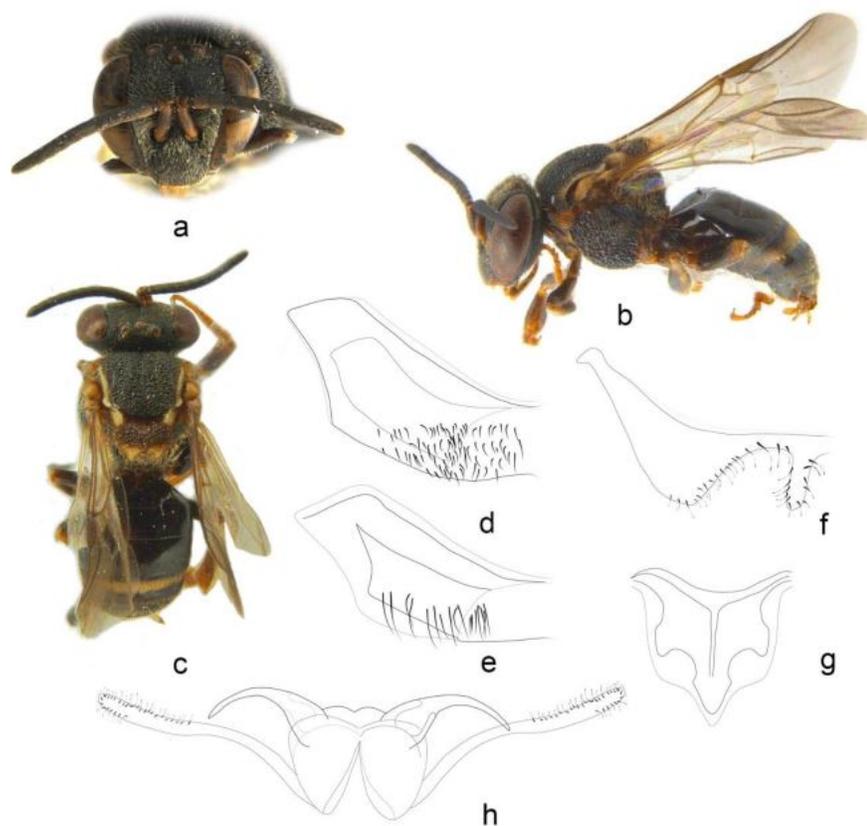


Figura A-7.: Esquema de macho *N. camargoi*. a. Vista frontal del prosoma, b. Vista lateral, c. Vista dorsal, d. Esterno metasomal V, e. Esterno metasomal VI, f. Esterno metasomal VII, g. Esterno metasomal VIII, h. Genitalia.

