

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL LITORAL

Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas



Tesis para la obtención del Grado Académico de Doctor en Ciencias

Biológicas

**Sistemática y biología de abejas de la tribu Emphorini
Análisis de las relaciones abeja/ planta en una
perspectiva evolutiva y filogenética**

Alicia Viviana Schaller

Director de Tesis: Arturo Roig Alsina

Co-director de Tesis: Milagros Dalmazzo

Lugar de realización: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, División Entomología. Av. Ángel Gallardo 470, Buenos Aires.

2024

Agradecimientos

Quiero agradecer a mi director Dr. Arturo Roig Alsina por darme la posibilidad de desarrollar mi tesis, por el acompañamiento durante estos años, por su paciencia y apoyo constante. Estaré siempre agradecida, sobre todo por los valores que me enseñó y que siempre lo recordaré.

Agradezco a mi Co-Directora, Dra. Milagros Dalmazzo, por su acompañamiento y orientaciones para el desarrollo de la tesis.

A la Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional del Litoral.

Agradezco a los señores del jurado de la presente tesis: Dra Carmen Cecilia Macluf, Dra. Natalia Verónica Bulacio Cagnolo y al Dr. Francisco José Reynaldi por las valiosas correcciones y sugerencias efectuadas que contribuyeron a mejorar el manuscrito.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), por la beca otorgada para la realización de este doctorado.

Al Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, por brindarme las instalaciones y recursos que permitieron la realización de la presente tesis.

A los curadores que han prestado material para este estudio, D. Notton (NHMUK), T. Griswold (Logan), A. Lanteri y M. Lucía (La Plata).

A F. Tricárico por su ayuda con las fotografías SEM.

A la Consejera de Estudios, Marta Morbelli, por las observaciones y sugerencias en los informes de avances.

A Juan Pablo Torretta y Pastor Arenas por la identificación de las muestras de plantas.

A Favio Vossler, Cecilia Macluf, Isabel Vilanova, por la ayuda en los preparados e identificación de los granos de polen.

A la Prof. Ana Susana Gutiérrez, de la Dirección de Fauna y Áreas Naturales Protegidas del Chaco, por los permisos otorgados

A mis compañeros de la División Entomología del MACN: Pablo, Sofi, Luciano, joa, Rocio, Luis, Beatriz, Gero, Diana, Diego y Manuel. Gracias por los almuerzos, y las charlas compartidas.

A mi familia por el apoyo constante para que nunca bajara los brazos. A mi cuñado Javier por la ayuda en la confección de los mapas. A mi papá por haberme llevado a todos los lugares de

muestreo y siempre estar predispuesto a ayudarme. A mi mamá por siempre esperarme con la comida cuando llegaba cansada e insolada de las campañas.

A mi vecino Dieguito de Resistencia que cuando podía me acompañaba a las salidas de campo para que no estuviera sola.

A mis amigos Gise, Jose, Maxi y Leo, por su amistad, charlas y consejos en estos años. También a mi amiga Pame que ya no está con nosotros físicamente, pero me ayudó hasta el último día que pudo, gracias donde estés.

A mis amigos Emanuel y Gustavo que compartimos también el profesorado, gracias por las charlas, las salidas para despejar la mente y por su amistad.

A mi amiga Rita que desde Resistencia siempre me brindó su ayuda.

A mis compañeros de trabajo del Colegio 17 por sus palabras de aliento todas las mañanas.

A mis gatihijos Jorgito, Luna, Coraje y Cleo por su compañía y amor animal que me brindaron todo este tiempo.

A Euge por su amor y compañía en estos años apoyándome en todo, gracias por todo.

Aportes científicos

Schaller, A., & Roig-Alsina, A. (2019). The nesting habits and flower relationships of the bee *Melitoma ameghinoi* (Holmberg) (Hymenoptera, Apidae), with notes on its taxonomy and distribution. *Journal of Natural History*, 53(27-28), 1633-1645.

Schaller, A., & Roig-Alsina, A. (2021). A revision of the bee genus *Ancyloscelis* (Hymenoptera: Apidae) in Argentina. *Zootaxa*, 4980(3), 521-540.

Índice

AGRADECIMIENTOS.....	1
APORTES CIENTÍFICOS	3
ÍNDICE.....	4
1. ABREVIATURAS Y SÍMBOLOS	8
2. RESUMEN	9
2.1. Abstract.....	12
3. INTRODUCCIÓN GENERAL	15
3.1. Objetivos.....	17
3.2. Objetivos generales.....	17
3.3. Objetivos específicos	17
3.4. Hipótesis	17
4. ESTRUCTURA DE LA TESIS.....	18
CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN GENERAL Y SISTEMA DE ESTUDIO	19
5.1. Introducción.....	20
5.1.1. Género <i>Ancyloscelis</i>	21
5.1.2. Género <i>Melitoma</i> Lepeletier y Serville.....	22
5.2. Materiales y métodos.....	23
5.2.1. Área de Estudio	23
5.2.1.1. Localidades visitadas	24
5.2.2. Tareas de campo.....	28
5.2.2.1. Fecha en la que se realizaron las observaciones	28
5.2.2.2. Jornadas de búsqueda de ejemplares.....	30
5.2.2.3. Jornadas de observación y extracción de nidos.....	31
5.2.3. Tareas de laboratorio.....	32
5.2.3.1. Identificación de las abejas	32
5.2.3.2. Herbario de referencia	32
5.2.3.3. Estudio de la dieta	32
5.3. Bibliografía.....	34
CAPÍTULO II: REVISIÓN SISTEMÁTICA DE <i>ANCYLOSCELIS</i> LATREILLE, 1829 EN LA ARGENTINA	37
6.1. Introducción.....	38
6.2. Materiales y métodos.....	41

6.3.	Resultados.....	42
6.3.1.	<i>Género Ancyloscelis Latreille</i>	42
6.3.2.	<i>Grupo ursinus</i>	42
6.3.3.	<i>Grupo apiformis</i>	52
6.3.4.	<i>Clave taxonómica</i>	56
6.3.4.1.	<i>Clave para las especies de Ancyloscelis en Argentina</i>	56
6.4.	Bibliografía.....	69
CAPÍTULO III: RELACIONES FILOGENÉTICAS DENTRO DEL GÉNERO		
	<i>ANCYLOSCELIS</i>	74
7.1.	Introducción.....	75
7.2.	Materiales y métodos.....	78
7.2.1.	<i>Estudios anatómicos</i>	78
7.2.2.	<i>Taxones utilizados</i>	79
7.2.3.	<i>Grupo interno</i>	79
7.2.4.	<i>Grupo externo</i>	80
7.2.5.	<i>Caracteres utilizados</i>	80
7.2.6.	<i>Análisis de los datos</i>	80
7.3.	Resultados.....	82
7.3.1.	<i>Lista de caracteres y sus estados</i>	82
7.3.2.	<i>Análisis filogenético</i>	96
7.4.	Discusión	102
7.5.	Bibliografía.....	104
CAPÍTULO IV: POLEN RECOLECTADO POR ABEJAS DEL GÉNERO		
	<i>ANCYLOSCELIS</i>	106
8.1.	Introducción.....	107
8.2.	Materiales y métodos.....	109
8.2.1.	<i>Muestreo de especies de abejas</i>	109
8.2.2.	<i>Preparación y conteo de polen</i>	109
8.2.3.	<i>Colección de plantas en campo</i>	110
8.3.	Resultados.....	111
8.3.1.	<i>Análisis de polen de las especies del género Ancyloscelis</i>	111
8.3.2.	<i>Análisis de polen de plantas visitadas</i>	127
8.4.	Discusión	128

8.5.	Bibliografía.....	130
CAPÍTULO V: PATRONES EVOLUTIVOS DE PREFERENCIA DE HUÉSPED		
FLORAL EN UN CLADO DE LAS ABEJAS ESPECIALIZADAS		133
9.1.	Introducción.....	134
9.1.1.	<i>Constancia floral</i>	134
9.1.2.	<i>Niveles de especialización</i>	135
9.1.3.	<i>Evolución de la especialización en el uso del polen</i>	136
9.1.4.	<i>El estudio de los patrones evolutivos</i>	139
9.2.	Materiales y métodos.....	140
9.2.1.	<i>Relevamiento de las fuentes de polen</i>	140
9.2.2.	<i>Criterios para determinar el grado de especialización de las especies</i>	140
9.2.3.	<i>Análisis de la evolución del uso de huésped mediante método de optimización</i>	141
9.3.	Resultados.....	142
9.3.1.	<i>Evolución de preferencia de huésped floral</i>	145
9.4.	Discusión	148
9.5.	Bibliografía.....	150
9.6.	Anexo.....	155
CAPÍTULO VI: ADAPTACIONES MORFOLÓGICAS PARA LA RECOLECCIÓN		
DEL POLEN EN ABEJAS DEL GÉNERO <i>ANCYLOSCELIS</i>		158
10.1.	Introducción.....	159
10.1.1.	<i>Adaptaciones morfológicas</i>	159
10.1.2.	<i>Combinaciones de modificaciones estructurales y de comportamiento para liberar polen</i>	160
10.1.3.	<i>Adaptaciones comportamentales</i>	161
10.2.	Materiales y métodos.....	163
10.2.1.	<i>Descripción de las estructuras asociadas al transporte de polen</i> 163	
10.2.2.	<i>Descripción de características de las plantas huésped</i>	163
10.2.3.	<i>Análisis de la evolución de adaptaciones morfológicas para la colecta de polen, mediante método de optimización</i>	163
10.3.	Resultados.....	164

10.3.1.	<i>Características morfológicas de las especies de Ancyloscelis</i>	
	164	
10.3.2.	<i>Grupo ursinus</i>	164
10.3.3.	<i>Especies con aparato bucal no modificado</i>	164
10.3.4.	<i>Análisis de la evolución de adaptaciones morfológicas para la colecta de polen, mediante método de optimización</i>	165
10.4.	Discusión	169
10.5.	Bibliografía	171
CAPÍTULO VII: OTROS EMPHORINI. <i>MELITOMA AMEGHINOI</i>		173
11.1.	Introducción	174
11.2.	Materiales y métodos	175
11.2.1.	<i>Sitio de nidificación</i>	175
11.2.2.	<i>Captura de ejemplares en la vegetación</i>	175
11.2.3.	<i>Análisis polínico de las provisiones</i>	176
11.3.	Resultados	177
11.3.1.	<i>Nidificación</i>	177
11.3.2.	<i>Análisis de polen</i>	178
11.3.3.	<i>Observaciones sobre el terreno</i>	180
11.3.4.	<i>Relevamiento bibliográfico</i>	180
11.3.5.	<i>Sistemática</i>	181
11.3.6.	<i>Código de barras</i>	181
11.3.7.	<i>Diagnosis</i>	181
11.3.8.	<i>Relaciones de M. ameghinoi</i>	183
11.4.	Discusión	186
11.5.	Bibliografía	188
12.	CONCLUSIONES FINALES	191

1. Abreviaturas y símbolos

UID: distancia interocular superior

LID: distancia interocular inferior

AOD: distancia alveolocular

DAI: distancia interalveolar

OOD: distancia ocellocular

IOD: distancia interocelar

PD: diámetro de punto.

MOD: El diámetro máximo del ocelo medio se utiliza como referencia para expresar la longitud de la pubescencia y otras estructuras.

T: Tergos metasomales

S: esternos metasomales.

H: hembras

M: machos

MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires

MLP: Museo de La Plata, La Plata

Londres: Museo de Historia Natural, Londres

BBSL: Laboratorio de Biología y Sistemática de Abejas del USDA-ARS, Logan, Utah, EE. UU.

n: número de muestras

N: nido

NaOH: hidróxido de sodio

est.: estado

2. Resumen

Las abejas desempeñan un papel crucial en la polinización, que es esencial tanto para la biodiversidad de los ecosistemas como para la producción de cultivos. La tesis se centra en la tribu Emphorini, que se distribuye desde Canadá hasta el norte de la Patagonia en Argentina, con una gran diversidad en América del Sur. Esta tribu incluye diez géneros, de los cuales el género *Ancyloscelis* es de particular interés debido a su pobre conocimiento sistemático. Las abejas del género *Ancyloscelis* son un grupo de gran interés para entender la diversidad y las interacciones ecológicas en Argentina. Esta tesis aborda aspectos taxonómicos, ecológicos y filogenéticos de estas abejas, con el objetivo de comprender mejor sus relaciones con las plantas de las cuales dependen para la recolección de polen.

Se realizaron campañas de muestreo en cinco provincias argentinas, que abarcaron 23 localidades y sumaron un total de 103 días de trabajo de campo. Durante estos muestreos, se documentó la diversidad de especies de *Ancyloscelis* y aspectos comportamentales. Se realizó un análisis taxonómico detallado del género de abejas *Ancyloscelis* en Argentina. Las especies del género *Ancyloscelis* se agrupan “dos” categorías distintivas según las diferencias en su aparato bucal: un grupo con setas ganchudas en la probóscide, y otro con setas simples o plumosas en la probóscide. El primer grupo está compuesto en Argentina por *A. bonariensis* Brèthes, *A. halictoides* (Holmberg), *A. mesopotamica* (Holmberg) y una especie recién descubierta, *A. holmbergi* Schaller. El segundo grupo, que se demuestra en esta tesis como parafilético, incluye en la Argentina a *A. apiformis* (Fabricius), *A. romeroi* (Holmberg), *A. saltensis* Rodríguez & Roig Alsina y *A. nigricornis* Rodríguez & Roig-Alsina.

La revisión taxonómica incluye descripciones, una clave para las especies, y novedades de nomenclatura, con la designación de lectotipos para *Leptergatis bonariensis* Brèthes y *Leptergatis mesopotamica* Holmberg. También se ha determinado que *Ancyloscelis turmalis* Vachal es un nuevo sinónimo de *Ancyloscelis mesopotamica* y se ha confirmado la sinonimia de *Ancyloscelis gigas* Friese como un sinónimo posterior de *Ancyloscelis halictoides*. Además, se realizó la descripción de la nueva especie *A. holmbergi* Schaller.

A nivel filogenético, se realizó un análisis del género *Ancyloscelis* basado en 58 caracteres morfológicos informativos de 16 especies, utilizando métodos de máxima parsimonia para construir árboles filogenéticos. Los resultados mostraron que el género forma un grupo monofilético, respaldado por sinapomorfias no homoplásticas. La especie *Eremapis parvula*, elegida como uno de los grupos externos, es recuperada como grupo hermano del género *Ancyloscelis*. Se identificaron cuatro clados principales dentro del género, proporcionando una comprensión más precisa de las relaciones evolutivas de estas abejas.

El estudio de la dieta de las abejas *Ancyloscelis* se centró en el análisis del polen recolectado y transportado en las escopas, utilizando este análisis como una herramienta directa y eficaz para examinar sus hábitos alimentarios. Sin embargo, el análisis enfrenta desafíos debido a la similitud morfológica entre los granos de polen de especies relacionadas. Se empleó principalmente la metodología de Caccavari & Cilla (2010) para la extracción y análisis del polen, que evita técnicas agresivas como la acetólisis en favor del hidróxido de potasio (KOH) para la preparación de los granos de polen. Los resultados revelaron una notable especialización en las familias Convolvulaceae y Pontederiaceae. Esto indica que las abejas *Ancyloscelis* tienen una dieta predominantemente basada en estas familias, lo que sugiere una selección alimentaria restringida con posibles implicaciones para su supervivencia y reproducción.

La evolución de la preferencia de plantas huésped en las abejas *Ancyloscelis* se analizó codificando las preferencias de polen de cada especie y mapeándolas en el árbol filogenético. Las preferencias de polen se determinaron a partir de los resultados de los análisis de polen de esta tesis y una revisión de la bibliografía. El estudio indica que el ancestro de todo el género estaba asociado con Convolvulaceae. Dentro del género, se encontraron tres cambios en la elección de huésped: dos cambios en la amplitud de la dieta y un cambio completo de huésped. Primero, *A. apiformis* amplió su dieta, incluyendo, además de Convolvulaceae, polen de Malpighiaceae, lo que sugiere una estrategia poliléctica o oligolectía ecléctica. Segundo, *A. romeroi* amplió su dieta incluyendo polen de Cactaceae, además de Convolvulaceae. Tercero, hubo un cambio radical de Convolvulaceae a Pontederiaceae en el ancestro de *A. halictoides*, *A. bonariensis*, *A. mesopotamica*, *A. ursinus* y *A. holmbergi*.

Dentro de la categoría de oligolectía, la mayoría de las especies del género *Ancyloscelis* se consideran oligolécticas estrechas, ya que recolectan polen de un solo género de plantas. Sin embargo, *A. apiformis* y *A. romeroi* son oligolécticas eclécticas, ya que, aunque se limitan a algunos géneros de plantas huésped, abarcan clados diversos que pertenecen a diferentes familias y órdenes.

Se estudiaron las adaptaciones morfológicas de las abejas del género *Ancyloscelis* para la recolección de polen, y se correlacionaron estas características con las plantas huésped. Se identifican dos tipos de aparato bucal: las especies del grupo *ursinus* presentan setas ganchudas en la probóscide, permitiendo recolectar polen de anteras ocultas en flores de Pontederiaceae. Las restantes especies recolectan polen de flores abiertas de Convolvulaceae y Cactaceae, y no presentan adaptaciones morfológicas específicas. El análisis filogenético revela que las adaptaciones en el grupo *ursinus* surgieron una única vez en el ancestro del grupo. Dentro del grupo *ursinus* se observan modificaciones del patrón adaptativo en dos especies. En *A. mesopotamica* hay setas ganchudas adicionalmente en otros sectores del cuerpo y en *A. halictoides* faltan setas ganchudas en parte del palpo labial. La interpretación de este último caso

es ambigua en el cladograma, pudiendo tratarse de un estado ancestral o una pérdida de setas en el palpo.

Finalmente, se llevó a cabo un estudio sobre el comportamiento de nidificación de *Melitoma ameghinoi*. La inclusión del género *Melitoma* en esta tesis se fundamenta en su pertenencia a la tribu Emphorini, objeto central de esta investigación. Su incorporación respondió a razones logísticas, dado que durante las campañas de muestreo se evaluaba continuamente la disponibilidad de material adecuado para el análisis. En este contexto, el hallazgo de nidos de *M. ameghinoi* brindó la oportunidad de estudiarlos en detalle, lo que justifica su inclusión en este trabajo. A diferencia de otras especies del género, que construyen nidos en barrancos o superficies inclinadas, *M. ameghinoi* hace sus nidos en el suelo horizontal, específicamente en suelo arcilloso muy duro. Los nidos, poco profundos, contienen tres o cuatro celdas dispuestas verticalmente. Las torretas son cortas y curvadas, con la entrada orientada hacia el suelo. El estudio de sus relaciones florales mediante análisis de polen y observación directa mostró que *M. ameghinoi* recolecta polen exclusivamente del género *Ipomoea*. Se recopiló información sobre las fuentes de polen para especies de *Melitoma*, y se determinó que todas las especies estudiadas, incluida *M. ameghinoi*, son oligoléticas estrechas.

Esta tesis proporciona una visión integral sobre la biología, ecología y evolución de las abejas del género *Ancyloscelis*, contribuyendo al conocimiento necesario para su conservación y ofreciendo una base sólida para estudios futuros sobre la diversidad y las interacciones planta-polinizador en Argentina.

2.1. Abstract

Bees are crucial for the process of pollination, which is essential to sustain ecosystem biodiversity as well as crop production. This thesis focuses on the bee tribe Emphorini, distributed from Canada to the north of Patagonia in Argentina, with great diversity in South America. The tribe includes ten genera, of which the genus *Ancyloscelis* is of particular interest, due to the poor knowledge of its systematics. *Ancyloscelis* bees are a group of great interest to understand diversity and ecological interactions in Argentina. This thesis deals with the taxonomy, ecology, and phylogeny of these bees, in order to better understand their relations to the plants from which they gather pollen.

Extensive sampling campaigns were performed in five Argentinean provinces, in 23 localities, representing a total of 103 hours of field work. The field work allowed to document the species diversity of *Ancyloscelis* and to learn behavioral aspects. A detailed taxonomic study of *Ancyloscelis* bees in Argentina was made. Species of *Ancyloscelis* had been grouped in two distinctive categories according to their mouthparts: one group with hooked setae on the proboscis, and another one with simple or plumose hairs on the proboscis. The first group includes in Argentina *A. bonariensis* Brèthes, *A. halictoides* (Holmberg), *A. mesopotamica* (Holmberg), and a newly discovered species, *A. holmbergi* Schaller. The second group, which is demonstrated in this thesis as paraphyletic, includes in Argentina *A. apiformis* (Fabricius), *A. romeroi* (Holmberg), *A. saltensis* Rodríguez & Roig-Alsina, and *A. nigricornis* Rodríguez & Roig-Alsina. The taxonomic revision includes descriptions, a key to species, and nomenclatural novelties. Lectotypes are designated for *Leptergatis bonariensis* Brèthes and *Leptergatis mesopotamica* Holmberg. *Ancyloscelis turmalis* Vachal is shown to be a junior synonym of *Ancyloscelis mesopotamica*, and the synonymy of *Ancyloscelis gigas* Friese as a junior synonym of *Ancyloscelis halictoides* is confirmed. The new species *A. holmbergi* Schaller was described.

A phylogenetic analysis of the genus *Ancyloscelis* was performed, based on 58 informative morphological characters of 16 species, using methods of maximum parsimony to construct phylogenetic trees. The results show the genus as a monophyletic clade, supported by non-homoplasious synapomorphies. The species *Eremapis parvula*, selected as one of the outgroups, is recovered as sister to *Ancyloscelis*. Four major clades were identified within the genus, allowing a better understanding of the evolutionary relationships of these bees.

The study of the diet of *Ancyloscelis* bees was centered in the analysis of pollen transported in the scopas. This analysis is a precise tool to uncover the alimentary habits of the bees. Nevertheless, this analysis faces the challenge of the morphological similarity of pollen grains of related species. The methodology of Caccavari & Cilla (2010) was used for the extraction and analysis of pollen, using potassium hydroxide (KOH), and avoiding the use of more aggressive techniques as

acetolysis. A notable specialization in pollen of the families Convolvulaceae and Pontederiaceae was found, indicating a narrow selection of alimentary sources, with possible implications on their reproduction and survivorship.

The evolution of host preference in *Ancyloscelis* bees was analyzed by coding the pollen preferences of each species and mapping them onto the phylogenetic tree. Pollen preferences were determined by the results of pollen analyses of this thesis and a revision of the literature. The study indicates that the ancestor of the whole genus was associated to Convolvulaceae. Within the genus, three changes in host choice were found: two changes of diet breadth, and one complete switch of host. First, *A. apiformis* broadened its diet including, besides Convolvulaceae, pollen of Malpighiaceae, suggesting a polylectic or ecleptic oligolectic strategy. Second, *A. romeroi* broadened its diet including pollen of Cactaceae, besides Convolvulaceae. Third, there was a radical switch from Convolvulaceae to Pontederiaceae in the ancestor of *A. halictoides*, *A. bonariensis*, *A. mesopotamica*, *A. ursinus*, and *A. holmbergi*.

Most species of *Ancyloscelis* are considered as narrow oligolectic, since they gather pollen from a single plant genus. The species *A. apiformis* and *A. romeroi* are considered as ecleptic oligolectic, since they gather pollen from a few genera of plant hosts, but these genera belong to diverse clades in different families and orders.

The morphological adaptations for the collection of pollen in *Ancyloscelis* bees were correlated with characteristics of the host plants. Two types of mouthparts were identified: the species of the *ursinus* group have hooked setae on the proboscis, allowing them to collect pollen from the hidden anthers of flowers of Pontederiaceae. The other species, without specific morphological modifications, collect pollen from open flowers of Convolvulaceae and Cactaceae. The phylogenetic analysis shows that the adaptations in the *ursinus* species-group originated a single time in their ancestor. Within the *ursinus* group, two modifications of the adaptive pattern are seen. In *A. mesopotamica* hooked setae are found in additional parts of the body, and in *A. halictoides* hooked setae are lacking in part of the labial palp. The interpretation of the last case is ambiguous in the cladogram, since it may represent the ancestral state, or a loss of setae in the palp.

Finally, a study of the nesting behavior of *Melitoma ameghinoi* was made. This species makes its nests in horizontal, hard, clayish soils, differently from other species in the genus that make their nests in banks or slanting surfaces. Nests are shallow, with three or four vertical cells. The turrets are short and curved, with the entrance pointing to the soil surface. Host choice by pollen analysis and direct observation showed that *M. ameghinoi* collects pollen only from species in the genus *Ipomoea*. A survey of the literature for all the species of *Melitoma*, indicated that all of them, included *M. ameghinoi*, are narrow oligolectic species.

This thesis gives an integrative vision of the biology, ecology and evolution of *Ancyloscelis* bees, contributing to the necessary knowledge for their conservation, and for the studies of diversity and plant-pollinator interactions in Argentina.

3. Introducción general

Las abejas (Hymenoptera: Apoidea: “Apiformes”) son un grupo de insectos biológicamente muy diversos. A nivel global, se han identificado alrededor de 20,000 especies (Michener, 2007), mientras que en Argentina se han registrado aproximadamente 1,100 especies (Roig Alsina, 2008).

En lo que respecta a su comportamiento, se observa una gran variabilidad. La mayoría de las especies exhiben hábitos solitarios, aunque algunas tienen la capacidad de formar colonias eusociales altamente organizadas, caracterizadas por la diferenciación de castas, como es el caso de la abeja doméstica. Además, se han documentado especies parasitarias, incluyendo tanto las cleptoparásitas como las parásitas sociales.