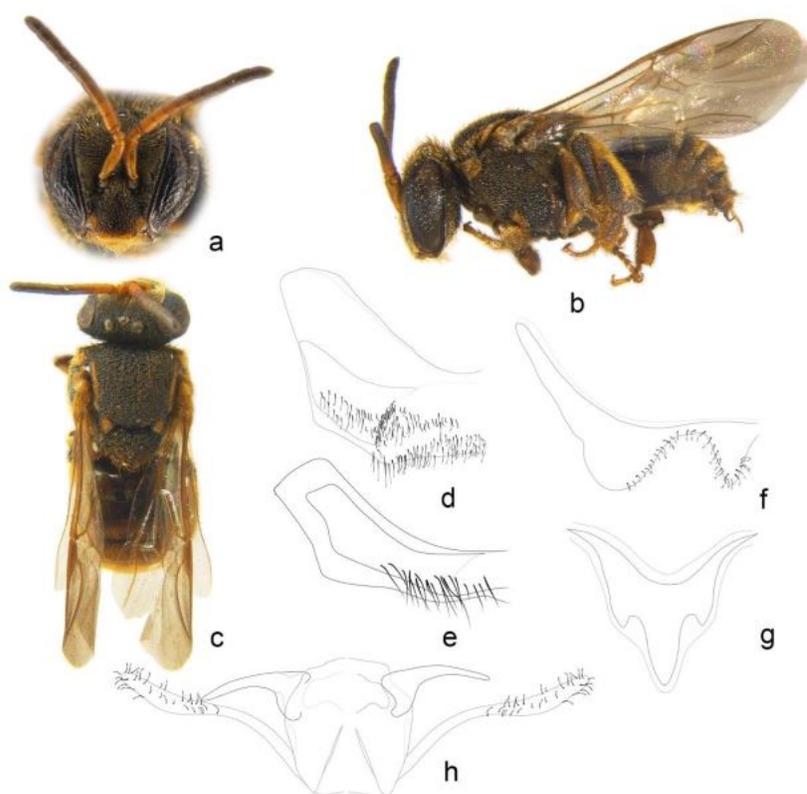


Figura A-8.: Esquema de macho *Nannotriona* n. sp. 2. a. Vista frontal del prosoma, b. Vista lateral, c. Vista dorsal, d. Esterno metasomal V, e. Esterno metasomal VI, f. Esterno metasomal VII, g. Esterno metasomal VIII, h. Genitalia.

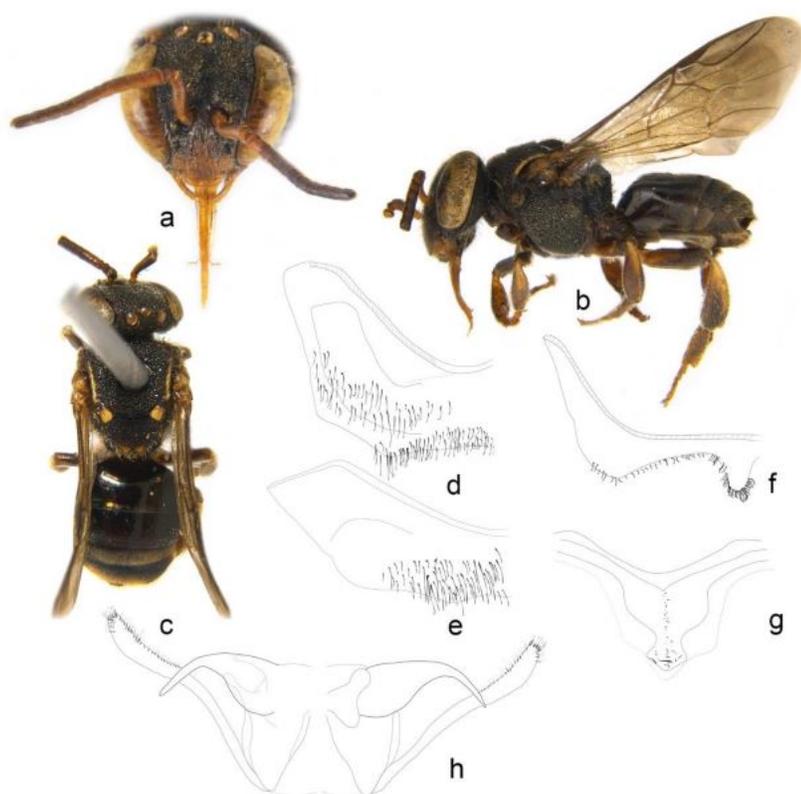


Figura A-9.: Esquema de macho *N. melanocera* a. Vista frontal del prosoma, b. Vista lateral, c. Vista dorsal, d. Externo metasomal V, e. Externo metasomal VI, f. Externo metasomal VII, g. Externo metasomal VIII, h. Genitalia.