En cuanto a sus patrones de nidificación, las abejas presentan una amplia diversidad. Algunas de ellas excavan sus nidos en el suelo, mientras que otras buscan cavidades ya existentes en el suelo para posteriormente expandirlas y modificarlas. También se encuentran aquellas que nidifican en la madera, aprovechando con frecuencia agujeros en troncos, cañas o tallos con médula blanda, y algunas construyen sus celdas utilizando barro o resinas (Roig Alsina, 2008).

Las abejas cumplen un importante rol en la reproducción de las plantas con flores, siendo sus principales polinizadores. Las abejas para su perpetuación (para cumplir su ciclo de vida) dependen de los recursos ofrecidos por las flores, ya que sus larvas se alimentan en forma exclusiva de polen, néctar y en algunos casos aceites florales. Esta interdependencia de abejas y plantas es un ejemplo clásico de mutualismo entre organismos, aunque algunos autores entienden que esta relación abeja/planta también encierra variables de conflicto (Feinsinger, 1983).

Es fundamental destacar que la polinización desempeña un papel crucial como servicio ecosistémico de gran importancia ya que, por un lado, contribuye a generar y mantener la biodiversidad en los ecosistemas al ser vital en la reproducción sexual de la mayoría de las plantas y, por otro, es necesaria para la fructificación de muchos cultivos (Garibaldi et al., 2011).

En cuanto a los patrones de forrajeo de las abejas, se puede encontrar una variedad de comportamientos. Muchas especies de abejas se comportan como especialistas, colectando polen de un número reducido de especies de plantas, en tanto que otras son generalistas colectando polen de un gran número de plantas sin ninguna relación entre sí. Las abejas más especializadas son denominadas monoléticas y oligoléticas, en tanto que las más generalistas se denominan poliléticas. Entre estos dos extremos hay una diversidad de comportamientos que ha dado lugar a una clasificación de las preferencias de forrajeo de las diversas especies de abejas (Robertson, 1925; Linsley & MacSwain, 1958; Cane & Sipes, 2006). Estos conceptos sobre especialización en la colecta de polen se desarrollan en el Capítulo V.

Dentro de la diversidad que presentan las abejas, en un mismo taxón de abejas puede haber especies generalistas y otras notablemente especializadas, y estas últimas pueden diferir entre sí en los huéspedes florales que utilizan. Este panorama plantea la intrigante cuestión de cómo ha evolucionado a lo largo del tiempo la relación entre abejas y plantas en un taxón particular.

Para abordar este interrogante, resulta esencial trazar la dirección de los cambios evolutivos tanto en la amplitud de la dieta como en la selección de huéspedes. Sin embargo, para emprender este análisis, es crucial contar con una hipótesis sólida acerca de las relaciones de parentesco entre los taxones. Este marco filogenético nos proporciona la capacidad de discernir si dos especies comparten una preferencia floral debido a una herencia común de un ancestro o si la adquirieron de manera independiente. Esta distinción es fundamental para reconstruir la secuencia precisa del origen y las modificaciones de las características de preferencia floral dentro de un grupo específico de abejas.

Esta tesis conjuga estudios entomológicos (sistemática y filogenia de *Ancyloscelis*) con estudios palinológicos (estudio de la dieta a través del análisis polínico) para conocer la evolución de las relaciones abeja/planta en un género de abejas solitarias que ha sido señalado en la literatura como compuesto por especies oligolécticas (Michener, 1974; Torchio, 1974; Bullock et al., 1991; Alves dos Santos & Wittmann, 1999; Ferreira et al., 2019).

Otro aspecto de particular interés son las diversas adaptaciones para coleccionar polen. Las interacciones planta-polinizador son recíprocas, es decir que hay un efecto del polinizador sobre la planta y un efecto de la planta sobre el polinizador. (Ebeling et al., 2008). Las estructuras para la colecta de polen en abejas *Ancyloscelis* son analizadas en el Capítulo VI a la luz de la hipótesis filogenética obtenida.

Como objeto de estudio se seleccionó la tribu Emphorini. Esta tribu se distribuye desde Canadá hasta el norte de la Patagonia en Argentina, con su mayor diversidad en América del Sur. Es una de las tribus de Apidae con mayor diversidad en la Argentina (Roig Alsina, 1999; Roig Alsina, 2008). Muchas de sus especies, pero no todas, se comportan como oligolécticas, coleccionan polen de un número reducido de especies de plantas y están asociadas principalmente a malváceas, convolvuláceas, onagráceas, cactáceas, pontederiáceas y asteráceas (Roig Alsina, 1999). Teniendo en cuenta estas consideraciones es que se ha elegido la tribu mencionada en los objetivos, y la profundización de su estudio mediante la resolución del género *Ancyloscelis*, debido a que este importante integrante de nuestra fauna está pobremente estudiado desde el punto de vista sistemático (Roig Alsina, 1999). Las bases para encarar un estudio filogenético de las Emphorini están dadas en el trabajo de Roig Alsina & Michener (1993) sobre filogenia de la familia Apidae. Otros antecedentes sobre filogenia de emphorinos están dados por los aportes de Sipes & Tepedino (2005) y de Freitas et al. (2021).

3.1. *Objetivos.*

3.2. *Objetivos generales*

- Revisar la sistemática de las abejas de la tribu Emphorini, tanto a nivel genérico como específico con el fin de sentar las bases para el estudio de la evolución de las relaciones abeja/planta en este grupo.
- Adquirir conocimiento de la biología de abejas silvestres.
- Estudiar las relaciones abeja/planta en este grupo, escasamente estudiadas en la Argentina.
- Estudiar recursos biológicos, altamente significativos en la sustentabilidad de ecosistemas tanto agrícolas como naturales.

3.3. *Objetivos específicos*

1. Estudiar las relaciones filogenéticas dentro del género *Ancyloscelis* (19 especies), incluyendo una revisión sistemática de las especies argentinas de este género.
2. Estudiar componentes comportamentales de interés de especies de *Ancyloscelis*, como son las preferencias polínicas.
3. Estudiar distintos aspectos de la relación abeja / planta, como son la asociación a determinados taxa de plantas, cambios en esas asociaciones y transiciones polilectía/oligolectía/monolectía, de modo de poder contrastar hipótesis sobre patrones de cambios evolutivos a la luz de las filogenias obtenidas.
4. Estudiar la covariación de características morfológicas de las diversas especies con las plantas de las cuales se obtiene el polen.

3.4. *Hipótesis*

Hipótesis 1: El género *Ancyloscelis* forma un grupo monofilético.

Hipótesis 2: El grupo de especies especializadas en Pontedereaceae forma un grupo monofilético.

Hipótesis 3. Hipótesis: Las especies del género *Ancyloscelis* están asociadas estrechamente a determinadas plantas en el uso de los recursos polínicos, siendo la oligolectía la condición plesiomórfica en el género.

Hipótesis 4. Hipótesis: La estructura de los pelos colectores de polen de las especies de *Ancyloscelis* se correlaciona con características de las plantas de las cuales se obtiene el polen.

4. Estructura de la tesis

Esta tesis fue organizada en **siete** capítulos de la siguiente manera:

El Capítulo **I** presenta un marco teórico de la temática de estudio, algunos principios básicos, conceptos, una caracterización de la tribu Emphorini, las características generales del área de estudio y el diseño experimental.

En el **Capítulo II** se desarrolla la revisión sistemática de las especies de *Ancyloscelis* presentes en la Argentina, de las cuales una se describe como nueva especie.

En el **Capítulo III** se estudian las relaciones filogenéticas dentro del género *Ancyloscelis* en base a un análisis morfológico comparado.

En el **Capítulo IV** se analiza el polen colectado por abejas del género *Ancyloscelis*.

En el **Capítulo V** se estudian los patrones evolutivos de preferencia de huésped floral en un clado de las abejas especializadas.

En el **Capítulo VI**, se estudian las posibles adaptaciones morfológicas para colecta de polen en abejas *Ancyloscelis*.

En el **Capítulo VII**, otros Emphorini, se describe la nidificación y preferencias polínicas de *Melitoma ameghinoi*.

Capítulo I: Introducción general y sistema de estudio

5.1. Introducción

La tribu Emphorini incluye diez géneros: *Ancyloscelis*, *Alepidosceles*, *Diadasia*, *Diadasina*, *Leptometriella*, *Melitoma*, *Meliphilopsis*, *Ptilothrix*, *Toromelissa* y *Melitomella*. De estos, los dos últimos no están presentes en Argentina. En esta diversidad taxonómica se han identificado hasta 50 especies distribuidas entre los distintos géneros. La clasificación alfa taxonómica de la tribu fue propuesta por Roig Alsina (1999) y ha sido seguida por Michener (2007) con pocas modificaciones.

Casi todas las especies son peludas, los tergos metasomales a menudo tienen bandas pálidas o están cubiertas uniformemente de pelos pálidos, de modo que superficialmente se parecen mucho a la tribu Eucerini. Las antenas de los machos son cortas, en contraste con las de casi todas las Eucerini. El vértice convexo, visto de frente, distingue a las Emphorini de abejas similares, pero no está bien desarrollado en *Ancyloscelis*.

El esterno 8 de los machos posee dos grandes lóbulos apicales, posiblemente una indicación del parentesco con Tapinotaspidini. Excepto en *Ancyloscelis*, el esterno 7 también termina en dos grandes lóbulos complejos y a veces dividido en sublóbulos. El resultado es que debajo de la cápsula genital del macho hay dos capas de grandes lóbulos. *Ancyloscelis* es muy diferente de otras Emphorini y se coloca en una subtribu, Ancyloscelidina, separada de la subtribu Emphorina. *Ancyloscelis* se situaba anteriormente dentro de Exomalopsini (Michener, 1954; Michener & Moure, 1957), pero Roig Alsina & Michener (1993) sugirieron que era el grupo hermano de Emphorini y propusieron la nueva subtribu. Recientemente Freitas et al. (2021), en base a un estudio molecular, sugieren que *Ancyloscelis* podría ser el grupo hermano de Exomalopsini y no de las restantes Emphorini.

La tribu comprende abejas solitarias y nidifican en el suelo. Los nidos de las abejas pertenecientes a esta tribu son generalmente poco profundos y muestran una característica estructura que a menudo consiste en hileras de celdas ramificadas. Estos nidos se ubican comúnmente en barrancas o terrenos llanos y tienden a formar agregaciones, siendo notables por sus torretas de entrada (Roig Alsina, 2008). La construcción de estos nidos ramificados implica un proceso interesante. Las abejas comienzan cavando túneles en los cuales cada uno termina en una sola celda. Luego, a una cierta distancia por encima de esta primera celda, crean otro túnel que, a su vez, culmina en una celda adicional. Este proceso se repite varias veces, dando como resultado un nido que se ramifica de manera intrincada y organizada (Michener, 2007).

Al menos algunas especies de *Ptilothrix* y *Melitoma* anidan en suelo duro y llevan agua de estanques y charcos para ablandar la tierra para la excavación y la construcción de las celdas. Las celdas tienen forma de urna, con paredes de tierras lisas. Están revestidas de una membrana de cera, similar a un barniz muy fino o puede tal revestimiento esté ausente. Las provisiones son

masas firmes que ocupan los extremos distales de las celdas. Después de recoger y dar formas a las provisiones de una celda, se pone un huevo debajo de las provisiones. En la subtribu Emphorina esta es una característica única.

Los estudios de varias especies de *Pthilotrix* realizados por Hazeldine (1997), muestran los huevos debajo de las masas de alimento como en otros Emphorini. Las hembras no muestran estructuras apicales evidentes para insertar los huevos bajo las masas de polen. En la subtribu Ancyloscelidina, el huevo se pone encima de la masa de alimento (Rozen, 1984). La larva de Emphorina es inusualmente alargada, parecida a un gusano y se enrosca alrededor de la masa de alimento, comiendo a su alrededor. Una vez completada la alimentación, la larva deposita una capa de materia fecal que tapiza el interior de la celda, excepto a veces el cierre, y luego la tapiza con un fino capullo. Esta capa de heces, que se presenta como una capa de exinas de polen sin gránulos fecales reconocibles, es también una característica de las Emphorini. Varios rasgos distintivos del nido, como se ha descrito anteriormente, apoyan a la colocación de *Ancyloscelis* en las Emphorini.

A continuación, solo se describirán generalidades de los dos géneros que se trabajaron en la tesis, haciendo hincapié en el género *Ancyloscelis* el cual es el principal objetivo de dicha tesis.

5.1.1. Género *Ancyloscelis*

Es un género de abejas solitarias, de tamaño pequeño, de 6 a 11 mm de longitud. Este género se caracteriza por tener la carena paraocular presente a lo largo de la mayor parte del margen interno del ojo, el palpo maxilar con pelos cortos y escasos, el séptimo tergo del macho redondeado apicalmente, la pata posterior del macho modificada, con el fémur dilatado, al menos dos veces más grueso que el fémur medio, el séptimo esterno del macho con el disco ancho y dos o cuatro lóbulos apicales pequeños, más cortos que el disco. Además de estos caracteres, *Ancyloscelis* se diferencia de otros géneros de Emphorini, por el clípeo fuertemente protuberante, que en vista lateral se extiende hacia adelante desde el margen del ojo por una distancia aproximada igual al ancho del ojo (Capítulo II, Figura II. 2B). El metapostnoto está desnudo en su parte media, pero suele tener pelos en su parte lateral. La pata trasera hinchada del macho es distintiva. La densa escopa de la tibia trasera y del basitarso de la hembra está formada por pelos largos y plumosos, cuyas abundantes ramificaciones se dirigen hacia la parte distal. El gonostilo del macho es grande, curvado y tan largo como el gonocoxito o más (Rodríguez & Roig Alsina, 2004).

Este género comprende 19 especies y se extiende desde Texas, Colorado y Arizona (EEUU), pasando por la América tropical, hasta la provincia de Buenos Aires (Argentina). Las especies encontradas en EE. UU fueron revisadas por Michener (1942).

Los hábitos de nidificación conocidos se refieren principalmente a la especie *Ancyloscelis apiformis* y han sido investigados por diversos autores, entre ellos Bréthes (1909); Michener

(1974); Torchio (1974); Linsley et al. (1980) y Rozen (1984). Los estudios han revelado que los nidos de *Ancyloscelis apiformis* se encuentran siempre asociados a los de *Melitoma*, sugiriendo que *A. apiformis* reutiliza celdas construidas previamente por *Melitoma euglossoides*. Estos nidos, ubicados generalmente en barrancas, presentan una estructura variable. Las celdas de *A. apiformis* pueden estar solas o en series cortas al final de las ramas, con superficies internas lisas y capullos delgados que a veces están ausentes. La arquitectura de estos nidos ha sido descrita en detalle por Torchio (1974) y Michener (1974).

Probablemente todas las especies son oligoléticas; el grupo de *A. apiformis* que incluye todas las especies de América del Norte y América Central, así como algunas de las especies de América del Sur, parece estar en gran medida restringido a Convolvulaceae para la recolección de polen. Algunas especies brasileñas son oligoléticas en ciertas Pontederiaceae y tienen probóscides muy largas con pelos en forma de ganchos para sacar el polen de las flores. (Alves dos Santos & Wittmann, 1999)

5.1.2. Género *Melitoma* Lepeletier y Serville

De los géneros emporinos, *Melitoma* es el que tiene la probóscide más alargada. En reposo la probóscide alcanza la base del abdomen (Michener, 1944). También tiene otros caracteres distintivos; uno son las zonas de pelo oscuro y pálido en el mesoescudo de la mayoría de las especies, lo que da lugar a un patrón característico de zonas pálidas y oscuras. La longitud del cuerpo es de 8 a 15 mm. *Melitoma* tiene una amplia distribución que abarca desde Dakota del Sur hasta Nueva Jersey en los Estados Unidos, descendiendo al sur hasta el oeste de Perú y la provincia de Buenos Aires en Argentina (Roig Alsina, 1999).

En cuanto a su relación con otras plantas, la mayoría o todas las especies de *Melitoma* muestran una clara preferencia por alimentarse de plantas del género *Ipomoea* o relacionadas con la familia Convolvulaceae. Nidifican en bancos de arcilla dura o paredes de adobe. Las abejas llevan agua a los nidos para ablandar la arcilla. Las celdas son fácilmente separables de la matriz. Entre los trabajos que presentan información sobre la biología de la anidación, así como referencias a trabajos anteriores sobre este tema, se encuentran Michener & Lange (1958) y Linsley & MacSwain (1958). En el trabajo de Schaller & Roig Alsina (2019) se ofrece una descripción detallada de la arquitectura de los nidos de *Melitoma ameghinoi*. Estas abejas tienen una peculiaridad en su hábito de nidificación, ya que construyen sus nidos en suelo duro de forma vertical, en contraste con otras especies de melitomas que suelen encontrarse en barrancas. Este tema se detalla en el capítulo VII.

5.2. *Materiales y métodos*

5.2.1. *Área de Estudio*

El estudio a campo se realizó fundamentalmente en la provincia de Chaco y se complementó con muestreos adicionales realizados en diversas áreas, incluyendo las provincias de Buenos Aires, Corrientes, Santa Fe y La Rioja (Figura I. 1).

La provincia de Chaco, teniendo en cuenta sus características climáticas y ecológicas, puede dividirse, a grandes rasgos, en tres grandes ambientes o regiones naturales: *el Chaco Oriental o Húmedo, el Chaco Central o de Transición y el Chaco Occidental o Seco*. Esto está especialmente vinculado con la disminución hacia el oeste de las precipitaciones y por ende de la humedad ambiente, factor que incide en la distribución, acumulación y escurrimientos de las aguas, asociado esto a la topografía de escasa pendiente y pequeñas variaciones locales, que determinan un mosaico de paisajes que reflejan diferentes fisonomías vegetales (Cabrera, 1971; Alberto, 2006).

La mayoría de los muestreos se llevaron a cabo en el **Chaco Oriental o Húmedo**. El Chaco Húmedo presenta el clima más húmedo que los otros distritos (Cabrera, 1971), se caracteriza por la predominancia de bosques xerófilos, palmares y sabanas, intercalados con extensiones de terreno que experimentan inundaciones estacionales o permanentes, conocidas como "bañados" y "esteros" (Alberto, 2006). Un estudio sugiere mantener las regiones fitogeográficas y dividir las en unidades vegetales (Oyarzabal et al., 2018) (Figuras I. 2 y 3).

En Argentina, esta subregión abarca aproximadamente 120,000 km² en la región nordeste del país, ocupando los sectores orientales de las provincias de Formosa y Chaco, el norte de Santa Fe, nordeste de Corrientes y una parte del sudeste de Santiago del Estero (Dirección de Bosques, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, 2003). El clima en esta región se caracteriza por ser templado y húmedo, con una temperatura media anual de alrededor de 22°C. Sin embargo, las temperaturas extremas pueden superar los 40°C en verano y descender por debajo de cero durante el invierno. Las precipitaciones en el Chaco Húmedo siguen un patrón marcado de gradiente longitudinal, con un promedio anual de aproximadamente 1300 mm, con valores máximos de hasta 2200 mm en el este y una disminución hacia el oeste, alcanzando alrededor de 750 mm. El período de lluvias se concentra en la estación cálida y se extiende principalmente de octubre a abril (Pesci et al., 2018)

5.2.1.1. Localidades visitadas

Las provincias seleccionadas para esta tesis fueron elegidas tanto por su alta diversidad de abejas como por su conveniencia logística. Los muestreos se llevaron a cabo durante las estaciones de primavera y verano, ya que son los periodos de mayor actividad de las abejas y de floración de las plantas que ellas visitan. En total, se realizaron muestreos en cinco provincias y 23 localidades (Tabla I 1) (Figura I 1), abarcando aproximadamente 103 días de trabajo de campo y acumulando un total de 618 horas de muestreo.

Provincia de Chaco

Dentro de la provincia de Chaco se realizaron los muestreos en los siguientes sitios: Puerto Tirol (Figura I 2A), Colonia Benítez (Figura I 2A y 4A), Resistencia (Figura I 2A y 4B), Parque Caraguatá (Figura I 4C), Lapachito (Figura I 2A), Barranqueras (Figura I 2A), Fontana (Figura I 2A), Colonia Mixta (Figura I 2A), Colonia Elisa (Figura I 2A), La Eduviges (Figura I 2A), y Colonia Popular (Figura I 2A).

Provincia de Santa Fe

En la provincia de Santa Fe, se realizaron muestreos en la localidad de Romang (Figura I 3A y 4D) y San Carlos (Figura I 3A).

Provincia de Buenos Aires

En la provincia de Buenos Aires se realizaron muestreos en la Reserva Ecológica Costanera Sur (Figura I 3B), en la localidad de Tigre (Figura I 3B), en la reserva de Otamendi (Figura I 3B), San Clemente del Tuyú (Figura I 3B), Reserva Ribera Norte (Figura I 3B), San Pedro (Figura I 3B), Vicente López (Figura I 3B), y Sáenz Peña, Tres de Febrero (Figura I 3B y 4E).

Provincia de Corrientes

En la provincia de Corrientes se realizaron muestreos en la Estación Biológica (Figura I 2B), localizada en la localidad de San Cayetano y en la localidad de Santa Ana(Figura I 2B).

Provincia de la Rioja

En la provincia de La Rioja se realizaron muestreos en la localidad de Chilecito (Figura I 4F).

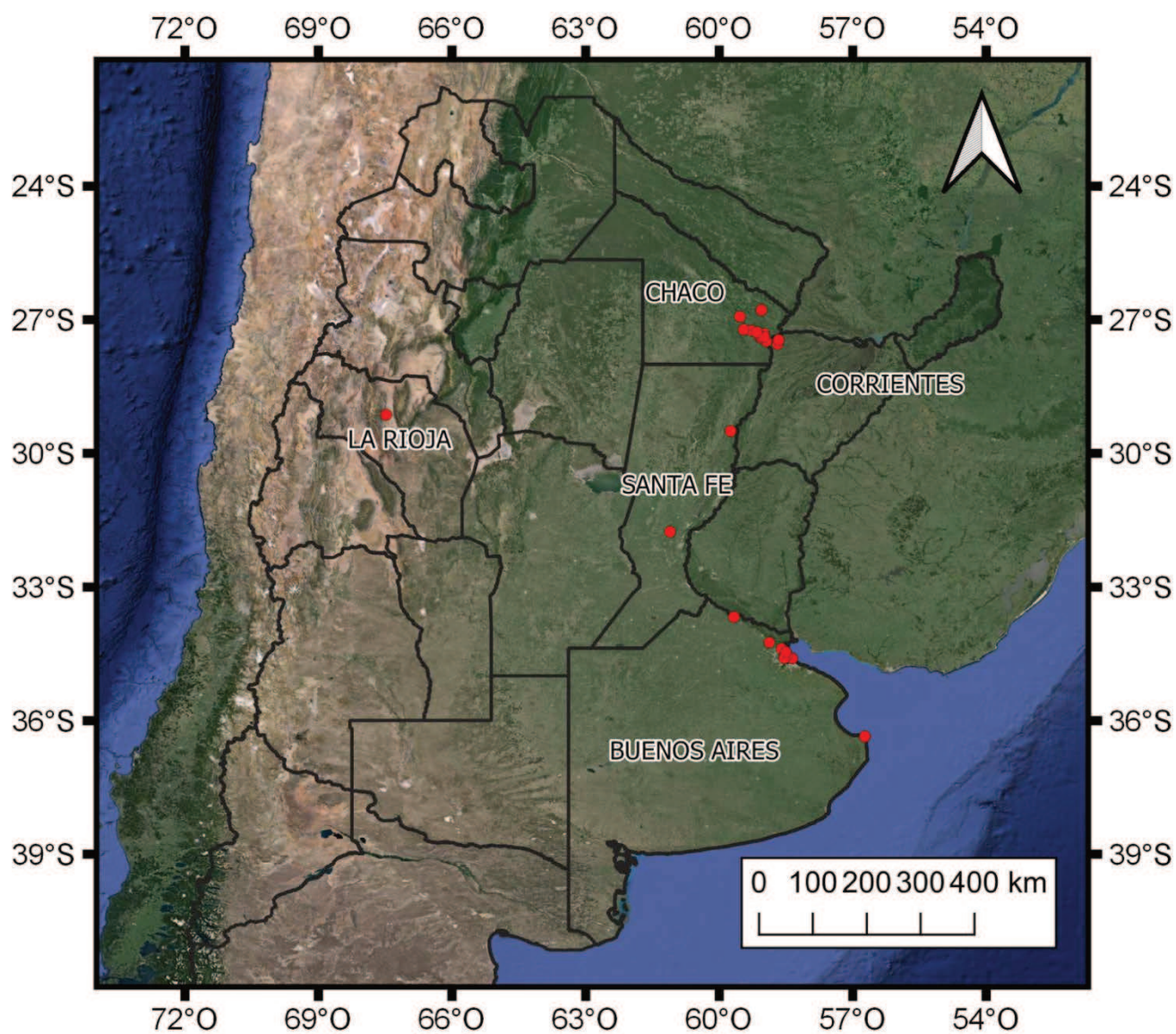


Figura I 1. Localidades muestreadas entre el 2016 y 2022. Los puntos rojos representan los puntos de muestreo.

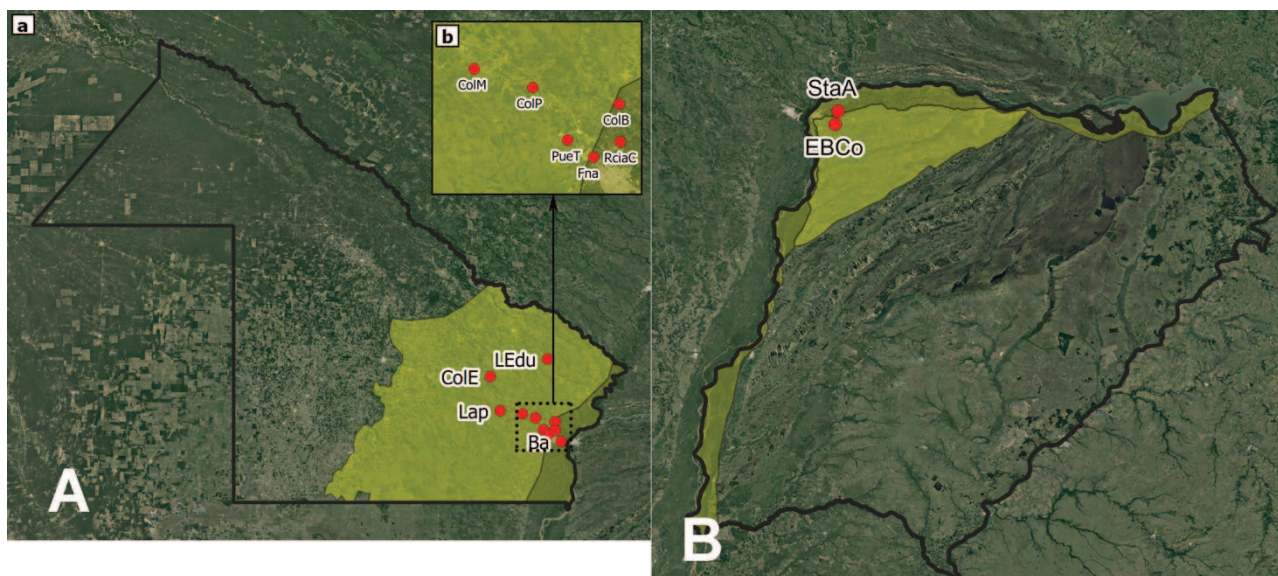


Figura I 2. A. Provincia de Chaco. **a)** Vista de la provincia. Lap: Lapachito, ColE: Colonia Elisa, LEdu: La Eduviges, Ba: Barranqueras. **b)** detalle dentro de la provincia. ColM: Colonia Mixta, ColP: Colonia Popular, PueT: Puerto Tirol, Fna: Fontana, ColB: Colonia Benítez y RciaC: Resistencia. B. Provincia de Corrientes. EBCo: Estación Biológica de Corrientes, StaA: Santa Ana. 1y2: Unidades de vegetación (Oyarzabal et al., 2018). 1. Mosaico de Bosque, Sabana y Selva de albardón. 2. Bosque Ribereño Subtropical. Puntos rojos: Sitios de muestreos.

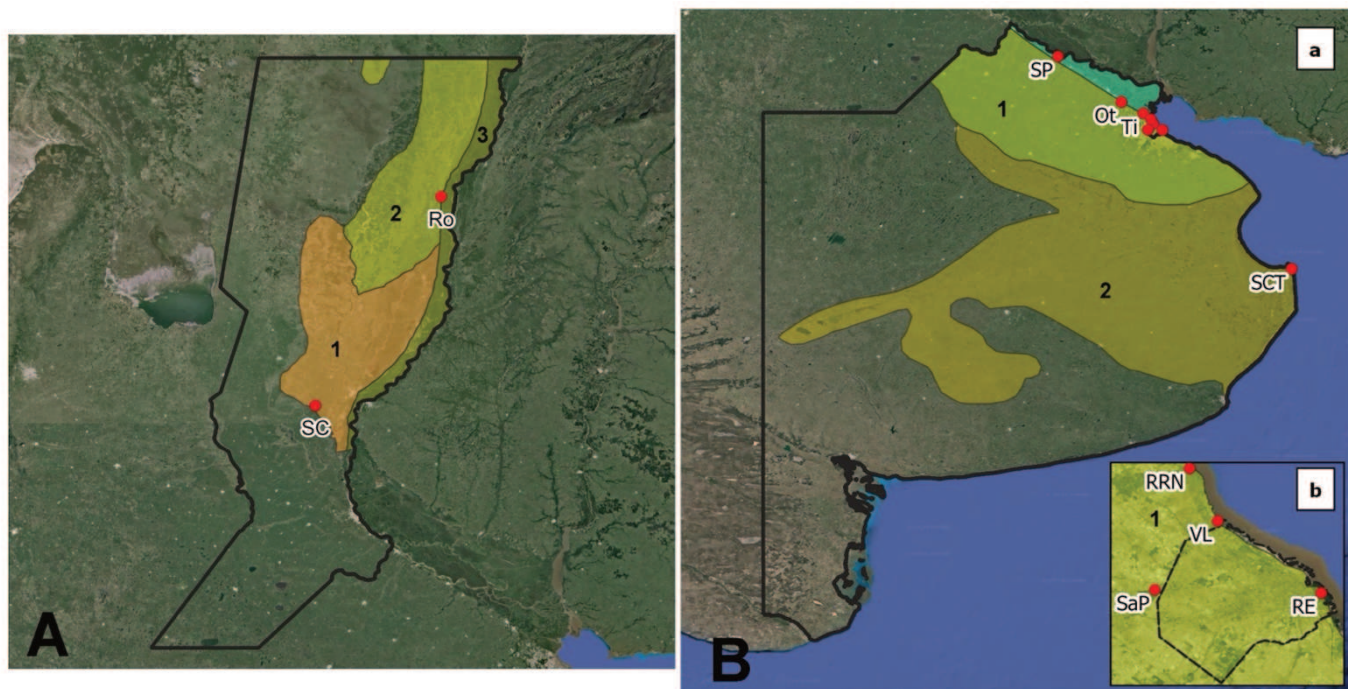


Figura I 3. A. Provincia de Santa Fe. SC: San Carlos, Ro: Romang. 1: Bosque de Esclerófitas con *Prosopis nigra* y *Acacia caven*, 2: Mosaico de Bosque, Sabana y Selva de albardón, 3: Bosque Ribereño Subtropical. B. Provincia de Buenos Aires. **a)** vista general de la Provincia. SP: San Pedro, Ot: Otamendi, Ti: Tigre, SCT: San Clemente del Tuyú, **b)** detalle dentro de la provincia, líneas punteadas, Limite de CABA. RRN: Reserva Ribera Norte, VL: Vicente López, RE: Reserva Ecologica Costanera Sur, SaP: Sáenz Peña, Tres de Febrero. 1, 2 y 3: Unidades de vegetación (Oyarzabal et al., 2018). 1: Pseudoestepa mesofítica de *Bothriochloa lagurioides*, 2: Praderas de higrofitas y halófitas y 3: Bosque y humedal deltaicos. Puntos rojos: Sitios de muestreos.



Figura I 4. Lugares de Muestreos. **A.** Colonia Benítez, provincia de Chaco. **B.** Isla del Cerrito, Provincia de Chaco. **C.** Parque Caraguatá, Resistencia, provincia de Chaco. **D.** Romang, provincia de Santa Fe. **E.** Sáenz Peña, provincia de Buenos Aires. **F.** Chilecito, provincia de La Rioja.

5.2.2. *Tareas de campo*

5.2.2.1. Fecha en la que se realizaron las observaciones

Entre abril de 2016 y febrero de 2022, se llevaron a cabo campañas en la provincia de Chaco, con una duración promedio de ocho días cada una. En algunas ocasiones, las actividades programadas no pudieron realizarse debido a condiciones climáticas adversas. En total, se realizaron 10 visitas a diversos puntos de la provincia, incluyendo Resistencia, Parque Caraguatá, Puerto Tirol, Colonia Benítez, Barranqueras, Fontana y 1° de Mayo (Tabla I 1). Además, se realizaron seis visitas a Lapachito, cuatro a La Eduvigés, tres a Colonia Popular y dos a Colonia Mixta y Colonia Elisa (Tabla I 1). Cabe destacar que en el verano de 2021 no se pudo realizar ninguna campaña en la provincia debido a la pandemia.

Además de las campañas en Chaco, se realizaron salidas a otras provincias; en octubre de 2016 se llevaron a cabo campañas de tres días en la provincia de Corrientes, centradas en la Estación Biológica de San Cayetano. Asimismo, se realizó una visita de un día a la localidad de Santa Ana (Tabla I 1).

En 2019 y 2020, se visitó las localidades de Romang y San Carlos, provincia de Santa Fe y en enero de 2018 y 2019, se realizaron muestreos en la provincia de La Rioja, específicamente en Chilecito (Tabla I 1).

Entre 2016 y 2022 se realizaron muestreos en la provincia de Buenos Aires. En la reserva Costanera Sur se llevaron a cabo seis visitas diurnas distribuidas en tres de esos años: dos en 2016, dos en 2019 y dos en 2022. Además, se realizaron salidas a otras localidades: una a Otamendi en diciembre de 2017; dos a Tigre en diciembre de 2018 y febrero de 2019; una a San Clemente del Tuyú en octubre de 2021; una a San Pedro en noviembre de 2021; y dos a Vicente López en el mismo mes. En 2022 se efectuaron visitas de un día a la reserva Ribera Norte en enero y a las localidades de Sáenz Peña y Tres de Febrero en febrero, marzo y noviembre (Tabla I 1).

Tabla I 1. Localidades visitadas para la recolección de ejemplares desde 2016 a 2022.

Provincia	Localidad	Georreferencia	Número de visitas	Fecha
Chaco	Resistencia	S 27° 27' 3.957" O 58° 59' 11.47"	10	Entre Abril 2016 y Febrero 2022
	Resistencia, Parque Caraguatá	S 27° 23' 16.296"O 58° 58' 55.417"	10	
	Puerto Tirol	S 27° 23' 1.968" O 59° 4' 58.961"	10	
	Colonia Benitez	S 27° 18' 53.974" O 58° 59' 3.993"	10	
	Lapachito	S 27° 9' 33.771" O 59° 23' 7.575"	6	
	Barranqueras	S 27° 29' 0.022"O 58° 55' 59.697"	10	
	Fontana	S 27° 25' 0.636" O 59° 1' 59.431"	10	
	Colonia Mixta	S 27° 15' 19.734" O 59° 13' 58.916"	2	
	Colonia Elisa	S 26° 55' 46.155" O 59° 31' 16.34"	2	
	Colonia Popular	S 27° 16' 35.696" O 59° 9' 8.597"	3	
	La Eduvigies	S 26° 46' 48.781 O 59° 2' 50.808"	4	
	1ero de Mayo	27.441389°S, 58.915278°O	10	
Corrientes	Estación Biológica	S 27° 32' 51.278" O 58° 40' 49.652"	1	Octubre 16
	Santa Ana	S 27° 27' 25.028" O 58° 39' 34.656"	1	Diciembre 2016
Santa Fe	Romang	S 29° 30' 4.83" O 59° 44' 28.355"	1	Enero 2020
	San Carlos	S 31° 45' 40.656" O 61° 6' 0.518"	2	Enero 2020 y 2021
La Rioja	Chilecito	S 29° 8' 7.589" O 67° 28' 46.819"	2	Enero 2018 y 2019
Buenos Aires	Tigre	S 34° 23' 50.609" O 58° 35' 26.6"	2	Diciembre y Febrero 2019
	Reserva Ecológica sur	S 34° 36' 24.594" O 58° 21' 5.946"	6	Noviembre y diciembre 2016,2019 y 2022
	San Pedro	S 33° 40' 16.272' O 59° 39' 53.47"	1	Noviembre 2021
	San Clemente del Tuyú	S 36° 21' 25.192" O 56° 43' 24.97"	1	Octubre 2021
	Vicente López	S 34° 31' 39.802" O 58° 27' 55.382"	2	Noviembre 2021
	Sáenz Peña, 3 de febrero	S 34° 36' 11.715" O 58° 32' 3.651"	3	Febrero, marzo y noviembre 2022
	Otamendi	S 34° 16' 46.22' 'O 58° 53' 30.263"	1	Diciembre 2017
	Costanera Ribera Norte	34°28'12"S 58°29'46"O	1	Enero 2022

5.2.2.2. Jornadas de búsqueda de ejemplares

Durante las investigaciones de campo en diversas regiones, se dedicó a explorar diversas áreas de interés. Para ello se estableció un horario de muestreo que abarcaba desde las 8 de la mañana hasta las 2 de la tarde, seleccionando esta franja horaria de forma cuidadosa, teniendo en cuenta tanto la actividad de las abejas en estudio como las condiciones de temperatura del entorno.

Al inicio de cada jornada, se recorrían las áreas de estudio siguiendo transectas de 200 metros de longitud por 20 metros de ancho, seleccionadas en zonas con plantas en floración y de fácil acceso. Durante estos recorridos, se llevaba a cabo un registro minucioso de la flora que poblaba el sector. Posteriormente, se utilizaba una red entomológica para la recolección de abejas que se encontraban en las flores de las plantas. Cada planta era observada durante un período de 5 minutos, con el objetivo de coleccionar las abejas presentes (Linsley et al., 1952). Los ejemplares capturados se introducían en un recipiente que contenía acetona, con el fin de sacrificarlos de manera efectiva. Luego, se trasladaban a tubos Eppendorf, cuidadosamente etiquetados. En cada uno de estos tubos, se registraba información como la fecha de la recolección, el lugar específico de muestreo, el nombre del colector y la planta de origen de cada individuo. Además de la recolección de abejas, se tomaba una muestra de cada planta visitada por estos polinizadores. Estas muestras se trasladaban al laboratorio, donde se llevaba a cabo la creación de un herbario y la identificación posterior de las especies vegetales. Este procedimiento fue esencial para la realización exitosa del análisis polínico, el cual se abordará con profundidad en el capítulo IV.

En paralelo a la utilización de la red entomológica para la recolección de ejemplares, se implementaron trampas de caída tipo pan-trap. Estas trampas consistían en compoteras de plástico, con un diámetro de 12 cm y una altura de 8 cm, previamente pintadas en colores especialmente atractivos para las abejas, tales como amarillo, blanco y azul. Se dispusieron en forma triangular, una de cada color, con una separación de aproximadamente 40-50 cm, generalmente en las cercanías de las plantas en flor. Los insectos que caían en estas trampas eran posteriormente transferidos a un recipiente con alcohol para su conservación. Esta estrategia complementaria de recolección permitió obtener una muestra más diversificada de especímenes.

5.2.2.3. Jornadas de observación y extracción de nidos

En todas las áreas donde se realizaron las búsquedas de ejemplares, también se abordó la localización de las zonas de nidificación. Esto sirvió para la recuperación de masas de polen, además de observar los patrones de comportamiento de las hembras durante la nidificación y el forrajeo, así como la estructura de los nidos.

Durante las jornadas de observación, se documentaba la actividad de los individuos en cada nido. Cada día, al inicio de la jornada, se marcaban las entradas de los nidos, las cuales se seguían observando en los días posteriores.

Para el estudio de la arquitectura de los nidos, se procedió a la extracción de los mismos (siguiendo la metodología propuesta por Linsley et al., 1952). Este proceso comenzaba con la introducción de talco en el orificio de entrada, lo cual permitía seguir el recorrido del nido durante la excavación. Posteriormente, se llevaba a cabo la extracción del nido, tarea que representaba un desafío debido a la dureza del terreno. Se requería el uso de cuchillos y diversos objetos con el fin de acceder a la estructura subterránea.

A medida que se procedía con la excavación, se realizaba una detallada observación de la disposición y el número de celdillas, la estructura de los túneles, así como la relación entre los túneles laterales y el túnel principal, entre otros aspectos relevantes. Paralelamente, se efectuaban mediciones precisas y se confeccionaba un dibujo detallado del nido. Además, se tomaban fotografías con el propósito de registrar de manera completa y precisa la estructura del nido. Esto se detalla en el capítulo VII.

Adicionalmente, durante este proceso de extracción, se aprovechaba para observar situaciones de comportamiento que aportaban datos valiosos sobre la interacción entre las abejas y las plantas. Este enfoque integral en la extracción de los nidos proporcionó una visión completa de la arquitectura y el comportamiento de estos insectos. Todo el material recolectado se encuentra depositado en la colección entomológica del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”.

5.2.3. *Tareas de laboratorio*

5.2.3.1. Identificación de las abejas

El proceso de identificación de las abejas recolectadas fue una fase crucial en la investigación. Inicialmente, se realizó una observación detallada de las características morfológicas de las abejas bajo una lupa Olympus SZX16. Esta etapa se complementó con la consulta de literatura especializada, la revisión de la colección de comparación del Museo y la referencia al material tipo disponible. Además, se llevaron a cabo disecciones de partes anatómicas clave, como la genitalia de los machos, que demostró ser una herramienta efectiva en la identificación de especies. Las partes anatómicas disectadas se conservaron en cajas que contenían glicerina líquida, lo que asegura su preservación a largo plazo y facilita futuros estudios y revisiones taxonómicas. Estas muestras se depositaron en la sección entomológica del Museo.

En el proceso de identificación, se realizaron mediciones específicas, incluyendo la longitud del ala, el largo del cuerpo de cada abeja y diversas proporciones de las piezas bucales, entre otros parámetros relevantes. Cabe destacar que se llevaron a cabo mediciones en múltiples individuos para obtener datos representativos. Además, se registraron imágenes de alta calidad y se llevaron a cabo fotografías electrónicas de barrido de las estructuras anatómicas clave. Estas imágenes, junto con las mediciones, facilitaron el análisis morfológico comparativo, la revisión taxonómica de las especies y, en un caso particular, la descripción de una nueva especie. Todos estos detalles se amplían en los capítulos II y III.

5.2.3.2. Herbario de referencia

En cuanto a las plantas coleccionadas durante el trabajo de campo, se elaboró un herbario y se tomaron fotografías de cada una de ellas. Estas muestras botánicas se organizaron en un sistema de archivo que incluye datos geoespaciales para su correcta identificación y futura referencia. Además, se realizaron consultas de bibliografía especializada y se mantuvo un contacto regular con investigadores expertos para garantizar la precisión en la identificación de las plantas y su relevancia en el estudio.

5.2.3.3. Estudio de la dieta

Para el estudio del polen, se emplearon las escopas de las hembras, y adicionalmente se examinó el polen contenido en los nidos subterráneos excavados. En el primer escenario, se utilizaron tanto ejemplares recolectados en campo como ejemplares preservados en el museo. Los procedimientos de extracción y análisis del polen se encuentran minuciosamente descritos en el Capítulo IV. Las imágenes del polen fueron capturadas mediante microscopio óptico para facilitar su identificación precisa.

En relación a los nidos extraídos del suelo, se trasladaron al laboratorio para la toma de fotografías detalladas, mediciones de las estructuras, así como el análisis de las heces de las larvas. Las larvas de abejas experimentan un proceso de desarrollo en el cual, al final de su etapa de crecimiento larvario, antes de entrar en la fase de pupación, expulsan sus heces. Estas heces, o excrementos, son particularmente relevantes para nuestra investigación debido a su contenido. En su mayoría, estas deposiciones consisten en granos de polen que las larvas han ingerido previamente. A pesar de haber sido digeridos en el tracto digestivo de la larva, aún conservan su estructura externa intacta.

En algunos casos, se recuperaron masas de polen recientemente recolectadas en los nidos, las cuales también se sometieron a análisis. Los detalles específicos de estas técnicas se encuentran en el capítulo VII.

5.3. Bibliografía

- Alberto, J. A. (2006). El Chaco Oriental y sus fisonomías vegetales. *Geográfica Digital*, 3(5), 1-14.
- Alves-dos-Santos, I., & Wittmann, D. (1999). The proboscis of the long-tongued *Ancyloscelis* bees (Anthophoridae/Apoidea), with remarks on flower visits and pollen collecting with the mouthparts. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 72, 277-288.
- Bréthes, J. (1909). Una antoforina ¿parasita?. *Anales del Museo Nacional Buenos Aires*, 19, 81-83.
- Bullock, S. H., Ayala, R., Rodríguez González, G., Palacios Chávez, R., Ramos Zamora, D., Quiroz García, D. I., & Sánchez, M. (1991). Nest provision and pollen foraging in three Mexican species of solitary bees (Hymenoptera, Apoidea). *Pan-Pacific Entomologist*, 67(3), 171-176.
- Cabrera, A. L. (1971). Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de La Sociedad Argentina de Botánica*, 14, 1-42.
- Cane, J. H., & Sipes, S. (2006). Characterizing floral specialization among bees: Analytical methods and a revised lexicon for oligolecty. In M. Waser & J. Ollerton (Eds.), *Plant-pollinator interactions: From specialization to generalization* (pp. 99-122). The University of Chicago Press.
- Dirección de Bosques, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable. (2003). *Atlas de los bosques nativos argentinos*. Secretaría de Medio Ambiente.
- Ebeling, A., Klein, A. M., Schumacher, J., Weisser, W., & Tschardtke, T. (2008). How does plant richness affect pollinator richness and temporal stability of flower visits?. *Oikos*, 117(12), 1808-1815.
- Feinsinger, P. (1983). Coevolution and pollination. In D. J. Futuyma & M. Slatkin (Eds.), *Coevolution* (pp. 282-310). Sinauer.
- Ferreira, M. G., Rezende, A. C. C., Absy, M. L., & Correia, F. C. D. S. (2019). First pollen record for *Ancyloscelis apiformes* (Apidae: Emphorini) in Central Amazon. *Grana*, 58(6), 462-471.
- Freitas, F. V., Branstetter, M. G., Griswold, T., & Almeida, E. A. (2021). Partitioned gene-tree analyses and gene-based topology testing help resolve incongruence in a phylogenomic study of host-specialist bees (Apidae: Eucerinae). *Molecular biology and evolution*, 38(3), 1090-1100.
- Garibaldi, L. A., Aizen, M. A., Klein, A. M., Cunningham, S. A., & Harder, L. D. (2011). Global growth and stability of agricultural yield decrease with pollinator dependence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(14), 5909-5914.

- Hazeldine, P. L. (1997). Comportamiento de nidificación de cuatro especies de *Ptilothrix* Smith (Apidae, Emphorini). *Physis*, 54, 27-41.
- Linsley, E. G., MacSwain, J. W., & Michener, C. D. (1980). Nesting biology and associates of *Melitoma* (Hymenoptera, Anthophoridae). *University of California Publications in Entomology*, 90, 1-45.
- Linsley, E. G., & MacSwain, J. W. (1958). The significance of floral constancy among bees of the genus *Diadasia* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Evolution*, 12, 219-223.
- Linsley, E. G., MacSwain, J. W., & Smith, R. F. (1952). Outline for ecological life histories of solitary and semi-social bees. *Ecology*, 33(4), 558-567.
- Michener, C. D. (1942). North American bees of the genus *Ancyloscelis* (Hymenoptera, Anthophoridae). *The Pan-Pacific Entomologist*, 18(3), 108-113.
- Michener, C. D. (1944). Comparative external morphology, phylogeny, and a classification of the bees (Hymenoptera). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 82, 151-326.
- Michener, C. D. (1974). Further notes on nests of *Ancyloscelis* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 47(1), 19-22.
- Michener, C. D., Lange, R. B., Bigarella, J. J., & Salamuni, R. (1958). Factors influencing the distribution of bees' nests in earth banks. *Ecology*, 39(2), 207-217.
- Michener, C.D. (1954). Bees of Panama. *Bulletin American of Natural History*, 104, 1-176.
- Michener, C. D., & Moure, J. S. (1957). A study of the classification of the more primitive non-parasitic anthophorine bees (Hymenoptera, Apoidea). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 112(5), 395-452.
- Michener, C. D. (2007). *The bees of the world* (2nd ed.). Johns Hopkins University Press.
- Oyarzabal, M., Clavijo, J., Oakley, L., Biganzoli, F., Tognetti, P., Barberis, I., Maturo, H. M., Aragón, R., Campanello, P. I., Prado, D., Oesterheld, M., & León, R. J. C. (2018). Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral*, 28(1), 40-63
- Pesci, G. P., Sánchez, J. M., Muniz Leão, S., & Pelegrin, N. (2018). Reptiles y anfibios de una localidad del Chaco Húmedo en Formosa, Argentina. *Cuadernos de herpetología*, 32(1), 47-54.
- Robertson, C. (1925). Heterotropic bees. *Ecology*, 6(4), 412-436.
- Rodríguez, M., & Roig Alsina, A. (2004). Especies de *Ancyloscelis* Latreille del sur de Sudamérica (Hymenoptera, Apidae) con aparato bucal no modificado: nuevas especies y notas sinonímicas. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Nueva Serie*, 6(2), 351-361.
- Roig Alsina, A. (2008). Apiformes (abejas). En S. Roig Juñent, L. Claps, & G. Debandi (Eds.), *Biodiversidad de Artrópodos argentinos* (vol. 2, pp. 373-390). Sociedad Entomológica Argentina.

- Roig Alsina, A. (2008). Apidae. En S. Roig Juñent, L. Claps, & G. Debandi (Eds.), *Biodiversidad de Artrópodos argentinos* (vol. 2, pp. 391–406). Sociedad Entomológica Argentina.
- Roig Alsina, A., & Michener, C. (1993). Studies of the phylogeny and classification of long-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). *University of Kansas Science Bulletin*, 55(4), 123-162.
- Roig-Alsina, A. (1999). Sinopsis genérica de la tribu Emphorini, con la descripción de tres nuevos géneros (Hymenoptera, Apidae). *Physis*, 56(130-131), 17–25.
- Rozen, J. G. (1984). Comparative nesting biology of the bee tribe Exomalopsini (Apoidea, Anthophoridae). *American Museum Novitates*, 2798, 1-37
- Schaller, A., & Roig-Alsina, A. (2019). The nesting habits and flower relationships of the bee *Melitoma ameghinoi* (Holmberg) (Hymenoptera, Apidae), with notes on its taxonomy and distribution. *Journal of Natural History*, 53(27-28), 1633-1645.
- Sipes, S. D., & Tepedino, V. J. (2005). Pollen-host specificity and evolutionary patterns of host switching in a clade of specialist bees (Apoidea: *Diadasia*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 86(4), 487-505.
- Torchio, P. F. (1974). Notes on the biology of *Ancyloscelis armata* Smith and comparisons with other anthophorine bees (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 47(1), 54-63.