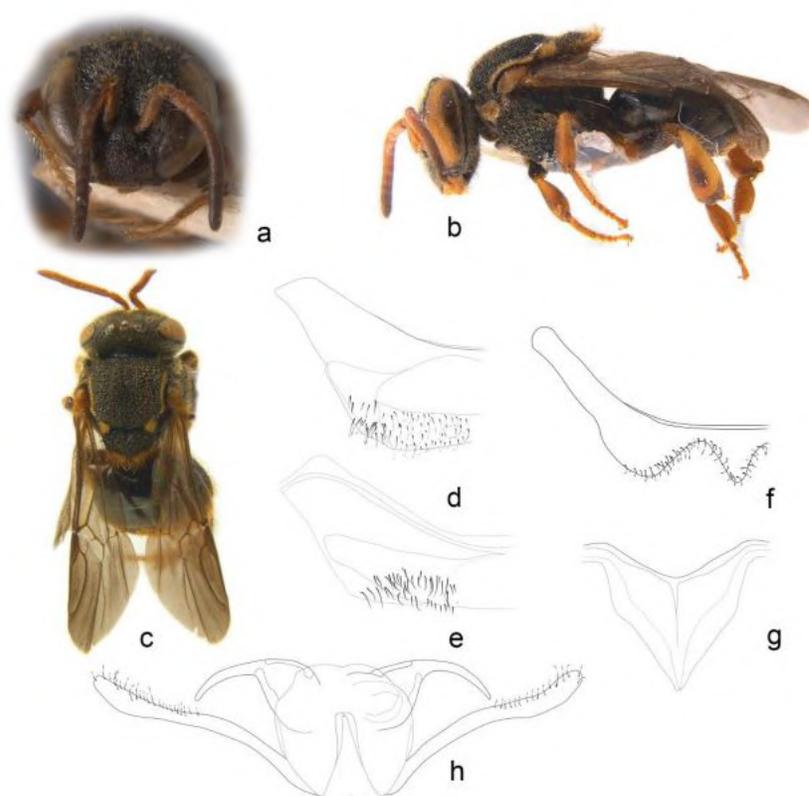


Figura A-10.: Esquema de macho *Nannotriona* n. sp. 3. a. Vista frontal del prosoma, b. Vista lateral, c. Vista dorsal, d. Esterno metasomal V, e. Esterno metasomal VI, f. Esterno metasomal VII, g. Esterno metasomal VIII, h. Genitalia.

Bibliografía

- Aguilar, S. y Smith-Pardo, A. (2009). Bees visiting *Mimosa pigra* L. (mimosaceae): foraging behavior and pollen loads. *Acta biol. Colomb.*, 14(1):109–120.
- Alvarez, L. (2015). *Diversidad de las abejas nativas de la tribu Meliponini (Hymenoptera, Apidae) en Argentina*. División Entomología, Museo de La Plata.
- Alvarez, L. y Lucia, M. (2018). Una especie nueva de *Trigonisca* y nuevos registros de abejas sin aguijón para la Argentina (Hymenoptera: Apidae). *Caldasia.*, (40):232–245.
- Alvarez, L., Rasmussen, C., y Abrahamovich, A. (2016). Nueva especie de *Plebeia* Schwarz, clave para las especies argentinas de *Plebeia* y comentarios sobre *Plebeia* en Argentina (Hymenoptera: Meliponini). *Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat., n.s.*, 18(1):65–74.
- Ayala, R. (1999). Revisión de las abejas sin aguijón de México (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *Folia Entomol. Mex.*, 106:1–123.
- Bolton, B. (2007). How to conduct large-scale taxonomic revisions in Formicidae. In Snelling, R. R., B. L. Fisher, and P. S. Ward (eds) *Advances In Ant Systematics (Hymenoptera: Formicidae) Homage To E. O. Wilson 50 Years of Contributions*. *Memoirs of the American Entomological Institute. Memoirs of the American entomological institute.*, 80:52–71.
- Cabral de Castro, L., Netto Silva, P., y Prezoto, F. (2009). Unusual Nesting Behavior in a Neotropical Stingless Bee, *Nannotrigona testaceicornis* (Hymenoptera: Apidae). *Sociobiology*, 53(2B):569–572.
- Camargo, J., Kerr, W., y Lopes, C. (1967). Morfología externa de *Melipona (Melipona) marginata* Lepeletier (Hymenoptera, Apoidea). *Pap. Av. Zool.*, 20(20):229–258.
- Camargo, J. y Moure, J. (1996). Meliponini neotropicales: o gênero *Geotrigona* moure, 1943 (apinae, apidae, hymenoptera), com especial referência à filogenia e biogeografia. *Arq. Zool. (São Paulo)*, 33(3):95–161.
- Camargo, J. y Pedro, S. (1992). Systematics, phylogeny and biogeography of the Meliponinae (Hymenoptera, Apidae): a mini-review. *Apidologie*, 23(6):509–522.
- Camargo, J. y Pedro, S. (2007). Meliponini. In Moure, J., Urban, D., y Melo, G., editors, *Catalogue of bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical region*, pages pp. 272–578. Sociedade Brasileira de Entomologia, Curitiba.

- Camargo, J. M. F. y Roubik, D. W. (2005). Neotropical Meliponini: *Paratrigonoides mayri*, new genus and species from western Colombia (Hymenoptera, Apidae, Apinae) and phylogeny of related genera. *Zootaxa*, 1081:33–45.
- Camargo, JMF. y Pedro, S. (2003). Meliponini neotropicaux: o gênero *Partamona* Schwarz, 1939 (hymenoptera, apidae, apinae)- bionomia e biogeografia. *Rev. Bras. Entomol.*, 47(3):311–372.
- Camargo, JMF. y Pedro, S. (2004). Meliponini neotropicaux: o gênero *Ptilotrigona* Moure (hymenoptera, apidae, apinae). *Rev. Bras. Entomol.*, 48(3):353–377.
- Castañeda, Y., Vallejo, M., Jaramillo-Silva, J., y Velásquez-Ruiz, C. (2019). Abejas sin aguijón (Hymenoptera: Apidae: Meliponini) en el campus de la Universidad Nacional de Colombia sede Medellín. *Memorias V Congreso colombiano de Zoología*, 1(ECA1):1000.
- Cauich, O., Quezada-euán, J., Macias-Macias, J., Reyes-oregel, V., Medina-Peralta, S., y Parra-Tabla, V. (2004a). Behavior and Pollination Efficiency of *Nannotrigona perilampoides* (Hymenoptera : Meliponini) on Greenhouse Tomatoes (*Lycopersicon esculentum*) in Subtropical México Behavior and Pollination Efficiency of *Nannotrigona perilampoides* (Hymenoptera : Melip. *J. Econ. Entomol.*, 97(2):475–481.
- Cauich, O., Quezada Euan, J., Meléndez Ramírez, V., Valdovinos-Nuñez, G., y Moo-valle, H. (2006). Pollination of habanero pepper (*Capsicum chinense*) and production in enclosures using the stingless bee *Nannotrigona perilampoides*. *J Apicult Res*, 45(3):125–130.
- Cauich, O., Quezada-euan, J. G., Macías-Macías, J., Reyes-Oregel, V., Medina Peralta, S., y Parra Tabla, V. (2004b). Behavior and Pollination Efficiency of *Nannotrigona perilampoides* (Hymenoptera: Meliponini) on Greenhouse Tomatoes (*Lycopersicon esculentum*). *J Econ Entomol*, 97(2):475–481.
- Cham, K., Nocelli, R., Freitas, B., y Rocha, M. (2019). Pesticide exposure assessment paradigm for stingless bees. *Environ Entomol.*, 48(1):36–48.
- Chmidta, V. M. S., Uchib, R. Z., y Artha, F. G. B. (2005). Original article Scent marks left by *Nannotrigona testaceicornis* at the feeding site : cues rather than signals 1. *Apidologie*, 36:285–291.
- Cockerell, T. (1922). Bees in the collection of the United States National Museum. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 60(18):1–20.
- Cresson, E. (1878). Descriptions of new species of North American bees. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila*, 30:181–182.
- De Queiroz, K. (2007). Species Concepts and Species Delimitation. *Syst. Biol.*, 56(6):879–886.