**Capítulo II: Revisión sistemática de
Ancyloscelis Latreille, 1829 en la Argentina**

6.1. Introducción

El género *Ancyloscelis* Latreille, 1829 es miembro de las Emphorini, una tribu de abejas que viven en el hemisferio occidental (Michener, 2007). Aunque el género se extiende desde los Estados Unidos hasta el centro de Argentina (Michener, 2007), la máxima diversidad de estructuras morfológicas se encuentra entre las especies sudamericanas (Rodríguez & Roig Alsina, 2004). El nombre genérico *Ancyloscelis* fue utilizado (hasta 1920) por varios autores para incluir especies de diferentes grupos de Emphorini, que ahora se incluyen en *Alepidosceles* Moure, *Ancyloscelis*, *Diadasia* Patton, *Diadasina* Moure, *Leptometriella* Roig-Alsina y *Ptilothrix* Smith.

El género *Ancyloscelis* fue descrito por primera vez en 1829 por Latreille, sin asignarle ninguna especie. Luego Haliday (1836) hace la descripción de una nueva especie, *Ancyloscelis ursinus*, que es la primera especie incluida en el género *Ancyloscelis*. En 1903 Holmberg describe un nuevo género, *Leptergatis*, e incluye especies correspondientes a *Ancyloscelis*. Friese (1906) crea para las especies que hoy incluimos en *Ancyloscelis* el género *Dipedia*, ya que el nombre *Ancyloscelis* lo usaba para incluir otras Emphorini. Esta confusión fue aclarada por Schrottky (1920), quien delimitó el alcance del género.

El género *Ancyloscelis* tiene 19 especies: *Ancyloscelis apiformis* (Fabricius, 1793), *A. bonariensis* Brèthes, 1910, *A. duckei* Friese, 1904, *A. ecuadorius* Friese, 1904, *A. frieseanus* (Ducke, 1908), *A. globulifera* (Cockerell, 1918), *A. halictoides* (Holmberg, 1903), *A. hertigi* Michener, 1954, *A. holmbergi* sp. nov., *A. melanostoma* Cockerell, 1923, *A. mesopotamica* (Holmberg, 1903), *A. nigricornis* Rodríguez & Roig-Alsina, 2004, *A. panamensis* Michener, 1954, *A. romani* (Alfken, 1930), *A. romeroi* (Holmberg, 1903), *A. saltensis* Rodríguez & Roig-Alsina, 2004, *A. ursinus* Haliday, 1836, *A. sejunctus* Cockerell y *A. wheeleri* (Cockerell, 1912). En Argentina se distribuyen *A. apiformis*, *A. bonariensis*, *A. halictoides*, *A. holmbergi*, *A. mesopotamica*, *A. nigricornis*, *A. romeroi*, y *A. saltensis*.

Las abejas *Ancyloscelis* son especies de tamaño pequeño a moderado (6-11 mm), caracterizadas por las patas traseras extraordinariamente hinchadas del macho y la escopa tibial bicolor de las hembras. Las especies de *Ancyloscelis* son abejas solitarias, y hasta la fecha, solo se han estudiado los hábitos de anidación en dos de sus especies, *A. apiformis* y *A. panamensis* Michener (Brèthes, 1909; Michener, 1954; Torchio, 1974; Linsley et al., 1980; Rozen, 1984). En estos estudios, se ha observado que los nidos de *Ancyloscelis* se encuentran generalmente en barrancas, y a menudo se asocian estrechamente con los nidos de *Melitoma*. De hecho, esta asociación llevó a Brèthes (1909) a especular que *A. apiformis* podría ser un parásito de *M. segmentaria*. Strand (1909), citando a K. Fiebrig y H. Friese, también mencionó que *A. halictoides* (anteriormente conocida

como *A. gigas*) podría ser un parásito o comensal de *Ptilothrix plumata* Smith, debido a la estrecha asociación de estas abejas en una agregación de anidación en Paraguay.

Rozen (1984) proporciona un resumen de la biología de anidación de *Ancyloscelis* y sugiere que la simultaneidad de la aparición de *Melitoma* y *Ancyloscelis* podría deberse a requisitos de anidación similares, en lugar de depender de la ocupación previa de *Melitoma* para que *Ancyloscelis* inicie sus actividades de anidación. Esta información proporciona una visión general de los hábitos de anidación en *Ancyloscelis* y señala la interesante relación que mantienen con las abejas del género *Melitoma* en su entorno.

Las especies de *Ancyloscelis* parecen ser fuertemente oligoléticas, y se sabe que visitan sólo o principalmente flores de Convolvulaceae, Pontederiaceae y Cactaceae (Michener & Moure, 1957; Michener, 1974; Torchio, 1974; Bullock et al., 1991; Schlindwein & Wittmann, 1995; Alves-dos-Santos & Wittmann, 1999). Michener & Moure (1957) reconocieron tres grupos de especies dentro del género. Un grupo incluyó aquellas especies con piezas bucales sin pelos modificados y sin presencia de tubérculos mesoesternales frente a las coxas medias en el macho. Se sabe que estas especies recolectan polen de Convolvulaceae y Cactaceae. Un segundo grupo incluyó aquellas especies de piezas bucales con pelos en forma de gancho, y la presencia de tubérculos mesoesternales frente a las coxas medias. Se propuso un tercer grupo para *A. halictoides* Holmberg (mencionado como *A. gigas* Friese), similar al grupo dos, pero con piezas bucales extraordinariamente largas. Se sabe que las especies de los últimos dos grupos, con pelos en forma de gancho en las piezas bucales, recolectan polen de Pontederiaceae (Alves -dos-Santos & Wittmann, 2000).

Son pocos los estudios realizados para *Ancyloscelis*: Schrottky (1920) presentó una clave para las especies de Brasil, Michener (1942) revisó las especies encontradas en los EE. UU., Michener (1954) revisó las especies de Panamá y Rodríguez & Roig-Alsina (2004) revisaron las especies de Argentina con piezas bucales no modificadas.

Esta tesis ofrece una exhaustiva revisión de las ocho especies que se encuentran en Argentina, e incluye la descripción de una nueva especie previamente no registrada. Además, se clarifica el status nomenclatorial de varias especies nominales al establecer nuevas sinonimias y designar lectotipos.

Para proporcionar una estructura organizada, las revisiones sistemáticas de *Ancyloscelis* se han dividido en dos grupos principales: el grupo ursinus y el grupo apiformis. Dentro de cada uno de estos grupos, se ha seguido un orden alfabético para presentar las especies de manera coherente y accesible.

Esta investigación no solo contribuye a nuestro entendimiento de la diversidad de *Ancyloscelis* en Argentina, sino que también resuelve cuestiones importantes en cuanto a la nomenclatura y la

taxonomía de estas especies. Además, la incorporación de una nueva especie en el estudio enriquece el conocimiento de la biodiversidad en la región, destacando la importancia de la conservación y el estudio de la fauna local.

6.2. *Materiales y métodos*

La terminología para las estructuras sigue a Michener (2007). Se utilizan las siguientes abreviaturas: UID, distancia interocular superior; LID, distancia interocular inferior; AOD, distancia alveolocular; DAI, distancia interalveolar; OOD, distancia ocelocular; IOD, distancia interocelar, y PD, diámetro de punto. El diámetro máximo del ocelo medio (MOD) se utiliza como referencia para expresar la longitud de la pubescencia y otras estructuras. Tergos metasomales (T) y esternos metasomales (S) se identifican con números arábigos. En material estudiado, H y M representan hembras y machos, respectivamente.

Los especímenes estudiados se depositaron en las siguientes instituciones: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires (MACN); Museo de La Plata, La Plata (MLP); Museo de Historia Natural, Londres (Londres); Laboratorio de Biología y Sistemática de Abejas del USDA-ARS, Logan, Utah, EE. UU. (BBSL). Los acrónimos se utilizan para indicar depósitos de las muestras.

6.3. Resultados

6.3.1. Género *Ancyloscelis* Latreille

Ancyloscelis Latreille, 1829: 355, sin especies incluidas. Especie tipo: *Ancylosceles* [sic] *ursinus* Haliday, 1836, primera especie incluida.

Leptergatis Holmberg, 1903: 422. Especie tipo: *Leptergatis halictoides* Holmberg, 1903, por designación de Lutz & Cockerell, 1920: 592.

Dipedia Friese, 1906: 92. Especie tipo: *Ancyloscelis armatus* Smith, 1854, por designación de Lutz & Cockerell, 1920: 592.

Diagnosis: *Ancyloscelis* contiene especies de 6 a 11 mm de longitud. La pata trasera hinchada del macho es distintiva, así como la densa y bicolor escopa en la tibia trasera y el basitarso de la hembra, que consiste en pelos largos, gruesos y plumosos. El género difiere de otros géneros de Emphorini por la presencia de una carena paraocular a lo largo de la mayor parte del margen interno del ojo, la vena cu-v del ala posterior menos de la mitad en largo que la segunda abscisa de la vena M-Cu, la metapleura ancha, el palpo maxilar de la hembra con pelos escasos y cortos, la mandíbula del macho corta y suavemente curvada, el T7 del macho redondeado apicalmente y el S7 del macho con un disco ancho y dos o cuatro lóbulos apicales pequeños, más cortos que el disco. El gonostilo del macho es grande, curvo y tan largo como el gonocoxito o más.

Distribución: Este género abarca desde Texas, Colorado y Arizona, EE. UU., pasando por América tropical hasta la provincia de Buenos Aires, Argentina. Las especies encontradas en los Estados Unidos fueron revisadas por Michener (1942).

Comentarios: la cápsula genital y los esternos metasomales de los machos fueron ilustrados para algunas especies por Michener (1954); Michener & Moure (1957) y Rodríguez & Roig-Alsina (2004).

6.3.2. Grupo *ursinus*

Este grupo se caracteriza por la presencia de pelos en forma de gancho en las piezas bucales de las hembras (Figura II 9A-B). Hay pelos en forma de gancho en los estípites, en el prementum y en los dos primeros segmentos del palpo labial, excepto en *A. halictoides*, que carece de esos pelos en el segundo segmento del palpo. Una especie, *A. bonariensis*, también tiene pelos modificados en el área hipostomal de la cabeza, en los trocánteres y en los esternos metasomales (Figura II 9C). Las especies del grupo tienen 6,2–11,0 mm de largo. Los machos tienen un tubérculo ventral frente a la coxa media, excepto *A. bonariensis*, que carece de los tubérculos. Los pelos amarillentos generalmente están presentes en las bandas apicales metasomales y/o en la escopa tibial de las hembras (Figura II 1). En algunas especies, los machos presentan una

cobertura completa de pelo dorado, como se observa en *A. ursinus*, *A. mesopotamica*, *A. duckei* y *A. holmbergi*. Por otro lado, en caso de *A. bonariensis*, la cobertura es casi completa (Figura II 2)

***Ancyloscelis bonariensis* Brèthes**

(Figuras: II 1A, II 2A, II 3A, II 9, II 10A, II 12A, II 12D, II 13A)

Ancyloscelis bonariensis Brèthes, 1910: 294 (Lectotipo macho, Argentina, Buenos Aires, 14.XII.1908, J. Brèthes, MACN, examinado, **presente designación**). Schrottky, 1920: 170. Michener & Moure, 1957: 440. Roig Alsina, 1999: 19. Moure & Melo, 2007: 145. Galvani et al., 2012: 675.

Leptergatis bonaërensis (sic): Schrottky, 1913: 255.

Diagnosis. Las hembras de *A. bonariensis* se distinguen de otras especies por la presencia de pelos en forma de gancho en las piezas bucales, por los estolones tibiales medios y posteriores de color amarillo, así como pelos con ápices ondulados ubicados en la carena hipostomal, en el trocánter anterior y en S1-S4 (Figura II 9C). Por otro lado, los machos se distinguen por la forma única del basitarso posterior, sin diente mediano y con el ápice ampliamente redondeado (Figura II 10A).

Redescripción. Macho. Longitud total 8,70–10,80 mm. Longitud del ala anterior 6,80–8,25 mm. *Color.* Negro, con las siguientes partes amarillas: labro entero, base de la mandíbula, y banda apical en el clípeo (borde basal de la banda más o menos recto); tarsos de todas las patas parduzco. Alas ahumadas débilmente, más pálidas apicalmente; venas y pterostigma negruzcos. *Pilosidad.* Pelos amarillos en todo el cuerpo, más pálidos en la parte inferior del tórax y en bandas de T2-T5. Escudo con dos estratos de pelos, uno de pelos densos y muy cortos (0,30–0,55 x MOD) y otro de pelos intercalados, más largos (0,80–1,13x MOD). Pelos de la mesopleura 0,53–1,58x MOD. T1 – T5 con bandas apicales enteras. *Estructura.* OOD 0,59x IOD. IAD 2,24x AOD. UID 1,12x LID. Ancho de la cabeza 1,29x longitud de la cabeza. Distancia clipeocular 0,22–0,29x MOD. Parte ventral de la mesopleura sin proyecciones delante de la coxa media. Carena hipostomal formando elevación redondeada. Tibia posterior con una superficie inferior casi glabra y margen interno ventral con tubérculo continuado apicalmente por carena hasta espolón tibial. Basitarso posterior sin diente mediano y con ápice ampliamente redondeado. *Escultura.* Disco del clípeo con puntos finos y cercanos (diámetro de los puntos 0,03–0,04 mm); disco del escudo con puntos similares (0,03–0,04 mm), separados por áreas lisas entre los puntos 0,2–0,3 PD. Mesopleura con puntos 0,03–0,04 mm separados por áreas lisas 0,5–1,0 PD.

Hembra. Longitud total 7,80–9,25 mm; longitud del ala anterior 6,00–6,40 mm. *Color.* Negro, excepto tégula marrón y espolones tibiales amarillos. *Pilosidad.* Blanquecina en todo el cuerpo, más pálida en la parte inferior del tórax. Disco de T2–T4 con pelos blancos; bandas apicales blancas a amarillentas. Escopa tibial con pelos amarillos dorsalmente y pelos blancos ventralmente; fimbria amarilla de T5 interrumpida en el medio por un mechón negro. Pelos con extremos ondulados presentes junto a la carena hipostomal, en el trocánter anterior y en S1–S4. Escudo con dos estratos de pelos, uno de pelos densos y muy cortos (0,48–0,70x MOD) y otro de pelos intercalados, más largos (0,92–1,03x MOD). Pelos de la mesopleura 1,11–1,37x MOD. T1 – T5 con bandas apicales enteras. *Estructura.* OOD 0, 61x IOD. IAD 2, 1x AOD. UID 0,83x LID. Ancho de la cabeza 1.38x longitud de la cabeza. Distancia clipeocular 0,44x MOD. Longitudes combinadas del primer y segundo segmento del palpo labial 1,23x longitud del prementum. Palpo labial con setas modificadas en el primer y segundo segmento; prementum también con setas modificadas. *Escultura.* Disco de clípeo con puntos finos y cercanos (0,02–0,03 mm); disco de escudo con puntos similares, cercanos (0,02–0,03 mm), separados por áreas lisas 0,1–0,3 PD. Mesopleura con puntos 0,03–0,04 mm separados por áreas lisas 0,5–1,0 PD.

Comentarios. Brèthes basó su descripción en dos machos, de los cuales solo uno se conserva en MACN. Este espécimen se designa como lectotipo. Está en muy buenas condiciones, solo le falta el distitarso trasero izquierdo. Los genitales y el esterno asociado se conservan en un vial. Lleva las siguientes etiquetas: "Bs. Aires / 14.XII.08 / J. B.", "Leptergatis / bonaërensis Brèthes", "Ancyloscelis / bonariensis Brèthes / LECTOTYPUS / Schaller et Roig A." y "MACN-En 12784." En la colección de MACN hay cinco hembras de *A. bonariensis* recolectadas por Brèthes en la misma fecha que el lectotipo, pero fueron identificadas erróneamente por él como *Leptergatis mesopotamica*.

Distribución. Argentina y Paraguay. Argentina: provincias de Formosa, Chaco, Entre Ríos, Buenos Aires y Santa Fe. Paraguay: departamento de Guayra.

Material estudiado. Argentina. Formosa: 15 M, 12 H, Colonia Aquino, 26-X-2011, G. Galvani (MACN); 1 M, Capital, 1-I-2009, G. Galvani (MACN); 1 M, 1 H, San Hilario 26-X-2011, G. Galvani (MACN); 2 M, San Francisco de Laishí, 09-I-2014, J.P. Torretta, (MACN); 13 M, 7 H, Tres Marias, XI-2013, 22-XI-2018, L. Compagnucci and G. Galvani (MACN); 1 M, Gran Guardia, 20-X-1952 (MLP). **Chaco:** 1 M, 1 H, Puerto Tirol, 14-XII-2016, A. Schaller (MACN); 1 M, Puerto Tirol, 3-I-2017, A. Schaller (MACN); 12 M, 12 H, Colonia Benítez, 22-X-2016, 18-XII-2016, 10-XI-2017, A. Schaller (MACN); 2 M, Resistencia, 31-X-2016, A. Schaller (MACN); 3 M, 2 H, Zona Monte Alto, 15/29-XII-2016, 14-III-2019, A. Schaller (MACN); 2 M, Colonia Mixta, 4-I-2017, A. Schaller (MACN), 2 M, 4 H, Colonia Elisa, 15-XI-2017, A. Schaller (MACN), 2 M, Parque Caraguatá, 14-III-2019, A. Schaller (MACN). **Entre Ríos:** 3 M, 1 H,

Pronunciamento, I-1981, J. Foerster, (MACN). **Buenos Aires:** 5 F, Capital Federal, 14-XII.1908, J.B. (MACN); 1 H, 4Km NW Tigre, 28-II-1985, A. Roig (MACN). **Santa Fe:** 1 M, Rosario, 10-XII-1945, A.O. (MLP); 1 H, 1 M, Fontana, 28-III-1942 (MLP); 1 H, Villa Ocampo, 26-III-1941 (MLP). **Paraguay. Guayra:** 2 H, Villarica, Diciembre (MACN).

***Ancyloscelis halictoides* (Holmberg)**

(Figuras: II 1B, II 2B, II 3B, II 10B, II 12C, II 13B)

Leptergatis halictoides Holmberg, 1903: 424 (Holotipo hembra, Argentina, Chaco [región], Formosa, III-1885, E. L. Holmberg, MACN, examinado). Brèthes, 1909: 222. Schrottky, 1913: 255. Sandhouse, 1943: 563.

Ancyloscelis halictoides: Schrottky, 1920: 168. Michener & Moure, 1957: 440. Roig Alsina, 1999: 19. Gumbert & Kunze, 1999: 472. Moure & Melo, 2007: 145.

Ancyloscelis gigas Friese, 1904: 21, 24 (Tipo macho y hembra, Brasil, Pará am Rio Aragallo, Ducke col., y Jundiahy [São Paulo], diciembre, ZMB, no examinado). Michener & Moure, 1957: 440. Barret 1977: 231-238. Roig Alsina, 1999: 19: 145. Alves-dos-Santos & Wittmann 1999, 277–278 Figura: 1–3, 4–6. Alves-dos-Santos & Wittmann 2000:127–137; Figura 2, B, C-D, E; 4 A-B. Alves-dos-Santos, 2000: 179–184. Alves-dos-Santos, 2003: 258. Schlindwein & Madeiros, 2006: 179, 186. Moure & Melo, 2007. Téllez et al. 2008: 46. Leme da Cunha et al., 2014: 1638, 1647. Coetzee 2017: 310. (Sinonimizado por Ducke, 1912).

Dipedia gigas: Friese, 1906: 92. Ducke, 1908: 33. Friese, 1908: 53, 55. Strand, 1909: 232–233.

Leptergatis romeroi: Strand, 1910: 459 (identificación errónea).

Melitoma halictoides: Ducke, 1912: 96.

Diagnosis. Esta especie se caracteriza por el clípeo protuberante y la probóscide extremadamente larga, que sobrepasa las coxas posteriores en reposo (Figura II 1B, 2B). Las hembras presentan pelos en forma de gancho en el primer segmento del palpo labial solamente. El labro es negro en la hembra y parcialmente amarillo con una mancha lateral, basal negra en el macho (Figura II 3B). La banda apical en T2 generalmente se interrumpe en ambos sexos. El macho tiene una proyección tuberculiforme frente a la coxa media, y la carena hipostomal tiene una proyección dentiforme (Figura II 12C).

Redescripción. Macho. Longitud total 7,00–9,60 mm. Longitud del ala anterior 6,30–8,00 mm. *Color.* Negro, con las siguientes partes amarillas: labro en parte (con mancha negra lateral basal), base de la mandíbula, y banda apical en el clípeo; siguientes partes parduscas: parte inferior de

flagelómeros, tégula, y tarsos de segunda y tercera patas. Alas ahumadas débilmente, más pálidas apicalmente; venas y pterostigma negruzcos. *Pilosidad*. Con pelos de color amarillo dorado en todo el cuerpo, más pálido en la parte inferior del tórax. Escudo con dos estratos de pelos, uno de pelos densos y muy cortos (0,39–0,57x MOD) y otro de pelos largos intercalados (0,82–1,07x MOD). Pelos de la mesopleura 1,07–1,36x MOD. T1, T3 – T6 con bandas apicales enteras, T2 con banda generalmente interrumpida medialmente. *Estructura*. OOD 0,64x IOD. Distancia interalveolar 2,30x AOD. UID 1,0x LID. Ancho de la cabeza 1,17x longitud de la cabeza. Distancia clipeocular 0,72–0,96x MOD. Parte ventral de la mesopleura con proyección tuberculiforme delante de la coxa media. Carena hipostomal elevada formando fuerte proyección dentiforme. Basitarso posterior con diente curvo mediano interno; ápice puntiagudo. *Escultura*. Disco de clipeo con puntos finos y cercanos (0,04–0,06 mm); disco de escudo con puntos similares y cercanos (0,04–0,05 mm). Mesopleura con puntos 0,04–0,05 mm separados por áreas lisas irregulares 0,4–0,6 PD.

Hembra. Longitud total 9,20–10,90 mm; longitud del ala anterior 6,25–7,30 mm. *Color*. Negro; algunos ejemplares con ápice pardo de mandíbula, tégula y tarsos. *Estructura*. OOD 0,79 x IOD. IAD 2,0x AOD. UID 1,00x LID. Ancho de la cabeza 1,30x longitud de la cabeza. Distancia clipeocular 0,96–1,07x MOD. Longitud del primer y segundo segmento del palpo labial 2,30x longitud del prementum. Palpo labial con setas modificadas solo en el primer segmento. *Pilosidad*. Con pelos blanquecinos en todo el cuerpo, más pálidos en la parte inferior del tórax, pero bandas apicales del metasoma de color blanco a amarillento; escopa tibial con pelos amarillos dorsalmente y pelos blancos ventralmente. Escudo con dos estratos de pelos, uno de pelos densos y muy cortos (0,27–0,38x MOD) y otro de pelos largos intercalados (0,72–0,97x MOD). Pelos de la mesopleura 1,07–1,17x MOD. T1, T3 – T5 con bandas apicales enteras, T2 con banda generalmente interrumpida medialmente. *Escultura*. Disco de clipeo con puntos finos y cercanos (0,04–0,05 mm); disco del escudo con puntos más pequeños y cercanos (0,03–0,04 mm) separados por áreas lisas 0,5–0,8 PD. Mesopleura con puntos 0,04–0,05 mm separados por áreas lisas 0,2–0,5 PD.

Comentarios. El holotipo femenino se conserva en MACN. Lleva las siguientes etiquetas: "Formosa / ELH / III-85", "halictoides / Holmberg", "Leptergatis / Holmberg", "Col. Holmb. ", "Holotypus ", los tres primeros en la letra de Holmberg. El espécimen carece de la antena izquierda y el metasoma más allá del segundo segmento.

La descripción de *A. gigas* de Friese(1904) está totalmente de acuerdo con *A. halictoides*. Hemos examinado material del estado de Pará, en el norte de Brasil, que coincide en todos los caracteres morfológicos con especímenes de Argentina. Aquí se confirma la sinonimia propuesta por Ducke (1912).

Distribución. Argentina, Brasil y Paraguay. Argentina: provincias de Formosa, Chaco, Entre Ríos, Santa Fe y Buenos Aires. Brasil: estados de Pará, Rio Grande do Sul y São Paulo. Paraguay: departamento de Cordillera.

Material estudiado. Argentina. **Formosa:** 1 H, Formosa, III-1885, E. L. Holmberg, holotype of *Leptergatis halictoides* (MACN); 1 M, Laguna La Oca, I-2009, G. Galvani (MACN); 1 M, Capital, 2011, G. Galvani (MACN). **Chaco:** 7 H, 3 M, Barranqueras, 17/24-IV-2016, A. Schaller (MACN); 4 M, Colonia Elisa 15-XI-2017, A. Schaller (MACN). **Entre Ríos:** 3 H, Rincón de Nogoyá, 27-II-1982, A. Roig Alsina (MACN). **Santa Fe:** 5 M, 4 H, Villa Ocampo, 26-III-1941 (MLP). **Buenos Aires:** 1 M, Tigre: Delta, río Carapachay, 27-I-2002, A. Roig Alsina (MACN), 1 M, Tigre: Río Luján Club ACA, 7-I-2002, A. Roig Alsina (MACN). Brazil. **Pará:** 1 H, Santarem, April 1919, S. M. Klages (MACN).

***Ancyloscelis holmbergi* Schaller sp. n.**

(Figuras: II 1C, II 2C, II 3C, II 4A-D, II 10C)

Diagnosis. Las hembras de *A. holmbergi* se distinguen, entre las especies con pelos en forma de gancho en el primer y segundo palpo labial, por la escopa blanca y negra (Figura II 1C), los pelos negros en los discos de T2-T4 y la muy corta pubescencia del escudo. Los machos se caracterizan por presentar pubescencia dorada, por el basitarso posterior puntiagudo sin diente interno (Figura II 10C), y por el S6 fuertemente emarginado (Figura II 4A).

Descripción. Holotipo macho. Longitud total 7,50 mm (paratipos 6,20–8,10 mm). Longitud del ala anterior 6,50 mm (paratipos 5,60–6,50 mm). **Color.** Negro, con las siguientes partes amarillas: todo el labro, base de la mandíbula, banda apical en el clípeo con margen basal trilobulado, mancha en la cara inferior en el escapo abarcando los tres cuartos apical del primer flagelómero, y ápice de las tibias y tarsos de todas las patas, excepto distitarso pardusco; siguientes partes parduscas: parte inferior de los flagelómeros 2–11, tégula y una gran mancha en el fémur posterior que ocupa aproximadamente la mitad basal de las superficies dorsal y lateral. Alas ahumadas débilmente, más pálidas apicalmente; venas y pterostigma negruzcos. **Estructura.** OOD 0,7x IOD. IAD 1,7x AOD. UID 1,15x LID. Ancho de la cabeza 1,30x longitud de la cabeza. Distancia clipeocular 0,26–0,29x MOD. Parte ventral de la mesopleura con proyección digitiforme delante de la coxa media. Carena hipostomal formando elevación redondeada. Basitarso posterior sin diente mediano; ápice puntiagudo. **Pilosidad.** Con pelos de color amarillo dorado en todo el cuerpo, más pálido en la parte inferior del tórax. Escudo con dos estratos de pelos, uno de pelos densos y muy cortos (0,07–0,11x MOD) y otro de pelos largos intercalados (0,50–0,80x MOD). Pelos de la mesopleura 1,20–1,30x MOD. T1 – T5 con bandas apicales enteras. Superficie interna

del basitarso posterior con pelos cortos, 0,60–1,10x MOD. *Escultura*. Disco de clípeo con puntos finos y cercanos (0,030–0,035 mm); disco de escudo con puntos pequeños y cercanos (0,015–0,020 mm). Mesopleura con puntos 0,03–0,04 mm separados por áreas lisas 0,4–0,5 PD.

Hembra. Longitud total 7,0–8,0 mm; longitud del ala delantera 5,6–6,5 mm. *Color*. Negro, con flagelo y tégula pardos. *Estructura*. OOD 0,74x IOD. IAD 2,0x AOD. UID 1,00x LID. Ancho de la cabeza 1,41x longitud de la cabeza. Distancia clipeocular 0,5x MOD. Longitud del primer y segundo segmento del palpo labial 1,5x longitud del prementum. Palpo labial con setas modificadas en los primeros dos segmentos. *Pilosidad*. Cabeza y mesosoma con pelos blanquecinos, más pálidos debajo del tórax; discos de T2–T4 con pelos negros; bandas apicales del metasoma blancas a amarillentas; escopa tibial con pelos negros dorsalmente y pelos blancos ventralmente; fimbria prepigial interrumpida medialmente por un mechón negro. Pelos con extremos rectos en la carena hipostomal, en el trocánter anterior y en S3 – S4. Escudo con dos estratos de pelos, uno de pelos densos y muy cortos (0,12–0,24x MOD) y otro de pelos largos intercalados (0,52–0,60x MOD). Pelos de la mesopleura 0,84–1,28x MOD. T1–T5 con bandas apicales enteras. *Escultura*. Disco de clípeo con puntos cercanos y finos (0,03–0,04 mm) y disco del escudo con puntos más pequeños y cercanos (0,010–0,015 mm), separados por áreas lisas 0,3–0,5 PD. Mesopleura con puntos 0,03 mm separados por áreas lisas 0,5–1,0 PD.

Comentarios: *Ancyloscelis holmbergi* se parece más a *A. ursinus*, *A. duckei* y *A. mesopotamica*, cuyos machos también tienen una densa pubescencia dorada, basitarsos traseros amarillos y una marca amarilla trilobulada apical en el clípeo. Comparte con *A. duckei* la forma del S6 del macho, profundamente emarginado apicalmente, y una mancha marrón en la superficie dorsolateral del fémur posterior. Difiere de *A. duckei* y *A. mesopotamica* por el basitarso trasero del macho sin diente interno. Se diferencia de *A. ursinus* por la cutícula y la vestidura más oscuras, y el S6 fuertemente emarginado del macho.

Distribución: Argentina: provincias de Chaco, Corrientes y Formosa.

Material estudiado. Holotipo macho, Argentina, Puerto Tirol, Chaco, 3-I-2017, Schaller Alicia (MACN). Los siguientes son paratipos. Argentina. **Chaco:** 17 M, 1 H, Parque Caraguatá, 21/26-XII-2016, 3-I-2017, 14-XI-2017, 14-III-2019, A. Schaller (MACN); 13 M, 1 H, Colonia Mixta, 4-I-2017, A. Schaller (MACN); 1 M, 1 H, Lapachito, 17-XII-2016 A. Schaller (MACN); 12 M, 12 H, Colonia Benítez 22-X-2016, 15/18-XII-2016, 10/15-XI-2017, 20-XI-2018, A. Schaller (MACN); 4 M, 8 H, Puerto Tirol, 14-XII-2016, 3-I-2017, A. Schaller (MACN); 15 M, 3 H, Colonia Elisa, 15-XI-2017, A. Schaller (MACN); 9 M, 2 H, Zona Monte Alto, 29-X-2016, 15-XII-2016, 14-III-2019, A. Schaller (MACN); 1 H, Villa Fabiana, 30-XII-2016, A. Schaller (MACN); 9 M, 1 H, Camino Isla del Cerrito, 7/10-I-2018, 21-XI-2018, 15-III-2019, A. Schaller (MACN). **Corrientes:** 1 M, San Cayetano, EBCO, 6/10-XI-2007 Compagnucci (MACN).

Formosa: 4 H, Francisco de Laishi, 7-I-2014, J. P. Torretta (MACN), 1 H, Tres Marías, XI-2013, G. Galvani (MACN); 14 M, 9 H, Tres Marías, 22-XI-2018, Galvani & Compagnucci (MACN).

***Ancyloscelis mesopotamica* (Holmberg)**

(Figuras: II 1D, II 2D, II 3D, II 10D, II 12B)

Leptergatis mesopotamica Holmberg, 1903: 424 (Lectotipo hembra, Argentina, Buenos Aires, II-15-1879, E. L. Holmberg, MACN, examinado, **presente designación**). Brèthes, 1909: 222. Schrottky, 1913: 255.

Ancyloscelis mesopotamica: Schrottky, 1920: 169. Michener & Moure, 1957: 440 (como *mesopotamicus*). Roig Alsina, 1999: 19 (como *mesopotamicus*). Moure & Melo, 2007: 146.

Ancyloscelis turmalis Vachal, 1904: 18 (Lectotipo macho, Argentina, Tucumán, 21-II-1900, Girard, MNHN, examinado, designación por Moure & Melo, 2007). Friese, 1906: 95. Friese, 1908: 51. Vachal, 1909a: 20. Vachal, 1909b: 10. Ducke, 1910: 367 (sinonimia errónea con *Ancyloscelis duckei* Friese). Schrottky, 1913: 254. Schrottky, 1920: 170. Michener & Moure, 1957: 440. Roig Alsina, 1999: 19. Alves-dos-Santos & Wittmann, 1999: 277–287, Figura. 7, 9, 10. Alves-dos-Santos 1999a: 38–42, Figura. 2D, 3C, D. Alves-dos-Santos 1999b: 194, 205. Alves-dos-Santos & Wittmann 1999, 277–278 Figura: 7–9, 10–12. Alves-dos-Santos & Wittmann, 2000: 136. Alves-dos-Santos, 2003: 258. Schlindwein, 2004: 232, 233, 235. Moure & Melo, 2007: 146. Sabino et al., 2017: 111. **Nueva sinonimia.**

Leptergatis turmalis: Brèthes, 1910: 299.

Melitoma turmalis: Ducke, 1912: 96.

Diagnosis. Las hembras de *A. mesopotamica* se caracterizan por la carena tuberculiforme fuertemente elevada del lóbulo pronotal (Figura II 12B). Los machos se distinguen por su pubescencia dorada (Figura II 2D) y el fuerte diente interno en el tercio basal del basitarso posterior (Figura II 10D).

Redescripción. Macho. Longitud total 8,20–9,90 mm. Longitud del ala anterior 6,70–7,80 mm. *Color.* Negro, con las siguientes partes amarillas: todo el labro, base de la mandíbula, banda apical en el clípeo con margen basal trilobulado, mancha apical 0,25 debajo de la superficie del escapo, parte inferior del primer flagelómero y tarsos de todas las patas, excepto distotarso parduzco; siguientes partes parduscas: parte inferior de los flagelómeros 2–11 y tégula. Alas ahumadas débilmente, más pálidas apicalmente; venas y pterostigma negruzcos. *Pilosidad.* Con pelos de

color amarillo dorado en todo el cuerpo, más pálidos en la parte inferior del tórax. Escudo con dos estratos de pelos, uno de pelos densos y muy cortos (0,26–0,35x MOD) y otro de pelos largos intercalados (0,97–1,13x MOD). Pelos de la mesopleura 1,13–1,45x MOD. T1–T5 con bandas apicales enteras. *Estructura*. OOD 0,65x IOD. IAD 1,76x AOD. UID 1,12x LID. Ancho de la cabeza 1,55x longitud de la cabeza. Distancia clipeocular 0,22–0,28x MOD. Parte ventral de la mesopleura con proyección digitiforme delante de la coxa media. Carena hipostomal formando elevación redondeada. Basitarso posterior con diente curvo interno en el tercio basal; ápice puntiagudo. *Escultura*. Disco de clipeo con puntos finos y cercanos (0,02–0,03 mm); disco del escudo con puntos similares, casi coalescentes (0,02–0,03 mm). Mesopleura con puntos 0,03–0,04 mm, separadas por espacios intermedios 0,5–1,0 PD.

Hembra. Longitud total 8,2–8,9 mm; longitud del ala delantera 5,2–6,9 mm. *Color*. Negro; algunos ejemplares con tégula y tarsos marrones. *Pilosidad*. Con pelos blanquecinos en todo el cuerpo, más pálidos en la parte inferior del tórax, pero el disco de T2–T4 y las bandas apicales son de color blanco a amarillento; escopa tibial con pelos amarillos dorsalmente y pelos blancos ventralmente; fimbria prepigial amarilla. Escudo con dos estratos de pelos, uno de pelos densos y muy cortos (0,44–0,72x MOD) y otro de pelos largos intercalados (1,20–1,28x MOD). Pelos de la mesopleura 1,20–1,48x MOD. T1–T5 con bandas apicales enteras. *Estructura*. OOD 0,79x IOD. IAD 2,0x AOD. UID 1,0x LID. Ancho de la cabeza 1,30x longitud de la cabeza. Distancia clipeocular 0,42x MOD. Longitud del primer y segundo segmento del palpo labial 1,32x longitud del prementum. Palpo labial con setas modificadas en el primer y segundo segmento. Carena del lóbulo pronotal formando una fuerte elevación tuberculiforme, cóncava posteriormente. *Escultura*. Disco de clipeo con puntos finos y cercanos (0,04–0,05 mm); disco del escudo con puntos más pequeños y cercanos (0,02–0,03 mm), separados por áreas lisas 0,2–0,3 PD. Mesopleura con puntos 0,03–0,04 mm separados por áreas lisas 0,5–1,0 PD.

Comentarios: Dos sintipos de *Leptergatis mesopotamica* se conservan en MACN, ambos en mal estado. Un espécimen carece de la mayoría de las patas (solo quedan la pata media izquierda y la pata trasera derecha), y el ala trasera derecha; la cabeza está pegada en una tarjeta. Este espécimen se selecciona como lectotipo y lleva las siguientes etiquetas: "C. 15.3.79", "mesopotamica / Holmberg" en la letra de Holmberg y "Leptergatis / mesopotamica H. / LECTOTYPUS / A. Roig Alsina 2005". La fecha en la etiqueta dice III, 15, 1879, aunque la fecha en la descripción original dice II, 15, 1879, probablemente un error tipográfico. El segundo espécimen está muy dañado, quedando solo una parte del mesosoma con las alas y las patas medias y traseras izquierdas. Lleva la etiqueta "Leptergatis / mesopota- / mica / Holmberg" y se designa como paralectotipo.

El tipo masculino de *A. turmalis* fue examinado por uno de nosotros (ARA) y etiquetado como lectotipo. Concuerda en todos los caracteres con machos de *A. mesopotamica*.

Distribución. Argentina y Brasil. Argentina: provincias de Formosa, Corrientes, Chaco, Tucumán y Buenos Aires. Brasil: estados de Paraná y Rio Grande do Sul.

Material estudiado. **Argentina.** **Formosa:** 2 M, Gran Guardia, 20-X-1951 (MACN); 1 H, Capital, 2016, G. Galvani (MACN). **Corrientes:** 1 M, Ituzaingó, XII-1987, Fritz (MACN); 1 H, Santo Tomé, 4-XI-1947, Decarlo-D'Amico (MACN). **Chaco:** 1 H, Colonia Benítez, 22-X-2016, A. Schaller (MACN); 2 M, Colonia Mixta, 4-I-2017, A. Schaller (MACN). **Buenos Aires:** 2 M, 1 H, Tigre: Río Lujan Club ACA, 7-I-2002, A. Roig Alsina (MACN); 1 M, Tigre: Delta, río Carapachay, 27-I-2005, A. Roig Alsina (MACN), 2 M, 4 Km NW Tigre, 28-II-1985, A. Roig Alsina (MACN); 2 M, 12 km NO Tigre, 12-XII-1994, A. Roig Alsina (MACN), 1 H, Tigre, 2-III-1941 (MACN); 2 M, 1H, CABA: Res. Ec. Costanera Sur, 23-XI-2016, Compagnucci, Galvani, González (MACN); 6 M, CABA: Res. Ec. Costanera Sur, 4-XII-2016, A. Schaller (MACN); 1 M, CABA: Res. Ec. Costanera Sur, 20-XII-2016 Compagnucci, Galvani, González (MACN); 1 M, Otamendi, 09-XII-2007, J. P. Torretta (MACN); 1 M, Martín García, 26-X-1947, A. Bachman (MACN); 4 M, 1 H, San Fernando, 5-IX-1952 (MLP); 1 H, San Fernando, 24-XII-1951 (MLP); 1 M, Dique Lujan, 13-1946 (MLP), 2 M, Olivos (MLP). **Brasil.** 1 M, Curitiba, S. Laroca (MACN).

Ancyloscelis ursinus Haliday

(Figura II 5A–B)

Ancylosceles ursinus Haliday, 1836: 320 (Holotipo macho, Brazil, Sao Paulo, Graves leg., Natural History Museum, London, examinado a través de fotografías).

Diagnosis. Las hembras de *A. ursinus* se distinguen, entre las especies con pelos en forma de gancho en el primer y segundo palpo labial, por la escopa con pelos blancos y negros, los pelos amarillos en los discos de T2 – T4 y la larga pubescencia del escudo (0,86–1,18 x MOD). Los machos se caracterizan por la pubescencia dorada, el basitarso posterior puntiagudo sin diente interno (Figura II 5A), el S6 débilmente emarginado (Figura II 5B), el fémur posterior de color marrón claro sin marca evidente y la superficie interna de la parte posterior del basitarso con pelos largos, 0,70–1,43x MOD.

Comentarios No se ha encontrado *Ancyloscelis ursinus* en Argentina, pero se ha incluido en la clave ya que se encuentra a la misma latitud tanto en Paraguay como en Brasil, y es probable que se lo encuentre también en la provincia de Misiones.

Distribución. Brasil y Paraguay. Brasil: estados de Minas Geraes, Rio Grande do Sul y São Paulo. Paraguay: departamento de Guayrá.

Material estudiado. Brasil. Minas Geraes: 2 H, 1 M, Passos, 17/22-XII-1962, Elias (MACN). **Paraguay. Guairá:** 1 H, Col Independencia, I-1951 (MACN); 1 M, Villarica, diciembre (MACN).

6.3.3. *Grupo apiformis*

Las especies de este grupo son de tamaño pequeño a mediano, de 4,2–9,5 mm de largo. La probóscide carece de pelos en forma de gancho, y los machos generalmente carecen de proyecciones frente a las coxas medias, excepto *A. romeroi* y *A. saltensis*, con elevaciones tuberculiformes. La pilosidad es blanca y negra a grisácea en todas las especies (Figura II 6A – D); las bandas apicales metasomales son blancas, generalmente interrumpidas en T1, y la escopa tibial femenina tiene pelos negros dorsalmente y pelos blancos ventralmente. No hay sinapomorfias que unan al grupo, lo que puede probarse que es parafilético al grupo de ursinus.

Ancyloscelis apiformis (Fabricius)

(Figuras: II6A, II7A, II 8A, II 11A, II 13 E)

Chalcis apiformis Fabricius, 1793 : 195.

Ancyloscelis apiformis : Steiner et al., 2010 : 21, 32, 38. Galvani et al., 2012 : 675, 678, 679, 684–686. Pick & Schlindwein, 2011: 147, 152, 154. Martínez-Adriano et al., 2015: 160–162. Santos & Gimenes, 2016: 1–5. Araujo et al., 2018: 4.

Diagnosis. Esta especie se caracteriza por su pequeño tamaño, la longitud del ala delantera es de 4,3-6,0 mm. La antena es completamente naranja en el macho (Figura II 8A), y varía en la hembra, el flagelo es de naranja a marrón, pero el escapo y el pedicelo siempre son de color naranja. El lóbulo pronotal también es naranja. El macho tiene un diente interno muy desarrollado en el basitarso posterior (Figura II 11A). Los esternos metasomales y la cápsula genital de los machos han sido dibujados por Michener (1954) y Rodríguez & Roig Alsina (2004).

Comentarios La extensa sinonimia de esta especie ha sido tratada por Moure & Melo (2007); solo se mencionan citas recientes.

Distribución. Desde Estados Unidos hasta Argentina. Argentina: provincias de Buenos Aires, Córdoba, Santiago del Estero, San Juan, Santa Fe, Chaco, La Rioja, Mendoza, Salta, Misiones, Jujuy, Salta, Tucumán, Entre Ríos y San Luis.

Nuevos registros. Argentina. Buenos Aires: 1 M, Burzaco Sea L., 12-13-III-1974, C & M Vardy (London); 1 M, Buenos Aires, XII-9-1902, J. Brethes (MACN); 1 M, Buenos Aires, marzo (MACN); 1 M, San Pedro, 3-I-2009, Roig Alsina (MACN); 2 M, 2 H, Sierra de la Ventana, 18-II-2016, Companucci (MACN); 1H, Reserva Ecológica Costanera Sur, 24-II-2012, Companucci, Galvani y González V. (MACN); 1 H, Reserva Ecológica Costanera Sur, 2-III-2012, Companucci, Galvani y González V. (MACN). **Santiago del Estero:** 1 M, Colonia Dora, 15/26-XI-1979, C & M Vardy (London). **Chaco:** 1 M, Colonia Mixta, 4-I-2017, A. Schaller (MACN); 2 M, Colonia Elisa, 15-XI-2017, 18-III-2019, A. Schaller (MACN), 3 M, Resistencia, 11- XI-2017, A. Schaller (MACN), 10 M, 7 H, Puerto Tirol 26-XI-2018 A. Schaller (MACN). **Córdoba:** 2 M, 2 H, E. Giacomelli (MACN). **Entre Ríos:** 1 M, Paraná, noviembre (MACN); 1 M, Liebig, 19-XII-2004, Roig Alsina (MACN). **San Juan:** 2 M, 6 H, PN El Leoncito, 26-I-2006 Companucci, Ojanguren and Piacentini (MACN). **Santa Fe:** 1M, Rosario 10-XII-1945 A.O (MACN).

***Ancyloscelis nigricornis* Rodríguez & Roig-Alsina**

(Figuras: II 6B, II 7B, II 8B, II 11B, II 13F)

Ancyloscelis nigricornis Rodríguez & Roig-Alsina, 2004: 355–356, Figura. 3, 6, 10, 16, 18, 19 y 21 (Holotipo macho, Argentina, Salta, Sumalao, II-1994, M. Fritz, MACN, examinado).

Diagnosis. Esta especie está estrechamente relacionada con *A. apiformis*, de la cual puede estar separada por el escapo y pedicelo negros en ambos sexos, y el flagelo también es oscuro en los machos; el lóbulo pronotal también es oscuro (Figura II 8B). Esta es la especie más pequeña en Argentina, la longitud del ala anterior es de 3,9–5,7 mm. El diente interno del basitarso posterior es similar al de *A. apiformis*, pero menos prominente y no presenta forma de gancho (Figura II 11B). Rodríguez & Roig Alsina (2004) han dibujado los esternos metasomales y la cápsula genital de los machos.

Distribución. Argentina, Bolivia y Paraguay. Argentina: provincia de Salta. Bolivia: departamento Santa Cruz. Paraguay: departamentos de Guayrá y Alto Paraguay.

Nuevos registros. Bolivia, 3 M, Santa Cruz, 24 km S. Camiri, I -3-1999, ME Irwin & FD Parker (BBSL).

***Ancyloscelis romeroi* (Holmberg)**

(Figuras: II 6C, II 7C, II 8C, II 11C, II 13G)

Leptergatis romeroi Holmberg, 1903: 425 (Holotipo hembra, Santa Helena, provincia de Entre Ríos, Argentina, 2-XI-1988, col. E. Boman, MACN, examinado).

Ancyloscelis romeroi. Cerceau et al., 2019: 6.

Diagnosis. Esta es una especie de tamaño mediano (longitud del ala anterior 6,0–8,5 mm) fácil de distinguir por el color del ala anterior, que tiene una mancha oscura apical a la celda marginal, con el resto del margen del ala más pálido. La pubescencia es densa y larga, los pelos en la mesopleura son 3,2–4,1x MOD (macho) y 2,3–3,0x MOD (hembra). Los machos se caracterizan por el escapo y el pedicelo anaranjados (Figuras II 8C), y la forma del basitarso posterior (Figura II 11C), que tiene una proyección basal redondeada interna seguida de un diente mediano y un ápice ampliamente redondeado. Rodríguez & Roig Alsina (2004) han dibujado esternos metasomales y la cápsula genital de los machos.

Comentarios La extensa sinonimia de esta especie ha sido tratada por Moure & Melo (2007); solo se mencionan citas recientes.

Distribución. Argentina, Brasil y Paraguay. Argentina: provincias de Chaco, Buenos Aires, Córdoba, Entre Ríos, San Luis, Misiones y Santa Fe. Brasil: Paraná, Rio Grande do Sul y São Paulo. Paraguay: San Bernardino Cordillera y San Lorenzo.

Nuevos registros. **Argentina. Chaco:** 2 M, Resistencia, 11- XI-2017, A. Schaller (MACN); 1M, 1H, Parque Caraguatá, 21-X-2016, A. Schaller (MACN); 3M, Villa Fabiana, 30-XII-2016, A. Schaller (MACN). **Buenos Aires:** 6 M, 3 H, Sierra de los Difuntos: Estancia Paititi, 6-I-2015, R. González V. (MACN); 1 H, Azul, 15-II-2012, Sanguinetti (MACN). **Misiones:** 1 M, Depto. Concepción, Santa María, XI-1952, M. J. Viana (MACN).

***Ancyloscelis saltensis* Rodríguez & Roig-Alsina**

(Figuras: II 6D, II 7D, II 8D, II 11D, II 13H)

Ancyloscelis saltensis Rodríguez & Roig-Alsina, 2004: 359-360, Figura. 4, 8, 12, 14, 20, 22, 25 y 27 (Holotipo macho, Argentina, Salta, Sumalao, II-1994, M. Fritz, MACN, examinado).

Diagnosis. Esta especie es similar a *A. romeroi* en tamaño (longitud del ala delantera 5,9–7,3 mm). Se distingue por el color del ala anterior, que tiene todo el margen apical oscurecido, y por

la pubescencia más corta. Los pelos en la mesopleura son 1,7–2,7x MOD (macho) y 1,8–1,9x MOD (hembra). Los machos se caracterizan por el escapo y el pedicelo negros (Figura II 8D). La forma del basitarso posterior es similar a la de *A. romeroi*, con una proyección basal redondeada interna seguida de un diente mediano, pero el ápice es puntiagudo (Figura II 11D). Rodríguez & Roig Alsina (2004) han dibujado los esternos metasomales y cápsula genital de los machos.