- Dos Santos, C., Souza dos Santos, P., Marques, D., Da-Costa, T., y Blochtein, B. (2019). Geometric morphometrics of the forewing shape and size discriminate *Plebeia* species (hymenoptera: Apidae) nesting in different substrates. *Systematic Entomology.*, pages 1–10.
- Dos Santos, S. A., Roselino, A. C., y Bego, L. R. (2008). Pollination of Cucumber, *Cucumis sativus* L. (Cucurbitales : Cucurbitaceae), by the Stingless Bees *Scaptotrigona aff . depilis* Moure and *Nannotrigona testaceicornis* Lepeletier (Hymenoptera : Meliponini) in Greenhouses. *Neotropical Entomology*, 37(5):506–512.
- Engel, M. S. (2001). A Monograph of the Baltic Amber Bees and The Evolution of Apoidea. *B Am Mus Nat Hist*, 259:1–192.
- Fernandez, F. y Sharkey, M. (2006). *Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical*. Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia., New York.
- Fonseca, A. S., Oliveira, E. J. F., Freitas, G. S., Assis, A. F., Souza, C. C. M., Contel, E. P. B., y Soares, A. E. E. (2017). Genetic Diversity in *Nannotrigona testaceicornis* (Hymenoptera : Apidae) Aggregations in Southeastern Brazil. *J. Insect Sci*, 17(1):1–6.
- Friese, H. (1901). Neue arten der Bienengattung Trigona Jur. (Hym.). *Z. Syst. Hymenopterol. Dipterol.*, 1:265–271.
- Garibaldi, L. A., Carvalheiro, L. G., Vaissière, B. E., Gemmill-herren, B., Hipólito, J., Freitas, B. M., Ngo, H. T., Azzu, N., Sáez, A., Åström, J., An, J., y Blochtein, B. (2016). Mutually beneficial pollinator diversity and crop yield outcomes in small and large farms. *Science*, 351(6271):388–391.
- Garibaldi, L. A., Steffan-dewenter, I., Winfree, R., Marcelo, A., Bommarco, R., Cunningham, S. A., Kremen, C., y Luísa, G. (2013). Wild Pollinators Enhance Fruit Set of Crops Regardless of Honey Bee Abundance. *Scienceexpress*, (February):1–7.
- Gonzalez, V.H. y Roubik, D. (2008). Especies nuevas y filogenia de las abejas de fuego, *Oxytrigona* (hymenoptera: Apidae, meliponini). *Acta zoológica mexicana*, 24(1):43–71.
- Gonzalez, V., Amith, J., y Stein, T. (2018). Nesting ecology and the cultural importance of stingless bees to speaker of yoloxóchitl mixtec, an endangered language in guerrero, mexico. *Apidologie*, 49(62):625–636.
- Gonzalez, V. y Engel, M. (2004). The tropical andean bee fauna (insecta: Hymenoptera: Apoidea), with examples from colombia. *Entomologische Abhandlungen*, 62(62):65–75.
- Gonzalez, V., Griswoold, T., y Engel, M. (2013). Obtaining a better taxonomic understanding of native bees : where do we start ? *Syst. Entomol.*, 38:645–653.

- Gonzalez, V., Velez-Ruiz, R., y Engel, M. (2014). A new paracolletine bee from colombia (hymenoptera: Colletidae), with an updated checklist of the tropical andean bee fauna. *Journal of Melittology*, 43(62):1–26.
- Gonzalez, V. H. y Engel, M. S. (2012). A new species of *Geotrigona* Moure from the Caribbean coast of Colombia (Hymenoptera , Apidae). *ZooKeys*, 172:77–87.
- Gonzalez, V. H. y Griswold, T. L. (2011). Two new species of *Paratrigona* and the male of *Paratrigona ornaticeps* (Hymnoptera, Apidae). *ZooKeys*, 120:9–25.
- Gonzalez, V. H. y Sepúlveda, P. A. (2007). New Species of *Geotrigona* (Hymenoptera: Apidae, Meliponini), with Comments on the Genus in Colombia. *Acta biol. Colomb.*, 12(1996):103–108.
- Greenleaf, S. S. y Kremen, C. (2006). Wild bee species increase tomato production and respond differently to surrounding land use in Northern California. *Biol Conserv*, 133:81–87.
- Grimaldi, D. y Engel, M. S. (2005). *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press, Hong Kong, first edit edition.
- Heard, T. A. (1999). The role of Stingless Bees in Crop Pollination. *Annu. Rev. Entomol*, 44:183–206.
- Jaramillo, D. (2012). *Efecto de las abejas silvestres en la polinización del café (Coffea arabica: Rubiaceae) en tres sistemas de producción en el departamento de Antioquia*. Tesis de maestría., Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias. Medellín.
- Jaramillo Silva, J. C. (2012). *Las especies del género Nannotrigona (Hymenoptera, Apidae, Meliponini) en Colombia*. Trabajo pregrado. biología, Universidad Nacional de Colombia.
- Landaverde-Gonzalez, P., Quezada-Euan, J., Theodorou, P., Murray, T., Husemann, M., Ayala, R., Moo-Valle, H., Vandame, R., y Paxton, R. (2017). Sweat bees on hot chillies : provision of pollination services by native bees in traditional slash-and-burn n Peninsula of tropical agriculture in the Yucat a. *Journal of Applied Ecology*, 54:1814–1824.
- Lepelletier, A. (1836). Histoire Naturelle des Insectes Hyménoptères. *Paris: Roret.*, 1:427–429.
- Lowenberg-Neto, P. (2014). Neotropical region: a shapefile of Morrone’s 2014 biogeographical regionalisation. *Zootaxa*, 3802(2):300–300.
- Maeta, Y. Tezuka, T. H. y Suzuki, K. (1992). Utilization of the brazilian stingless bee, nannotrigona testaceicornis, as a pollinator of strawberries. *Honeybee Sci.*, 13(2):71–78.