Distribución. Argentina: provincia de Salta

6.3.4. Clave taxonómica

6.3.4.1. Clave para las especies de *Ancyloscelis* en Argentina

Hembras

1. - Partes bucales con setas modificadas en forma de gancho (Fig.II 9A-B) (grupo de especies *ursinus*)..... 2
- Partes bucales con setas simples o plumosas, sin forma de gancho (grupo de especies *apiformis*).....6
- 2.-Palpo labial con setas modificadas solo en el primer segmento. Probóscide muy larga, segundo segmento del palpo labial 1,9 veces más largo que el espacio intertegular. Clípeo fuertemente protuberante, distancia clipeocular 0.96–1.07x MOD (Fig.II 1B). Labro completamente negro.....*Ancyloscelis halictoides*
- Palpo labial con setas modificadas en primer y segundo segmento. Probóscide moderadamente larga, segundo segmento del palpo labial 0,6 a 0,9 veces más largo que el espacio intertegular. Clípeo menos protuberante, distancia clipeocular 0.42-0.50x MOD (Fig.II 1A, C). Labro con pequeña marca amarilla apical media, a veces diminuta.....3
- 3.- Espolones tibiales medio y traseros amarillentos (Fig.II 1A). Pelos con ápices ondulados presentes junto a la carena hipostomal, en el trocánter anterior y en S1-S4 (Fig.II 9C).....*Ancyloscelis bonariensis*
- Espolones tibiales medios y traseros negros (Fig.II 1C). Pelos con ápices rectos junto a la carena hipostomal, en el trocánter anterior y en S3-S4..... 4
- 4.- Escopa dorsalmente amarilla y blanca abajo (Fig. II 1D). Carena del lóbulo pronotal formando fuerte elevación tuberculiforme, cóncava posteriormente (Fig.II 12B)..... *Ancyloscelis mesopotamica*
- Escopa dorsalmente oscura y blanca por debajo (Fig.II 1C). Carena del lóbulo pronotal más o menos elevada, pero sin formar elevación tuberculiforme, y sin formar una concavidad posteriormente (como en la Fig.II 12A) 5
5. - Disco de T2-T4 con pelos amarillentos; bandas apicales amarillentas. Alas de membrana pardusca, pterostigma y prestigma parduscos *Ancyloscelis ursinus*
- Disco de T2-T4 con pelos negros; bandas apicales de blanco a amarillento (Fig.II 1C). Membrana de alas ahumada, pterostigma y prestigma negros (Fig.II 1C) *Ancyloscelis holmbergi* sp.n
6. - Mandíbula con mancha amarilla basal. Flagelo naranja (Fig.II 6A-B). Especies más pequeñas, longitud de alas anteriores 4,3–5,8 mm..... 7
- Mandíbula basalmente oscura. Flagelo negro a marrón oscuro (Fig.II 6C-D). Especies más grandes, longitud de las alas delanteras 5,8–7,0 mm..... 8
- 7.- Escapo y pedicelo naranja (Fig.II 6A). Labro generalmente con mancha amarilla lateral, aunque algunos ejemplares con labro oscuro. IOD 1,5–2,0x OOD..... *Ancyloscelis apiformis*

- Escapo y pedicelo negros (Fig.II 6B). Labro oscuro, sin mancha lateral amarilla. IOD 1,3-1,5x OOD..... *Ancyloscelis nigricornis*

8.- Ala anterior con mancha oscura apical a la celda marginal, resto del margen del ala más claro (Fig.II 6 C) *Ancyloscelis romeroi*

- Ala anterior con todo el margen apical oscurecido (Fig.II 6D) *Ancyloscelis saltensis*

Machos

1. - Probóscide en reposo superando la coxa posterior. Clípeo fuertemente protuberante, distancia clipeocular 0,72–0,96x MOD. Carena hipostomal con proyección espiniforme anterior fuerte (Fig.II 12C).....*Ancyloscelis halictoides*

. - Probóscide en reposo apenas superando la coxa anterior. Clípeo menos protuberante, distancia clipeocular 0,3x MOD o menos. Carena hipostomal anteriormente como máximo con elevación redondeada (Fig.II 12D)..... 2

2. Primer y segundo segmento del palpo labial con setas modificadas en forma de gancho 3

. - Primer y segundo segmento del palpo labial con setas simples, no en forma de gancho. 6

3. Escapo sin marca amarilla (Fig.II 3A). Parte ventral de la mesopleura sin proyección delante de la coxa media. Basitarso posterior con ápice redondeado (Fig.II 10A). Tibia posterior con superficie inferior casi glabra y margen interno ventral con tubérculo continuado apicalmente por carena hasta el espolón tibial. T3-T5 con pelos parduscos en los discos y bandas apicales claras a amarillentas (Fig.II 2A)..... *Ancyloscelis bonariensis*

-Escapo con marca amarilla (Fig.II 3C). Parte ventral de la mesopleura con proyección delante de la coxa media. Basitarso posterior con ápice puntiagudo (Fig.II 3B-D). Tibia posterior con superficie inferior densamente pilosa y margen interior ventral sin tubérculo ni carena, o con carena medialmente, sin llegar al espolón tibial. Discos de T2-T5 y bandas apicales con pelos amarillo-dorado (Fig.II 2C-D)..... 4

4. Basitarso posterior con diente curvo interno entre el tercio basal y la mitad del basitarso (Fig. II 10D)..... *Ancyloscelis mesopotamica*

-Basitarso posterior sin diente interno (Fig.II 10C,II 5A)..... 5

5. S6 fuertemente emarginado (Fig.II 4A). Superficie inferior del basitarso cubierta de pelos hasta el ápice. Fémur oscuro, con marca dorsolateral marrón claro (Fig.II 2C).....*Ancyloscelis holmbergi* sp.n

- S6 débilmente emarginado (Fig.II 5B). Superficie inferior del basitarso revestida de pelos en la mitad basal; mitad apical desnuda. Fémur marrón claro sin marca clara evidente.....*Ancyloscelis ursinus*

6. - Basitarso posterior con diente interno basal (Fig.II 11A-B). S6 con ápice emarginado. Especies más pequeñas, longitud de las alas anteriores 4,0–6,0 mm..... 7

- Basitarso posterior con proyección basal interna redondeada seguida de diente mediano (Fig.II 11C-D). S6 con ápice truncado. Especies más grandes, longitud de las alas delanteras 6,1–7,6 mm..... 8

7. Escapo y pedicelo negros (Fig.II 8B). Lóbulo pronotal negro. Fémures y tibias de color negro a marrón oscuro (Fig.II 7B) *Ancyloscelis nigricornis*
- Escapo y pedicelo de naranja a marrón claro (Fig.II 8A). Lóbulo pronotal anaranjado a marrón claro. Fémures y tibias de naranja a marrón claro (Fig.II 7A) *Ancyloscelis apiformis*
- 8.-Escapo y pedicelo naranja (Fig.II 8C). Ala anterior con mancha oscura apical a la celda marginal, el resto del margen del ala más claro (como en la Fig.II 6C). Basitarso posterior con ápice redondeado (Fig.II 11 C) *Ancyloscelis romeroi*
- Escapo y pedicelo negros (Fig.II.8D). Ala anterior con todo el margen apical oscurecido (como en la Fig.II 6D). Basitarso posterior con ápice puntiagudo (Fig.II 11 D) *Ancyloscelis saltensis*

Figuras

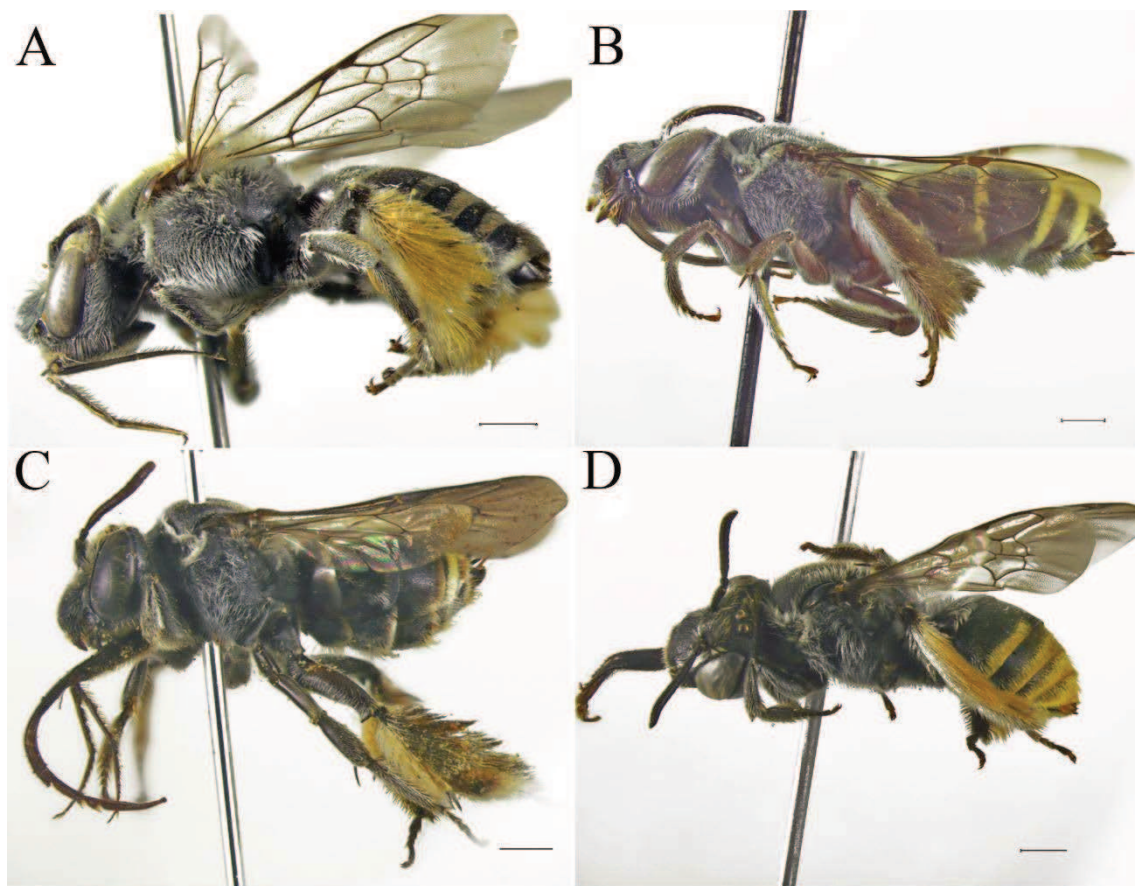


Figura II 1. Hembras, grupo *A. ursinus*, vista lateral. **A.** *A. bonariensis* Brèthes. **B.** *A. holmbergi* sp. n. **C.** *A. halictoides* (Holmberg). **D.** *A. mesopotamica* (Holmberg). Escala = 0,1 mm. Imágenes obtenidas con Lupa.

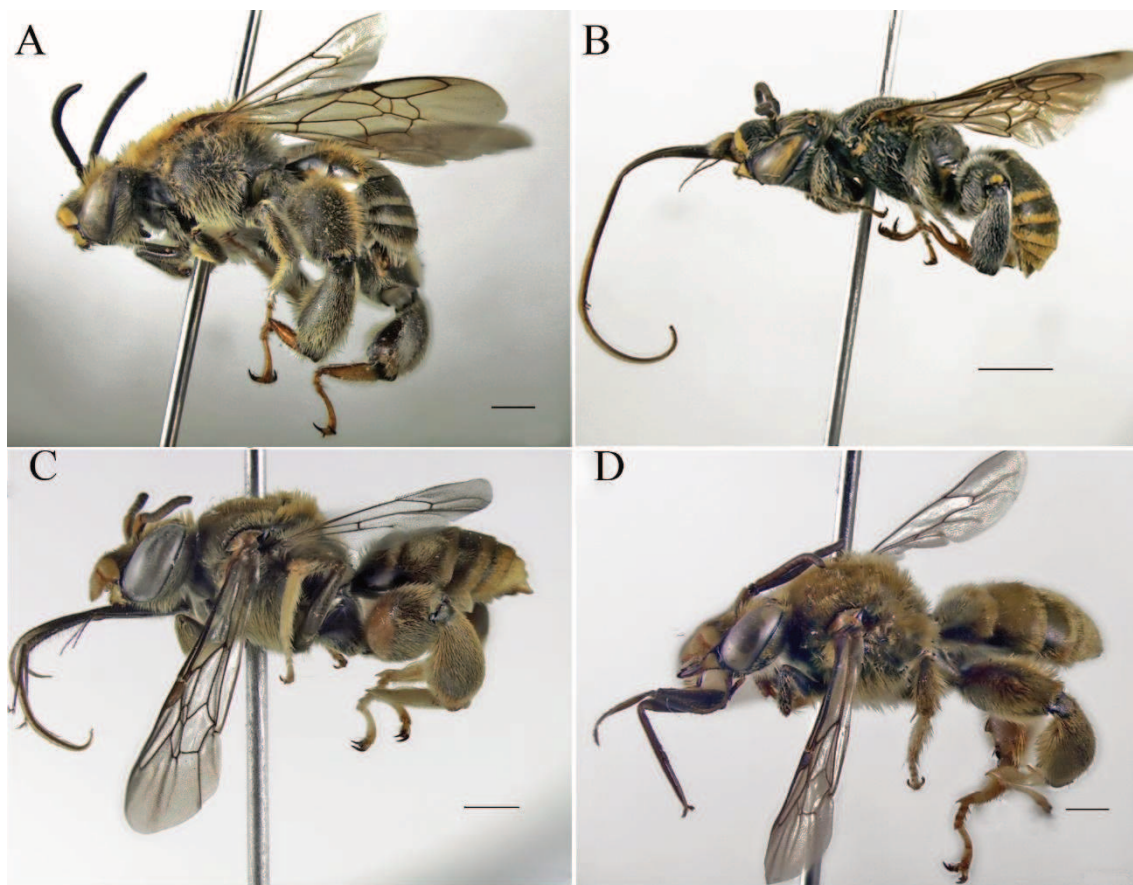


Figura II 2. Machos, especies del grupo *A. ursinus* vista lateral. **A.** *A. bonariensis* Brèthes. **B.** *A. halictoides* (Holmberg). **C.** *A. holmbergi* sp. n. **D.** *A. mesopotamica* (Holmberg). Escala = A, C y D, 0,1 mm; B, 0,2 mm. Imágenes obtenidas con Lupa.

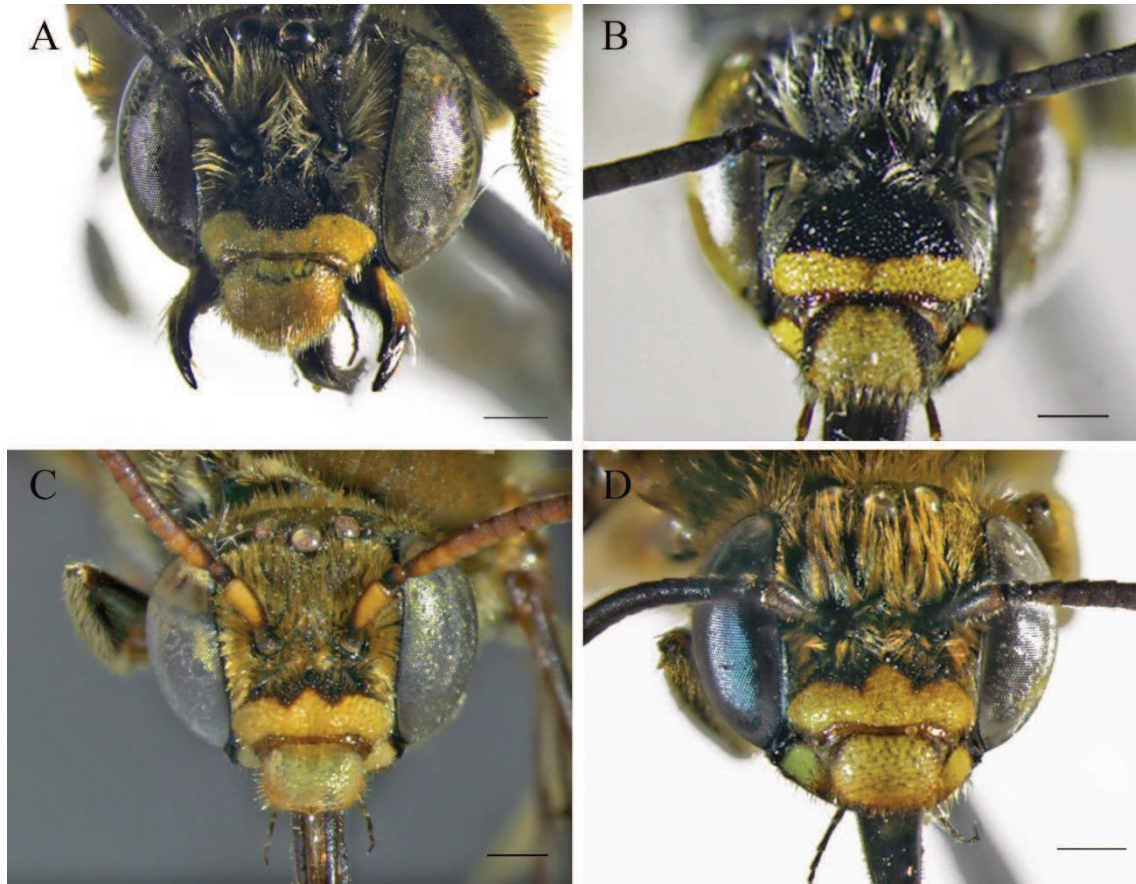


Figura II 3. Machos, especies del grupo *A. ursinus*, cabeza, vista frontal. **A.** *A. bonariensis* Brèthes. **B.** *A. halictoides* (Holmberg). **C.** *A. holmbergi* sp. n. **D.** *A. mesopotamica* (Holmberg). Escala = 0,5 mm. Imágenes obtenidas con Lupa.

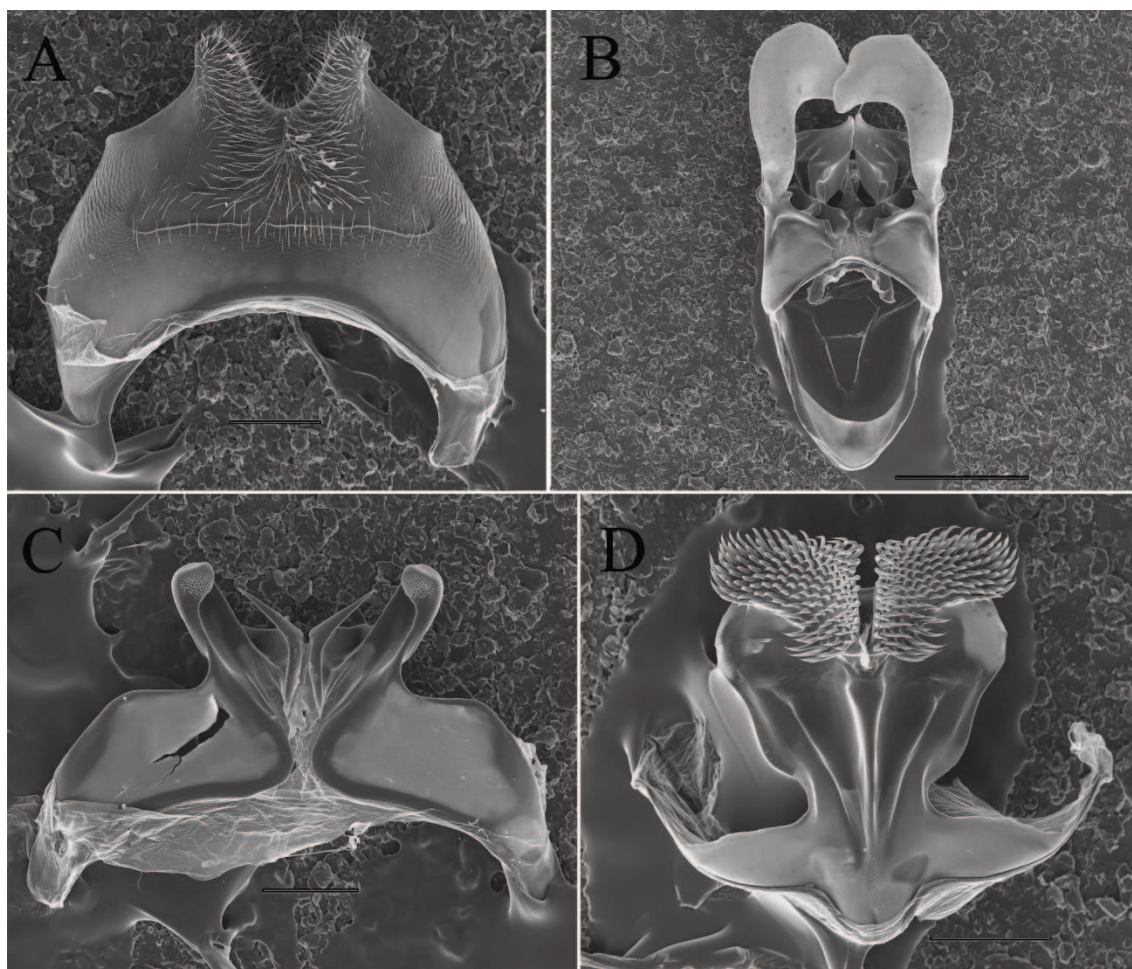


Figura II 4. *Ancyloscelis holmbergi* sp. n., macho. **A.** S6, vista ventral. **B.** cápsula genital, vista ventral. **C.** S7, vista ventral. **D.** S8, vista ventral. Escala = A, C, y D, 0.2 mm; B, 0.5 mm. Imágenes obtenidas con microscopio electrónico de barrido.

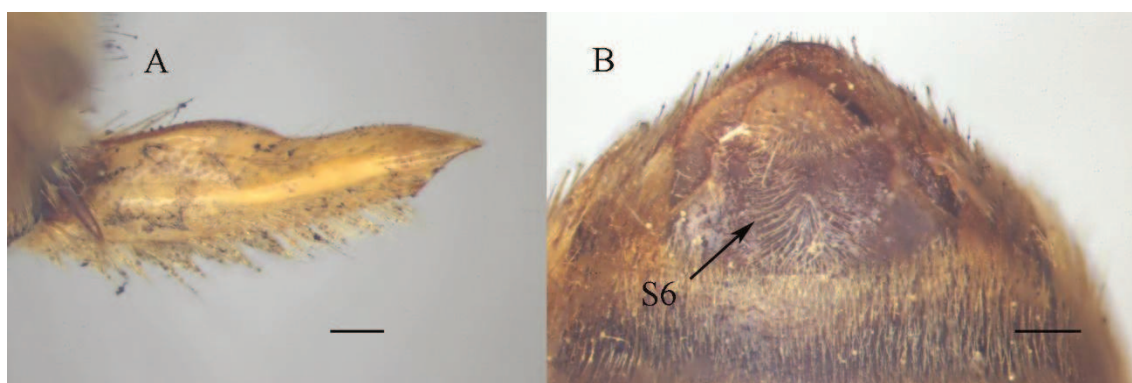


Figura II 5. *Ancyloscelis ursinus*, holotipo (NHMUK 10265363). **A.** basitarso posterior derecho, vista lateral. **B.** vista ventral del ápice del metasoma. (Fotografías, atención de David Notton, Natural History Museum, London). Escala = 0,2 mm. Imágenes obtenidas con Lupa.

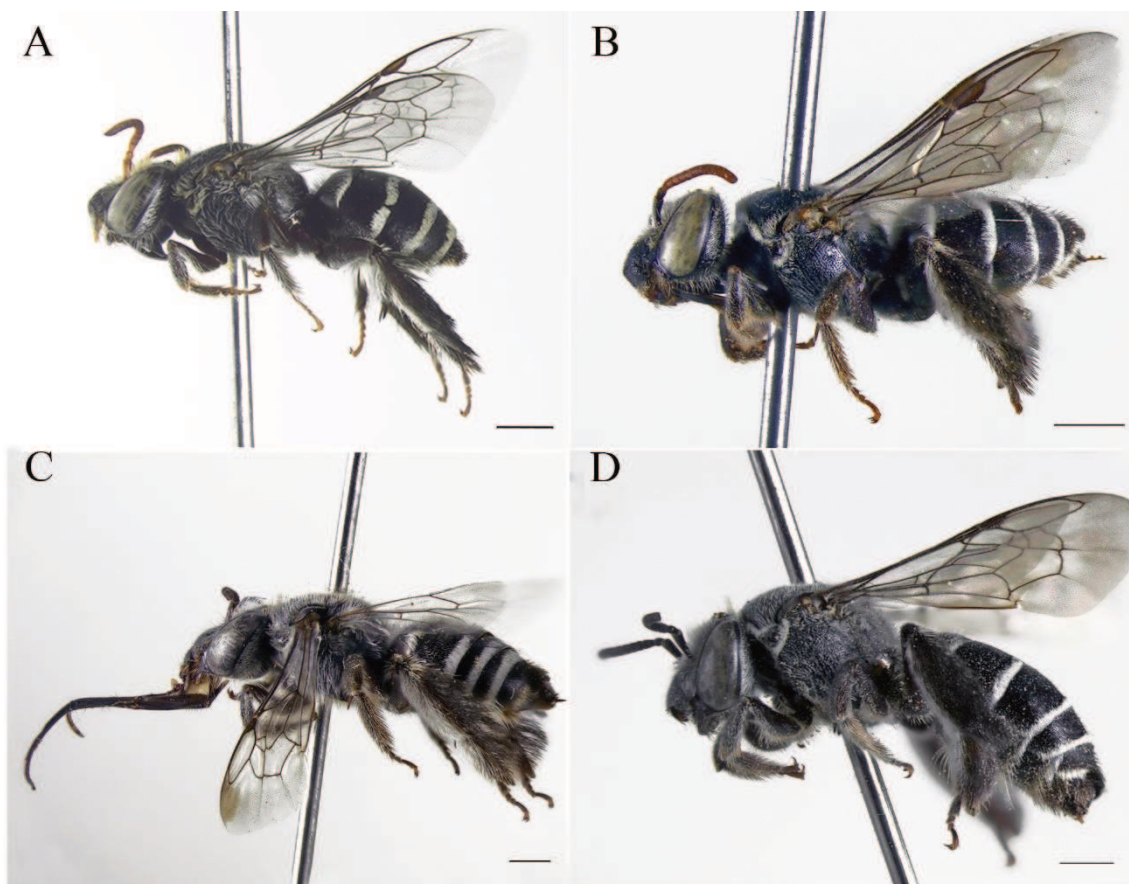


Figura II 6. Hembras, especies del grupo *A. apiformis*, vista lateral. **A.** *A. apiformis* (Fabricius). **B.** *A. nigricornis* Rodríguez & Roig-Alsina. **C.** *A. romeroi* (Holmberg). **D.** *A. saltensis* Rodríguez & Roig-Alsina. Escala = 0,1 mm. Imágenes obtenidas con Lupa.

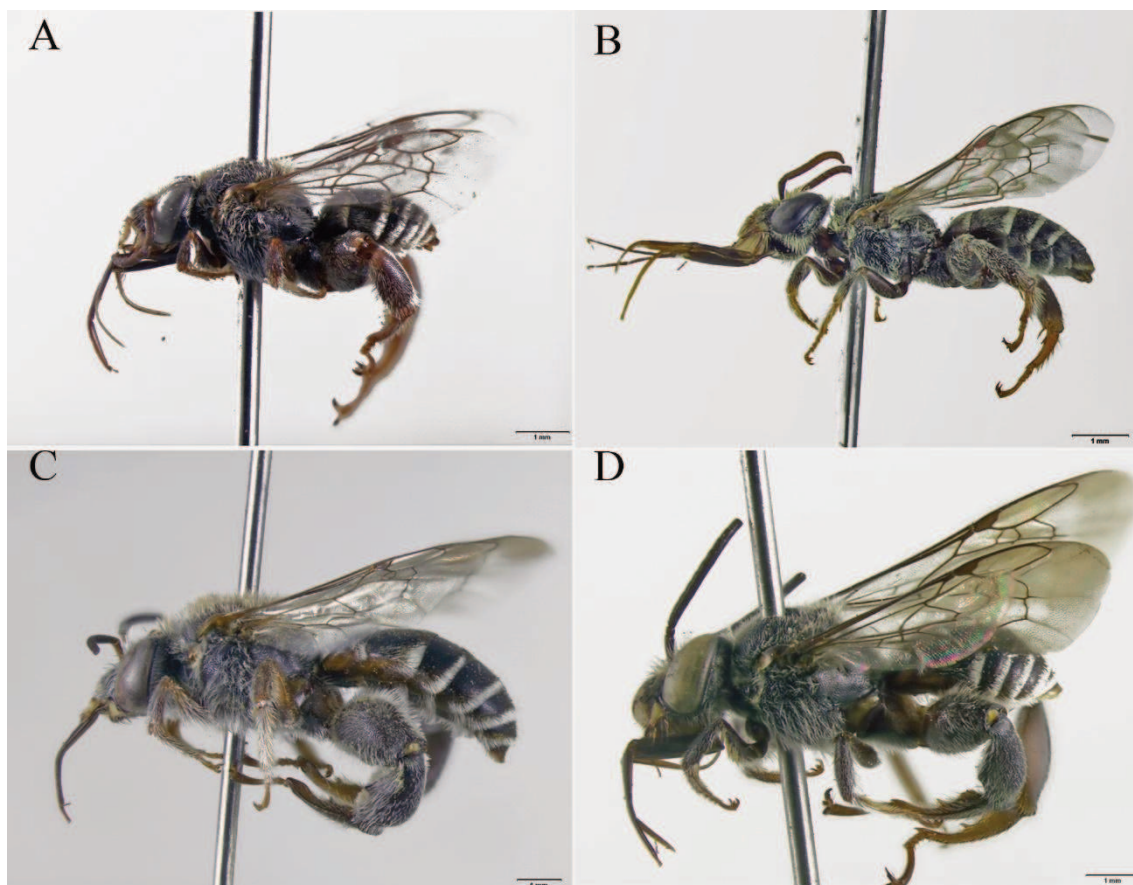


Figura II 7. Machos, *A. apiformis* especies del grupo apiformis, vista lateral. **A.** *A. apiformis* (Fabricius). **B.** *A. nigricornis* Rodríguez & Roig-Alsina. **C.** *A. romeroi* (Holmberg). **D.** *A. saltensis* Rodríguez & Roig-Alsina. Escala = 0,1 mm. Imágenes obtenidas con Lupa.

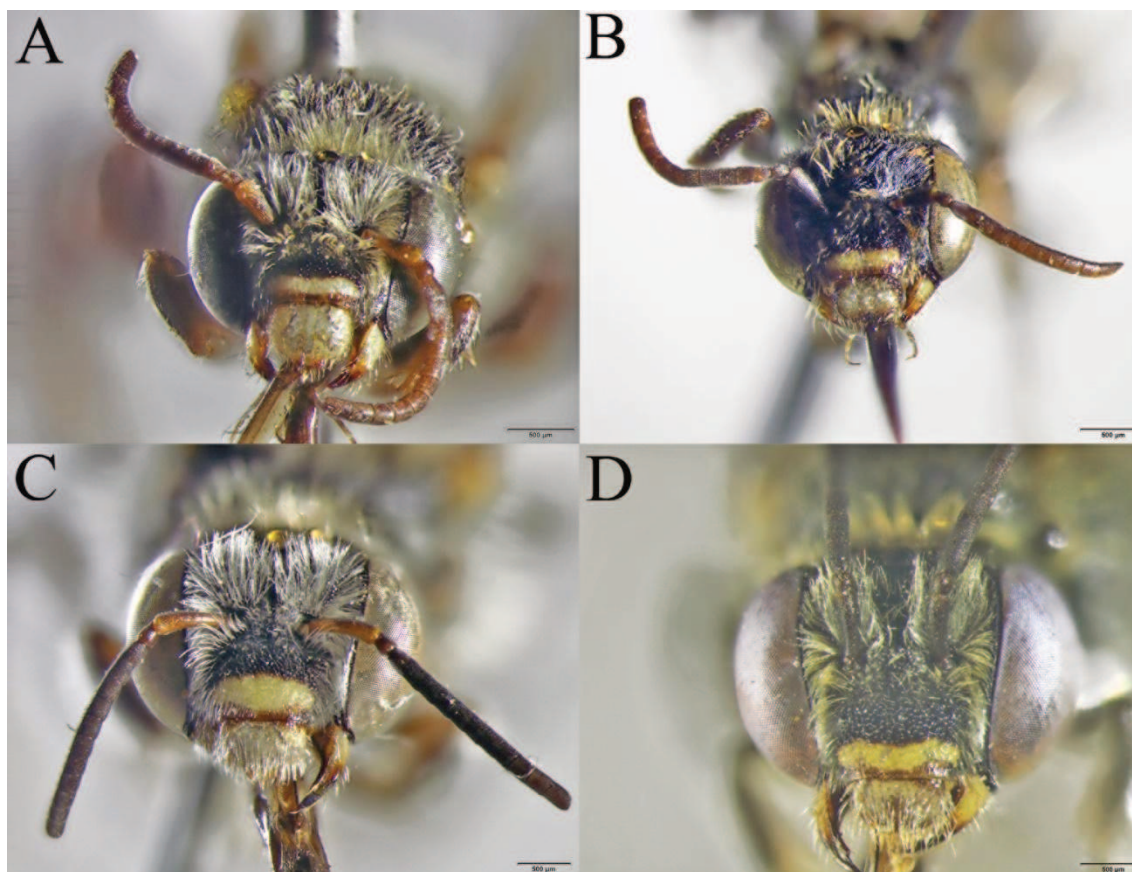


Figura II 8. Machos, especies del grupo *A. apiformis*, cabeza, vista frontal. **A.** *A. apiformis* (Fabricius). **B.** *A. nigricornis* Rodríguez & Roig-Alsina. **C.** *A. romeroi* (Holmberg). **D.** *A. saltenis* Rodríguez & Roig-Alsina. Escala = 0,5 mm. Imágenes obtenidas con Lupa.

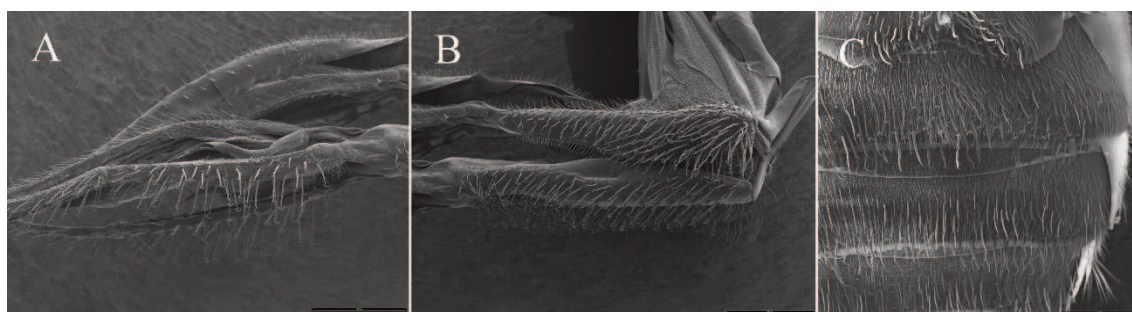


Figura II 9. A–B, Piezas bucales de *A. bonariensis*. **A.** Setas en forma de gancho en los palpos labiales. **B.** Setas en forma de gancho en el prementum y estipes. **C.** Esterno metasomal S1–S4 de *A. bonariensis* mostrando las setas modificadas. Escala= 0,5 mm. Imágenes obtenidas con microscopio electrónico de barrido.

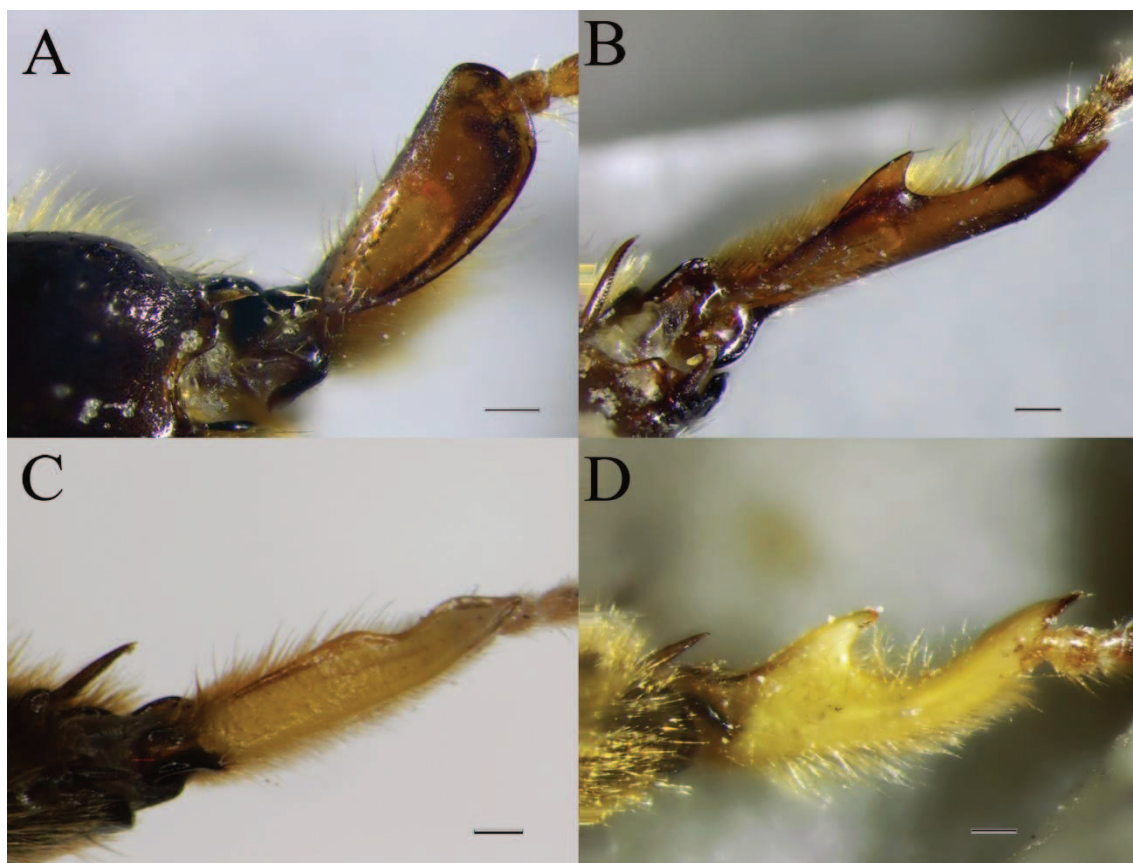


Figura II 10. Machos, especies del grupo *A. ursinus*, basitarso posterior, vista ventral. **A.** *A. bonariensis* Brèthes. **B.** *A. halictoides* (Holmberg). **C.** *A. holmbergi* sp. n. **D.** *A. mesopotamica* (Holmberg). Escala = 0,2 mm. Imágenes obtenidas con Lupa.

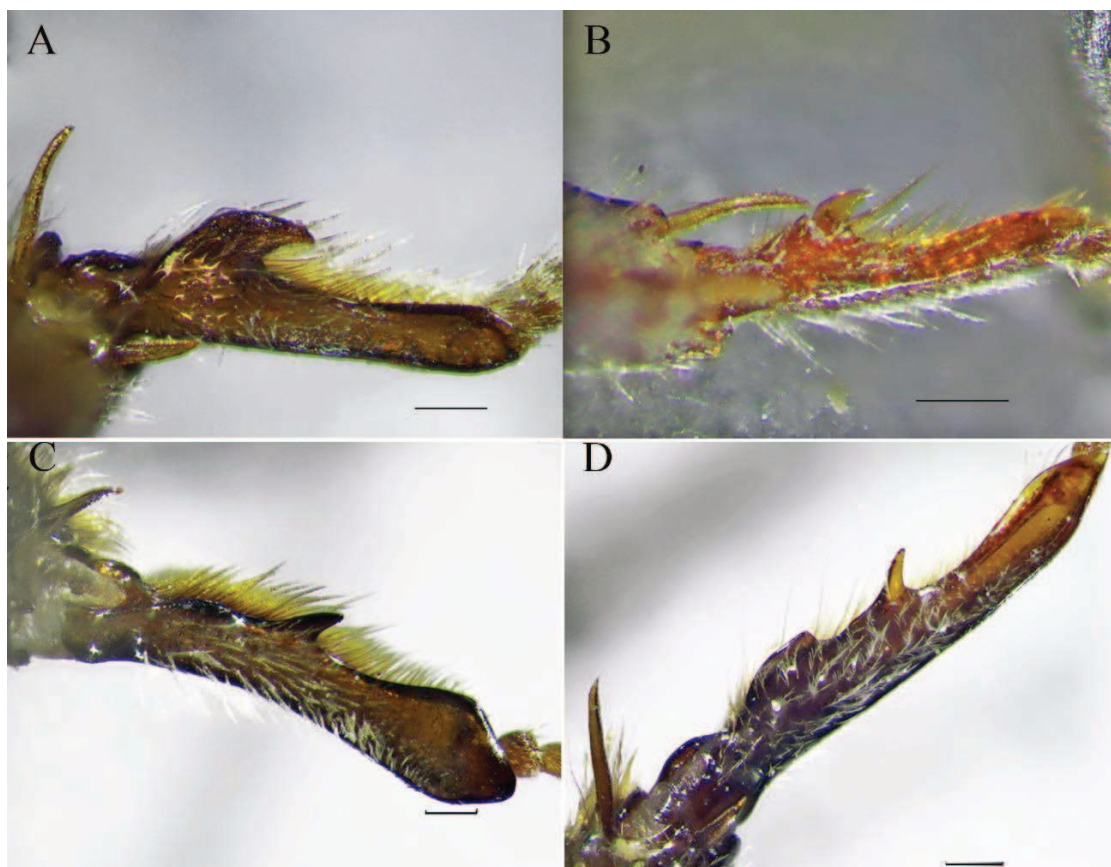


Figura II 11. Machos, especies del grupo *A. apiformis*, basitarso posterior, vista ventral. **A.** *A. apiformis* (Fabricius). **B.** *A. nigricornis* Rodríguez & Roig-Alsina. **C.** *A. romeroi* (Holmberg). **D.** *A. saltensis* Rodríguez & Roig-Alsina. Escala = 0,2 mm. Imágenes obtenidas con Lupa.

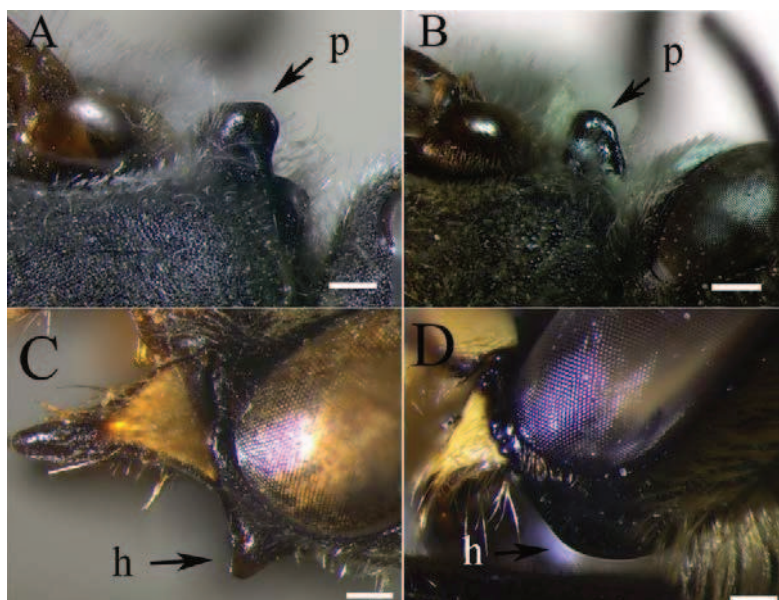


Figura II 12. A–B, vista dorsal del lóbulo pronotal de la hembra (p, lóbulo pronotal). **A.** *A. bonariensis* Brèthes. **B.** *A. mesopotamica* (Holmberg). **C–D.** vista lateral del macho mostrando la carena hipostomal (h). **C.** *A. halictoides* (Holmberg). **D.** *A. bonariensis* Brèthes. Escala = 0,2 mm. Imágenes obtenidas con Lupa.

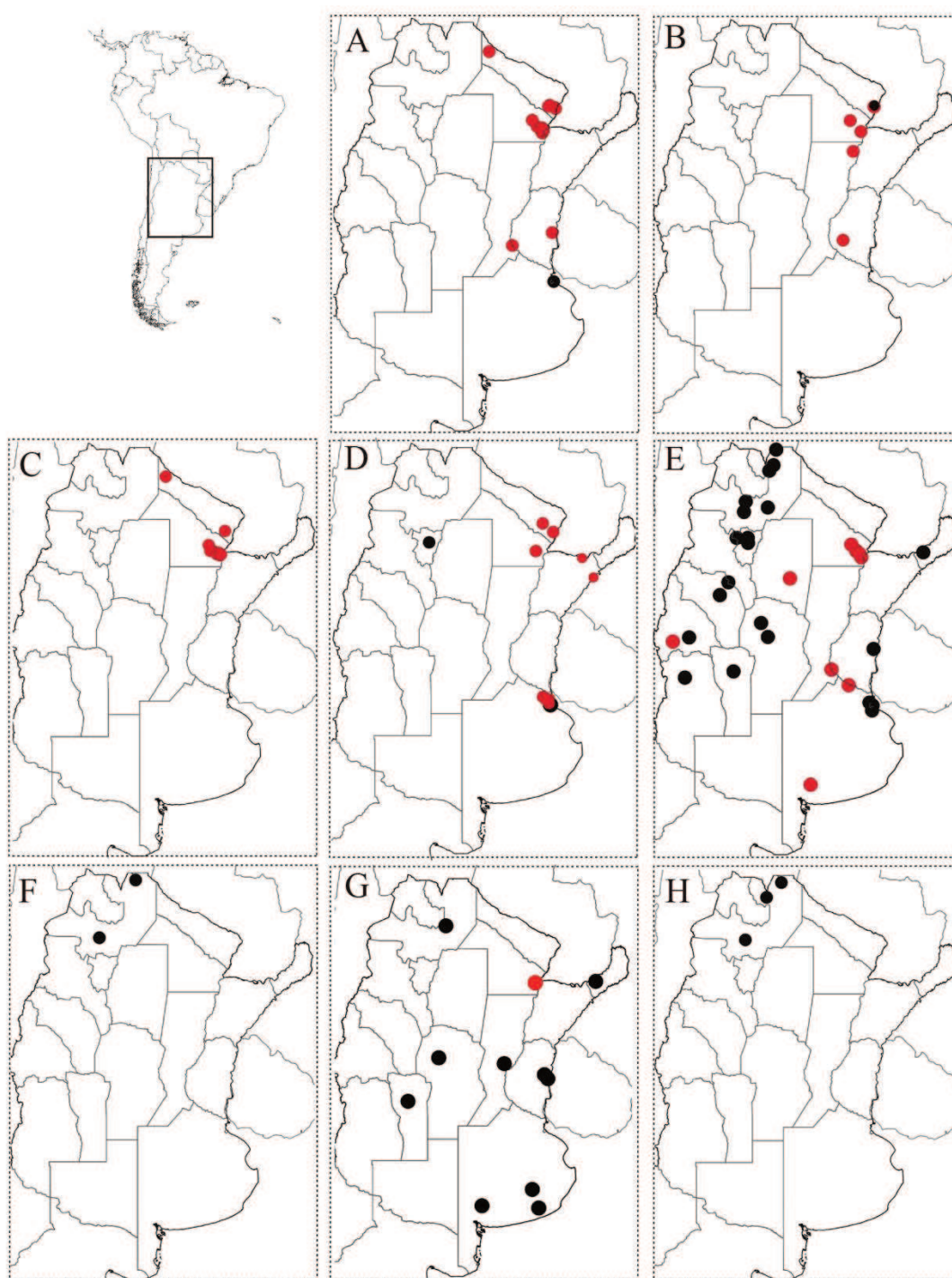


Figura II 13. A-H, Mapa de distribución de las especies de *Ancyloscelis* en Argentina. A. *A. bonariensis*. B. *A. halictoides*. C. *A. holmbergi*. D. *A. mesopotamica*. E. *A. apiformis*. F. *A. nigricornis*. G. *A. romeroi*. H. *A. saltensis*. Puntos negros, registros de la literatura; puntos rojos, nuevos registros.

6.4. Bibliografia

- Alfken, J. D. (1930). Wissenschaftliche Ergebnisse Der Schwedischen Entomologischen Reisen Des Herrn Dr. A. Roman 1914-15 und 1923-24 in Amazonas. *Arkiv For Zoologi*, 21(28), 1–16.
- Alves-dos-Santos, I. (1999a). Aspectos morfológicos y comportamentais dos machos de *Ancyloscelis* Latreille (Anthophoridae, Apoidea). *Revista Brasileira de Zoologia*, 16 (Supl 2), 37–43.
- Alves-dos-Santos, I. (1999b). Abelhas e plantas melíferas da mata atlântica, restinga e dunas do litoral norte do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 43(3/4), 191–223.
- Alves-dos-Santos, I. (2003). Adaptations of bee proboscides for collecting pollen from Pontederiaceae flowers. In G.A.R. Melo & I. Alves-dos-Santos (Eds.), *Apoidea neotropica: Homenagem aos 90 anos de Jesus santiago Moure*. (pp. 257–263.) Editora UNESC.
- Alves-dos-Santos, I., & Wittmann, D. (1999). The proboscis of the long-tongued *Ancyloscelis* bees (Anthophoridae/Apoidea), with remarks on flower visits and pollen collecting with the mouthparts. *Journal of the Kansas Entomological society*, 72, 277–288.
- Alves-dos-Santos, I., & Wittmann, D. (2000). Legitimate pollination of the tristylous flowers of *Eichhornia azurea* (Pontederiaceae) by *Ancyloscelis gigas* bees (Anthophoridae, Apoidea). *Plant Systematics and Evolution*, 223(3–4), 127–137.
- Alves dos Santos, I. (2000). *Ancyloscelis gigas* Friese (Emphorini, Apoidea) in southeastern Brazil and the importance of aquatic plants to bee diversity. *Biogeographica*, 76(4), 179–184.
- Araujo, L. S., Medina, A. M., & Gimenes, M. (2018). Pollination efficiency on *Ipomoea bahiensis* (Convolvulaceae): morphological and behavioural aspects of floral visitors. *Iheringia, Série Zoologia*, 108, 1–5.
- Barrett, S. C. H. (1977). Tristyly in *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms (water hyacinth). *Biotropica*, 9(4), 230–238.
- Brèthes, J. (1909). Hymenoptera Paraguayensis. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, 19, 225–266.
- Brèthes, J. (1910). Himenópteros argentinos. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, 20, 205–316.
- Bullock, S. H., Ayala, R., Rodríguez González, G., Palacios Chávez, R., Ramos Zamora, D., Quiroz García, D. I., & Sánchez, M. (1991). Nest provision and pollen foraging in three

- Mexican species of solitary bees (Hymenoptera, Apoidea). *Pan-Pacific Entomologist*, 67(3), 171–176.
- Cerceau, I., Siriani-Oliveira, S., Dutra, A. L., Oliveira, R., & Schlindwein, C. (2019). The cost of fidelity: foraging oligolectic bees gather huge amounts of pollen in a highly specialized cactus—pollinator association. *Biological Journal of the Linnean Society*, 128(1), 30–43.
- Cockerell, T. D. A. (1918). Descriptions and records of bees. LXXXI. *Annals and Magazine of Natural History*, 2(9), 418–425.
- Cockerell, T. D. A. (1912). Some bees from Guatemala. *Psyche*, 19(3), 105–106.
- Coetzee, J. A., Hill, M.P., Ruiz-Téllez, T., Starfinger, U., & Brunel, S. (2017). Monographs on invasive plants in Europe N° 2: *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. *Botany Letters*, 164(4), 303–326.
- Ducke, A. (1908). Contributions à la connaissance des Hyménoptères des deux Amériques. *Revue d'Entomologie*, 27, 28–55.
- Ducke, A. (1910). Zur Synonymie der neotropischen Apidae. (Hym.). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 1910(4), 362–369.
- Ducke, A. (1912). Die natürlichen Bienengenera Südamerikas. Zoologische Jahrbücher, Abteilung für systematik. *Geographie und Biologie der Tiere*, 34, 51–116.
- Fabricius, J. C. (1793). *Entomologia systematica emendata et aucta, secundum classes, ordines, genera, species, adjectis synonymis, locis, observationibus, descriptionibus* (Vol. 2, pp. 1–519). Hafniae: Christian Gottlieb Proft.
- Friese, H. (1904). Neue Arten der Bienengattung *Ancyloscelis* Latr. 1825 (Hym.). *Zeitschrift für systematische Hymenopterologie und Dipterologie*, 4, 20–24.
- Friese, H. (1906). Resultate einer Reise des Herrn A. C. Jensen-Haarup in die Gegend von Mendoza (Argentina). *Flora Fauna*, 8(3), 89–102.
- Friese, H. (1908). Die Apidae (Blumenwespen) von Argentina nach den Reisenergebnissen der Herren AC Jensen-Haarup und P. Jörgensen in den Jahren 1904–1907. Verlag. *Flora Og Fauna*.
- Galvani, G. L., González, A., Roig-Alsina, A. H., & Settembrini, B. P. (2012). Distribution and morphometric studies of flagellar sensilla in Emphorini bees (Hymenoptera, Apoidea). *Micron*, 43(5), 673–687.
- Gumbert, A., & Kunze, J. (1999). Inflorescence Geight Affects Visitation Behavior of Bees—A Case Study of an Aquatic Plant Community in Bolivia. *Biotropica*, 31(3), 466–477.
- Haliday, A. H. (1836). Descriptions, etc. of the Hymenoptera. *Transactions of the Linnean society of London*, 17, 316–331.
- Holmberg, E. L. (1903). Delectus Hymenopterologicus Argentinus. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, 9, 377–517.