- Martínez-López, S., Medina Soto, E. A., Sandoval, S., y Otero Ospina, J. T. (2017). Distribución espacial y hábitos de nidificación de *Nannotrigona mellaria* (Apidae: Meliponini) en una localidad de Cali (Colombia). *Acta Zoológica Mexicana*, 33(2):161–168.
- Mayden, R. L. (1997). A hierarchy of species concepts: The denouement in the saga of the species problem. In Claridge, M. F., Dawah, H. A., y Wilson, M. R., editors, *Species: The units of diversity*, pages 381–423. Chapman & Hall.
- Melo, G. (2015). New species of the stingless bee genus *Schwarziana* (Hymenoptera, Apidae). *Systematics, Morphology and Biogeography*, 59(1):290–293.
- Melo, G. A. (2003). Notas sobre meliponíneos neotropicales, com a descrição de três novas espécies (Hymenoptera, Apidae). In Melo, G. y Alves-dos Santos, I., editors, *Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 Anos de Jesus Santiago Moure*, number January 2003, pages 85–91. Editora UNESCO, Criciúma.
- Michener, C. (1989). Classification of the Apidae (Hymenoptera). *The University of Kansas Science Bulletin Vol.*, 54(4):75–164.
- Michener, C. D. (2007). *The bees of the world*. The Johns Hopkins University Press 2715 North Charles Street, Baltimore, Maryland 21218-4363, 2nd. ed. edition.
- Mora, C., Tittensor, D. P., Adl, S., Simpson, A. G. B., y Worm, B. (2011). How Many Species Are There on Earth and in the Ocean? *PLoS Biology*, 9(8):1–8.
- Morrone, J. (2015). Biogeographical regionalisation of the andean region. *Zootaxa*, 3936:207–236.
- Moure, J. (1961). A preliminary supra-specific classification of the Old World Meliponine bees (Hymenoptera, Apoidea). *Stud Entomol*, 4:181–242.
- Moure, J. (1971). Descrição de uma nova espécie de *Tetragona* do Brasil Central (Hymenoptera, Apidae). *Bol Univ Paraná Zool*, 4(10):47–50.
- Nates-Parra, G. (2001). Las abejas sin aguijón (hymenoptera: Apidae: Meliponini) de Colombia. *Biota Colombiana*, 2(3):233–248.
- Nates-Parra, G. (2006). *Las abejas corbícúladas de Colombia (Hymenoptera: Apidae)*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, 1ra edition.
- Nates-parra, G. (2016). *Iniciativa Colombiana de Polinizadores: Abejas ICPA*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, primera ed edition.
- Nates-Parra, G. (2018). *Iniciativa Colombiana de Polinizadores - Abejas - icpa. Bogotá, D. C. Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia*.

- Nates-Parra, G. y Cepeda, O. (1983). Comportamiento Defensivo en algunas especies de Meliponinos Colombianos (Hymenoptera: Meliponinae). *Boletín departamento de Biología.*, 1(5):65–85.
- Nates-Parra, G., González-B, V., y Ospina-Torres, R. (1994). Descripción de machos y anotaciones sobre la biología de *Paratrigona anduzei* y *P. eutaenita* (Hymenoptera: Apidae: Meliponini) en Colombia. *Caldasia*, 21(2):174–183.
- Nates-Parra, G., Palacios, E., y Parra-H, A. (2008). Efecto del cambio del paisaje en la estructura de la comunidad de abejas sin aguijón (Hymenoptera: Apidae) en Meta, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 56(3):1295–1308.
- Nates-Parra, G., Rodríguez, A., y Velez, D. (2006a). Stingless bees (hymenoptera: Apidae: Meliponini) in oriental mountains cemeteries from colombia. *Acta Biol.Colomb.*, 11(1):25–35.
- Nates-Parra, G., Rodríguez-C, , y Vélez, D. (2006b). Abejas sin aguijón (Hymenoptera : Apidae : Meliponini) en cementerios de la cordillera oriental de Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 11(1):25–35.
- Nates-Parra, G. y Rosso-Londoño, J. (2013). Diversidad de abejas sin aguijón (Hymenoptera: Meliponini) utilizadas en meliponicultura en Colombia. *Acta biol. Colomb.*, 18(3):415–426.
- Nates-parra, G., P. A., Rodríguez, A. Baquero, P., y Vélez, D. (2006). Abejas silvestres (Hymenoptera : Apoidea) en ecosistemas urbanos : Estudio en la ciudad de Bogotá y sus alrededores. *Revista Colombiana de Entomología* 32(1):, 32(1):77–84.
- Nixon, K. (1999). *WINCLADA, version 0.9.99tuc.13, beta. C.* Cornell University, Ithaca, New York.
- Nogueira, D. S., Oliveira, F. F. D., y Oliveira, M. L. D. (2017). The real taxonomic identity of *Trigona latitarsis* Friese , 1900 , with notes on type specimens (Hymenoptera, Apidae). *ZooKeys*, 713:113–130.
- Palma, G., Quezada-Euan, J. J. G., Reyes-Oregel, V., Melendez, H., y Moo-Valle, V. (2008). Production of greenhouse tomatoes (*Lycopersicon esculentum*) using *Nannotrigona perilampoides*, *Bombus impatiens* and mechanical vibration (Hym.: Apoidea). *J. Appl. Entomol.*, 132:79–85.
- Parizotto, D. R. (2010). Morfología externa da operaria de *Lestrimelitta ehrhardti* (Friese , 1931) (Hymenoptera : Meliponini). *Acta biol. Colomb*, 15(2):131–148.
- Porto, D. S., Almeida, E. A. B., y Vilhelmsen, L. (2017). Comparative morphology of internal structures of the mesosoma of bees with an emphasis on the corbiculate clade (Apidae : Apini). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 179:303–337.

- Quezada-Euán, J., Nates-parra, G., Imperatriz Fonseca, V., y Roubik, D. (2018). The economic and cultural values of stingless bees (Hymenoptera: Meliponini) among ethnic groups of tropical America. *Sociobiology*, 65(4):534–557.
- Rasmussen, C. y Cameron, S. A. (2007). A molecular phylogeny of the Old World stingless bees (Hymenoptera : Apidae : Meliponini) and the non-monophyly of the large genus *Trigona*. *Syst. Entomol.*, 32:26–39.
- Rasmussen, C. y Cameron, S. A. (2010). Global stingless bee phylogeny supports ancient divergence , vicariance , and long distance dispersal. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2010, 99:206–232.
- Rasmussen, C. y Gonzalez, V. H. (2017). The neotropical stingless bee genus *Nannotrigona* Cockerell (Hymenoptera: Apidae: Meliponini): An illustrated key, notes on the types, and designation of lectotypes. *Zootaxa*, 4299(2):191–220.
- Roselino, A. C., Santos, S. B., Hrnčir, M., y Bego, L. R. (2009). Differences between the quality of strawberries (*Fragaria x ananassa*) pollinated by the stingless bees *Scaptotrigona aff. depilis* and *Nannotrigona testaceicornis*. *Genet Mol Res*, 8(2):539–545.
- Roubik, D. (1989a). *Ecology and Natural history of Tropical Bees*. Cambridge University Press, New York, NY.
- Roubik, D. (1989b). *Stingless Bees. A Guide to Panamanian and Mesoamerican Species and their Nests (Hymenoptera:Apidae:Meliponinae)*. Quintero DA, Aiello A, editors. Insects of Panama and Mesoamerica - Selected Studies.Oxford University Press, New York, NY.
- Roubik, D. W., Segura, J. A. L., y De Camargo, J. M. F. (1997). New stingless bee genus endemic to Central American cloudforests: Phylogenetic and biogeographic implications (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *Syst. Entomol.*, 22(1):67–80.
- Sakagami, S., Inoue, T., Yamane, S., y Salmah, S. (1989). Nests of the myrmecophilous stingless bee, *Trigona moorei*: How do bees initiate their nest within an arboreal ant nest? *Biotropica.*, 21(3):265–274.
- Schwarz, H. (1938). The stingless bees (Meliponidae) of British Guiana and some related forms. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 74:437–508.
- Slaa, E., Sánchez, L., Sandí, M., y Salazar, W. (2000). A scientific note on the use of stingless bees for commercial pollination in enclosures. *Apidologie*, 31(1):141–142.
- Smith, F. (1862). Descriptions of new Species of Aculeate Hymenoptera, collected at Panama by R. W. Stretch, Esq., with a List of described Species, and the various Localities where they have previously occurred. *Trans. Entomol. Soc. Lond.*, 11:29–44.

- Smith-Pardo, A. (2003). A preliminary account of bees of Colombia (Hymenoptera:Apoidea): Present Knowledge and future directions. *J Kansas Entomol SOC*, 76(2):335–371.
- Snodgrass, R. (1935). *Principles of Insect Morphology*. McGraw Hill., New York.
- Snodgrass, R. (1956). *Anatomy of the honey bee*. Cornell University Press., Ithaca, NY.
- Sommeijer, M., De Rooy, G., Punt, W., y De Bruijn, M. (1983). A comparative study of foraging behavior and pollen resources of various stingless bees (hym., meliponinae) and honeybees (hym., apinae) in trinidad, west-indies. *Apidologie.*, 14(3):205–224.
- Staines, M., Vo, C., Puiiu, N., Hayes, S., Tuiwawa, M., Stevens, M., y Schwarz, M. (2017). Pollen larceny of the tropical weed *Solanum torvum* by a fijian endemic halictine bee with implications for the spread of plants with specialized pollinator requirements. *Journal of Tropical Ecology*, 33(3):183–187.
- Velez, R. I. y Smith-Pardo, A. (2008). *Los géneros de abejas (Hymenoptera: Apoidea: Apiformes) de Antioquia, Colombia*. Universidad Nacional de Colombia, Medellín, 1ra edition.
- Villa, A. y Vergara, C. (1982). Contribución al estudio de los hábitos de nidificación de algunas especies de abejas nativas sin aguijón (hymenoptera: Apidade). *Scientiae.*, 1(2):147–163.
- Vit, P., Pedro, S. R., y Roubik, D. (2013). *Pot-Honey. A legacy of stingless bees*. Springer New York Heidelberg Dordrecht London, New York.
- Vivallo, F. y Vélez, D. (2016). A synopsis of the subgenus *Centris (Hemisiella)* Moure, 1945 (Hymenoptera: Apidae: Centridini) in Colombia, with description of a new species. *Zootaxa*, 4162(1):107–133.
- Wiley, E. O. (1978). The evolutionary species concept reconsidered. *Systematic Zoology*, 27(1):17–26.
- Wille, A. (1983). Biology of the stingless bees. *Annu. Rev. Entomol*, 28(2):41–64.
- Wille, A. y Michener, C. (1973). The nest architecture of stingless bees with special reference to those of Costa Rica. *Revista de Biología tropical*, 21(1):2–271.
- Yoder, M., Mikó, I., Seltmann, K., Bertone, M., y Deans, A. (2010). A Gross Anatomy Ontology for Hymenoptera. *Plos One*, 5(12):e15991.