- Latreille, P. A. (1829). Les Insectes. In G. C. L. D. Cuvier (Ed.), *Le Règne Animal*. (Vol. 5, 2nd ed., pp. 1–556). Chez Déterville.
- Leme da Cunha, N., Fischer, E., Lorenz-Lemke, A. P., & Barrett, S. C. H. (2014). Floral variation and environmental heterogeneity in a tristylous clonal aquatic of the Pantanal wetlands of Brazil. *Annals of Botany*, 114(8), 1637–1649.
- Linsley, E. G., MacSwain, J. W., & Michener, C. D. (1980). Nesting biology and associates of *Melitoma* (Hymenoptera, Anthophoridae). *University of California Publications in Entomology*, 90, 1–45.
- Lutz, F. E., & Cockerell, T. D. A. (1920). Notes on the distribution and bibliography of North American bees of the families Apidae, Meliponidae, Bombidae, Euglossidae, and Anthophoridae. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 42, 491–641.
- Martínez-Adriano, C. A., Romero-Méndez, U., Flores, J., Jurado, E., & Estrada-Castillón, E. (2015). Floral visitors of *Astrophytum myriostigma* in La Sierra El Sarnoso, Durango, México. *The southwestern Naturalist*, 60(2–3), 158–165.
- Michener, C. D. (1942). Taxonomic observations on bees with descriptions of new genera and species (Hymenoptera; Apoidea). *Journal of the New York Entomological society*, 50(3), 273–282.
- Michener, C. D. (1954). Bees of Panama. *Bulletin American of Natural History*, 104, 1–176.
- Michener, C. D. (1974). Further notes on nests of *Ancyloscelis* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological society*, 47(1), 19–22.
- Michener, Charles D. (2007). *The bees of the world* (2nd ed.). Johns Hopkins University Press.
- Michener, C. D., & Moure, J. S. (1957). A study of the classification of the more primitive non-parasitic anthophorine bees (Hymenoptera, Apoidea). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 112(5), 395–452.
- Moure, J. S., & Melo, G. A. R. (2007). Emphorini. In J. S. Moure, D. Urban, & G. A. R. Melo (Eds.), *Catalogue of bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region* (pp. 142–147). Sociedade Brasileira de Entomologia.
- Sabino, W.O., Da Silva, C. I., & Alves-dos-Santos, I. (2017) Mating system and sleeping behaviour of the male and female *Centris (Paracentris) burgdorfi* Friese (Apidae, Centridini). *Journal of Insect Behavior*, 30(1), 103–118
- Pick, R. A., & Schlindwein, C. (2011). Pollen partitioning of three species of Convolvulaceae among oligolectic bees in the Caatinga of Brazil. *Plant systematics and Evolution*, 293(1–4), 147–159.
- Rodríguez, M., & Roig Alsina, A. (2004). Especies de *Ancyloscelis* Latreille del sur de Sudamérica (Hymenoptera, Apidae) con aparato bucal no modificado: nuevas especies y

- notas sinonímicas. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, Nueva Serie, 6(2), 351–361.
- Roig-Alsina, A. (1999). Sinopsis genérica de la tribu Emphorini, con la descripción de tres nuevos géneros (Hymenoptera, Apidae). *Physis*, 56(130-131), 17–25.
- Rozen, J. G. (1984). Comparative nesting biology of the bee tribe Exomalopsini (Apoidea, Anthophoridae). *American Museum novitates*, 2798, 1-37
- Sandhouse, G. A. (1943). The type species of the genera and subgenera of bees. *Proceedings of the United States National Museum*, 92(3156), 519–619.
- Santos, S. K., & Gimenes, M. (2016). The efficiency of bees in pollinating ephemeral flowers of *Jacquemontia bracteosa* (Convolvulaceae). *Iheringia. série Zoologia*, 106, 1–6, e2016025.
- Schlindwein, C., & Medeiros, P. C. (2006). Polinización en *Turnera subulata* (Turneraceae): Unilateral reproductive dependence of the narrowly oligolectic bee *Protomeliturga turnerae* (Hymenoptera, Andrenidae). *Flora*, 201(3), 178–188.
- Schlindwein, C. (2004). Are oligolectic bees always the most effective pollinators?. In B. M. Freitas & J. O. P. Pereira (Eds.), *solitary bees: conservation, rearing and management for pollination* (pp. 231–240.). Imprensa Universitária.
- Schlindwein, C., & Wittmann, D. (1995). Specialized solitary bees as effective pollinators of South Brazilian species of *Notocactus* and *Gymnocalycium* (Cactaceae). *Bradleya*, 1995(13), 25–34.
- Schrottky, C. (1913). La distribución geográfica de los himenópteros argentinos. *Anales de la sociedad Científica Argentina*, 75, 225–286.
- Schrottky, C. (1920). Himenópteros nuevos o poco conocidos sudamericanos. *Revista do Museu Paulista*, 12, 179–227.
- Smith, F. (1854). *Catalogue of hymenopterous insects in the collection of the British Museum*. Part 2. British Museum.
- Steiner, J., Zillikens, A., Kamke, R., Feja, E. P., & Falkenberg, D. B. (2010). Bees and melittophilous plants of secondary Atlantic Forest habitats at Santa Catarina Island, southern Brazil. *Oecologia Australis*, 14(1), 16–39.
- Strand, E. (1909). Beitrag zur Bienenfauna von Paraguay (Hym.). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 1909(2), 227–235.
- Strand, E. (1910). Beitrage zur Kenntnis der Hymenopterenfauna von Paraguay. *Zoologischer Jahrbuch, Abteilung für Systematik*, 29, 455-562.
- Téllez, T. R., López, E., Granado, G., Pérez, E., López, R., & Guzmán, J. (2008). The Water Hyacinth, *Eichhornia crassipes*: An invasive plant in the Guadiana River Basin (Spain). *Aquatic Invasions*, 3(1), 42–53.

- Torchio, P. F. (1974). Notes on the biology of *Ancyloscelis armata* Smith and comparisons with other anthophorine bees (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 47(1), 54–63.
- Vachal, J. (1904). Voyage de MGA Baer au Tucuman (Argentine). Hymenoptera Mellifera (Familia unica: Apidae). *Revue d'Entomologie*, 23, 9-26.
- Vachal, J. (1909a). Sur le genre *Melitoma* S. F. et Serv. et sur les genres voisins de la sous- famille Anthophorinae [Hym.]. *Annales de la société Entomologique de France*, 78, 5–14.
- Vachal, J. (1909b). Espèces nouvelles ou litigieuses d'Apidae du haut bassin du Parana et des régions contiguës et délimitation d' une nouvelle sous-famille Diphaglossinae (Hym.). *Revue d'Entomologie*, 28, 5–72.

Capítulo III: Relaciones filogenéticas dentro del género *Ancyloscelis*

7.1. *Introducción*

La sistemática filogenética es una disciplina cuyo propósito radica en descubrir las relaciones de parentesco entre los organismos y establecer clasificaciones que reflejen fielmente estas conexiones. Aunque existen diversas formas de clasificación, el enfoque principal se centra en generar clasificaciones naturales. Estas clasificaciones tienen como objetivo agrupar organismos que comparten ancestros comunes (Sota, 1967; Platnick & Cameron, 1977; Goloboff, 1998; Lanteri & Cigliano, 2006). Para lograrlo, los sistemáticos filogenéticos, también conocidos como cladistas, emplean dos elementos fundamentales: los organismos y los caracteres. Los caracteres son atributos de los organismos, (morfológico, molecular, etológico, ecológico, biogeográfico, etc.) que podemos observar en un organismo, cuyas diferentes manifestaciones se denominan estados. Mediante el análisis de estos atributos, se obtiene un patrón de relaciones entre los distintos organismos (Brooks & McLennan, 1991; Morrone, 2000; Lanteri & Cigliano, 2006; Morrone, 2013).

La Cladística o Sistemática Filogenética (Hennig, 1968) construye filogenias a partir de caracteres que presentan estados derivados (novedades evolutivas= apomorfías) y que son compartidos por dos o más taxones (sinapomorfías). De este modo se establecen agrupamientos de carácter monofilético (incluyendo a todos los descendientes de un mismo ancestro), para que la clasificación represente las relaciones genealógicas entre los organismos. Así, se establecen hipótesis de parentesco que se pueden contrastar mediante el estudio de los caracteres sinapomórficos, utilizándose como criterio de elección (optimalidad) el de máxima parsimonia (Brooks & McLennan, 1991; Goloboff, 1998; Lanteri & Cigliano, 2006; Morrone, 2013).

Uno de los problemas principales es que un estado derivado puede aparecer en paralelo en taxones alejados (convergencia) o que se pierdan estados derivados en algunos grupos (reversiones a un estado plesiomórfico). Como resultado, un conjunto de caracteres puede generar conflictos y sugerir diferentes relaciones de parentesco entre las especies. Esto significa que puede haber varias hipótesis posibles sobre cómo están relacionados los diferentes taxones (grupos de organismos) en función de los caracteres analizados (Brooks & McLennan, 1991; Goloboff, 1998). Para resolver esta incertidumbre, los científicos utilizan el criterio de máxima parsimonia como un método para seleccionar la mejor hipótesis filogenética. La parsimonia implica que la mejor explicación es aquella que requiere la menor cantidad de cambios evolutivos para explicar las relaciones entre los taxones estudiados. En otras palabras, se busca la hipótesis que minimiza la cantidad de cambios en los caracteres a lo largo de la evolución (Brooks & McLennan, 1991; Goloboff, 1998; Morrone, 2000; Morrone, 2013).

La máxima parsimonia representa solo uno de los enfoques empleados en el campo de la filogenia, donde se exploran diversas metodologías para inferir las relaciones evolutivas entre las especies. Con el avance de la sistemática molecular, han surgido métodos más complejos que ofrecen alternativas valiosas a la parsimonia. Entre estos métodos, se destacan en particular los enfoques probabilísticos, que han ganado relevancia. La verosimilitud máxima y la inferencia bayesiana son dos de estos métodos que se han propuesto y aplicado con éxito. Estos enfoques no solo incorporan información filogenética, sino que también tienen en cuenta la probabilidad de los datos observados bajo distintos modelos evolutivos (Morrone, 2013). En última instancia, el objetivo es construir árboles filogenéticos que representen la historia evolutiva más probable de los organismos en estudio, pero la naturaleza compleja de la evolución y la variabilidad de los caracteres hacen que este proceso sea desafiante y sujeto a diferentes interpretaciones y debates científicos.

Las filogenias se representan por cladogramas, diagramas en forma de árbol. Un árbol se compone de varias partes: un punto de ramificación, o nodo, a veces resaltado con un círculo, que representa un evento de especiación individual; una rama, la línea que conecta un punto de ramificación con un taxón terminal y un internodo, la línea que conecta dos eventos de especiación, que representa una especie ancestral. El internodo situado en la parte inferior del árbol recibe el nombre especial de raíz. Una clasificación natural solo tiene grupos monofiléticos y por lo tanto es coherente con las relaciones filogenéticas (evolutivas) de los organismos (Brooks & McLennan, 1991; Goloboff, 1998). Cabe destacar que un cladograma es una hipótesis de trabajo, ya que nunca se obtiene un cladograma que refleje la “verdadera filogenia” de los organismos.

Para elaborar las hipótesis es necesario generar una matriz de caracteres y taxones terminales. En el presente análisis se incluyeron caracteres morfológicos. La metodología aplicada es descrita en detalle por Kitching (1998). Para realizar el análisis filogenético se seleccionaron terminales que actuaron como grupo externo (*outgroup*) y grupo interno (*ingroup*). Un grupo externo es cualquier grupo utilizado con fines comparativos en un análisis filogenético. Dado que los grupos externos se utilizan para evaluar la secuencia evolutiva de aparición de caracteres homólogos de forma independiente, la elección del grupo está restringida a la regla de que no puede contener miembros que formen parte del grupo de estudio. Debido a que la genealogía es tan importante en la evolución, por lo general el grupo externo más importante en cualquier estudio es el grupo hermano de los taxones que se investigan (Brooks & McLennan, 1991). Por este criterio los grupos externos fueron elegidos en base a la cercanía filogenética y orientaron el sentido de las transformaciones en el árbol. La elección del grupo interno está restringida sólo por la regla de que debe contener más de dos especies porque es imposible determinar las relaciones filogenéticas para solo dos taxones (Brooks & McLennan, 1991). Los grupos internos constituyen el grupo de

interés. Luego de construida la matriz de caracteres, se realizaron búsquedas para encontrar el árbol óptimo según el criterio elegido. Existen diversas estrategias y algoritmos de búsqueda, detallados por Goloboff (2002), y diferentes criterios a la hora de considerar los caracteres (Goloboff, et al., 2003).

Hasta el momento, no existen estudios específicos sobre la filogenia del género *Ancyloscelis*. No obstante, se pueden citar dos investigaciones relevantes realizadas sobre la tribu Emphorini. Sipes & Wolf (2001) así como Sipes & Tepedino (2005) llevaron a cabo investigaciones centradas en las especies norteamericanas del género *Diadasia* (Emphorini). En estos trabajos, se analizaron los patrones de especificidad de las abejas, así como el uso de plantas como fuente de polen, adoptando una perspectiva filogenética. Cabe señalar que, hasta el momento, los estudios sobre *Ancyloscelis* se han centrado principalmente en aspectos taxonómicos. Rodríguez & Roig Alsina (2004) describieron una nueva especie de *Ancyloscelis* y realizaron la sinonimia para las especies de *Ancyloscelis* con aparato bucal no modificado. Más recientemente, Schaller & Roig Alsina (2021) llevaron a cabo una revisión taxonómica exhaustiva de todas las especies argentinas.

A pesar de la falta de investigaciones filogenéticas específicas sobre *Ancyloscelis*, el género ofrece una excelente oportunidad para examinar la evolución de los cambios de huésped mediante el uso de análisis filogenéticos. Esto está detallado en el capítulo V. Teniendo en cuenta estas consideraciones el objetivo de este capítulo es obtener una hipótesis filogenética de las relaciones entre especies del género *Ancyloscelis*, sobre la base de caracteres morfológicos.

7.2. *Materiales y métodos*

7.2.1. *Estudios anatómicos*

En el primer capítulo, se detallan los sitios de muestreo y las colecciones de las cuales se seleccionaron 16 ejemplares de las 19 especies de *Ancyloscelis*. En el caso de las tres especies designadas para el grupo externo, se utilizaron ejemplares almacenados en la colección del Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN).

La observación de estructuras se realizó utilizando una lupa Olympus SZX16 y un microscopio óptico Lancet y las mediciones se tomaron con el programa CellSens. Muchos de los ejemplares estudiados estaban en seco, montados en alfileres entomológicos y se utilizaron pinzas de punta fina y pinceles para limpiar el material o remover pelos para observar alguna estructura diagnóstica. Se realizaron numerosas disecciones para observar correctamente piezas que suelen ser diagnósticas en las abejas, como algunos esternos y la cápsula genital del macho. Para realizar las disecciones primero se ablandaron los ejemplares en cámara húmeda durante 24-48 hs. La cámara húmeda consta de un recipiente de vidrio cerrado, con un fondo de arena humedecida en agua y fenol como antifúngico. Las estructuras fueron extraídas cuidadosamente, enjuagadas con alcohol 70%, luego con alcohol 96% para quitar el excedente de agua de las piezas, y luego colocadas en una placa de cultivo de 24 celdas con glicerina, desde donde pueden ser correctamente observadas. Las piezas de cada ejemplar diseccionado fueron ubicadas en una celda determinada, y debidamente rotuladas para luego asociarlas al espécimen de procedencia. En el caso de la disección de los órganos genitales de los machos, se retiraron los tergos 7 y 8 junto con la cápsula genital, colocando ambas estructuras en una solución de hidróxido de potasio 10% a temperatura ambiente por 24 hs, para que los músculos adosados a las piezas cuticulares se hidrolicen. Las piezas luego fueron bien enjuagadas en una solución de ácido acético 10% para neutralizar, luego con alcohol 70%, alcohol 96%, y colocadas en celdas con glicerina. En algunos casos fue necesario observar piezas bajo microscopio, para más detalle.

Las imágenes de microscopio electrónico fueron realizadas con un equipo Philips XL 30 perteneciente al Servicio de Microscopía Electrónica de Barrido del MACN. Las piezas que fueron fotografiadas recibieron un tratamiento levemente distinto en la disección. Primero fueron lavadas con agua con detergente, para separar granos de polen o cualquier residuo que pudiera tener el ejemplar. Luego se las enjuagó con agua, con alcohol 70%, alcohol 96%, y finalmente con acetona, dejándose secar bien sobre un papel absorbente. Las piezas fueron pegadas con cinta bifaz o una gotita de esmalte para uñas sobre los tacos. Todos los tacos utilizados fueron previamente pintados con pintura conductora de grafito. Finalmente, los preparados fueron

metalizados con una cobertura de oro-paladio para mejorar el contraste, para luego poder obtener las imágenes correspondientes.

El material sobre el cual se realizó el análisis se encuentra depositado en la colección del Museo de Ciencias Naturales, Bernardino Rivadavia, MACN, Capital Federal, Argentina.

7.2.2. Taxones utilizados

Los taxones terminales conforman un total de 19 especies, de las cuales 16 constituyen el grupo interno y tres integran el grupo externo.

7.2.3. Grupo interno

Las especies del género *Ancyloscelis* estudiadas en esta tesis están representadas en los siguientes países: Argentina, Bolivia, Brasil, Costa Rica, Estados Unidos, México, Panamá, Paraguay, Perú, Venezuela.

En el género *Ancyloscelis* se reconocen actualmente 19 especies válidas (Ascher & Pickering, 2020; Schaller & Roig-Alsina, 2021). Sólo *A. melanostoma* Cockerell, 1923, *A. romani* (Alfken, 1930) y *A. sejunctus* Cockerell no se incluyen en el análisis por no tener material disponible. Se listan a continuación las 16 especies incluidas, indicando la procedencia de los ejemplares estudiados. Se estudiaron ejemplares machos y hembras de todas las especies excepto de *A. duckei*, de la que solo se contó con un macho.

Ancyloscelis apiformis (Fabricius, 1793). Argentina

Ancyloscelis bonariensis Brèthes, 1910. Argentina

Ancyloscelis duckei Friese, 1904. Brasil

Ancyloscelis ecuadorius Friese, 1904. Perú

Ancyloscelis frieseana (Ducke, 1908). Brasil

Ancyloscelis globulifera (Cockerell, 1918). Venezuela

Ancyloscelis halictoides (Holmberg, 1903). Argentina

Ancyloscelis hertigi Michener, 1954. Costa Rica

Ancyloscelis holmbergi Schaller, 2021. Argentina

Ancyloscelis mesopotamica (Holmberg, 1903). Argentina

Ancyloscelis nigricornis Rodríguez & Roig-Alsina, 2004. Argentina

Ancyloscelis panamensis Michener, 1954. Panamá

Ancyloscelis romeroi (Holmberg, 1903). Argentina

Ancyloscelis saltensis Rodríguez & Roig-Alsina, 2004. Argentina

Ancyloscelis ursinus Haliday, 1836. Paraguay, Brasil

Ancyloscelis wheeleri (Cockerell, 1912). México

7.2.4. Grupo externo

Como grupo externo se utilizaron especies de los géneros *Leptometriella* y *Diadasina*, pertenecientes a la tribu Emphorini y el género monotípico *Eremapis*. La elección del grupo externo fue realizada teniendo en cuenta los trabajos de Roig Alsina (1994), Sipes & Tepedino (2005) y Freitas et al. (2021) quienes plantean a *Eremapis* como grupo hermano de *Ancyloscelis*.

Leptometriella nigra (Friese, 1910). Argentina

Diadasina distincta (Holmberg, 1903). Argentina

Eremapis parvula Ogloblin, 1956. Argentina

7.2.5. Caracteres utilizados

Se trabajó con caracteres morfológicos y se estudiaron ejemplares femeninos y masculinos para identificar caracteres informativos. La codificación de las estructuras morfológicas se llevó a cabo mediante la observación de ejemplares procedentes de diversos museos, tanto en Argentina como en otros países. Además, se incluyeron ejemplares obtenidos durante viajes de campaña.

Los caracteres multiestado han sido tratados como no ordenados, es decir que no se presupone una dirección en los cambios de un estado a otro, y todos con el mismo peso. En los casos en los que no se conoce información sobre algún carácter, se codificaron como datos faltantes (*missing data*, indicado con ? en la matriz). En los casos de variación de un carácter dentro de un mismo taxón, se consideró como carácter polimórfico, incluyendo los distintos estados observados (i.e., 0 & 1). Muchos de los caracteres y sus respectivos estados se han ilustrado con el fin de facilitar su interpretación.

7.2.6. Análisis de los datos

Toda la información obtenida de los caracteres fue volcada en una matriz de caracteres confeccionada en el programa Mesquite v. 2.75 (Maddison & Maddison, 1997-2011). Una vez obtenida la matriz de caracteres, se llevó a cabo un análisis filogenético siguiendo criterios de parsimonia. Se realizó una búsqueda exacta, a través del método conocido como enumeración implícita, utilizando el programa TNT v.1.1 (Goloboff et al., 2008). Esta búsqueda toma los tres primeros taxa de la matriz y los une formando un árbol no enraizado, luego toma el cuarto y lo agrega a alguno de los tres internodos (buscando siempre la menor cantidad de pasos, o sea buscando el árbol más corto). Esto se repite hasta que todos los taxa se han agregado al cladograma. Finalmente las longitudes de todos esos cladogramas se calculan y el más corto (óptimo o parsimonioso) es el elegido. Este método es aconsejado para matrices de no más de 20-

30 taxones, y garantiza el hallazgo de los árboles más parsimoniosos, pues hace un análisis de todos los árboles posibles (Goloboff, 1998; Goloboff et al., 2008).

La evolución de cada carácter fue visualizada en el programa Winclada v. 1.00.08 (www.cladistics.com). Para conocer el soporte de los nodos y la robustez del árbol se usaron los métodos de *bootstrap* y *jackknifing* en el programa TNT. También con el mismo programa se obtuvo la cantidad de pasos y los índices Ci y Ri. Los árboles presentados fueron editados con el programa Inkscape v. 0.48 (www.inkscape.org).

El método de Bootstrap consiste en eliminar al azar la mitad de los caracteres de una matriz de datos, duplicarlos (para así obtener una matriz del mismo tamaño) y analizar esta nueva matriz para obtener el o los cladogramas más parsimoniosos. Este proceso se repite un gran número de veces (100 o 1000). Con todos los nuevos árboles se hace un árbol de consenso del tipo de la mayoría, el cual incluye todos los grupos que aparecen en más de un 50% de las pseudoréplicas. Por lo tanto, si un mismo árbol aparece en 95% de las pseudoréplicas, se dice que este clado está soportado en un 95% (Morrone, 2000; Morrone, 2013).

El método de Jackknifing produce pseudoréplicas en las cuales un taxón (o más) se remueve de la matriz por vez (en este caso sin reemplazar al taxón eliminado) analizando todas las eliminaciones posibles. Los resultados del jackknifing se interpretan como la proporción de los cladogramas en que cada clado aparece. Este método es superior a otros enfoques porque no atribuye soporte falso a los datos, no es afectado por autapomorfias y produce resultados consistentes para diferentes clados, independientemente del número de sinapomorfias que los sustenten (Morrone, 2000; Morrone, 2013).

7.3. Resultados

El estudio morfológico comparado de las 16 especies de *Ancyloscelis* y los grupos externos ha dado como resultado 58 caracteres informativos. Todos son caracteres discretos (cualitativos) y de ellos 44 son binarios y 14 multiestados.

De un total de 58 caracteres, tanto en machos como en hembras, se destinan diez a las patas y dos a las alas. En el caso de los machos, se distribuyen de la siguiente manera: tres del clípeo, uno de la carena hipostomal, uno de la antena, uno de los puntos del escudo, uno del mesoesterno, uno de la pilosidad del cuerpo, cuatro del sexto esterno, cuatro del séptimo esterno, seis del octavo esterno y nueve de la cápsula genital. En cuanto a las hembras, se asignan nueve caracteres al aparato bucal, uno al lóbulo pronotal, uno del tergo 6 y cuatro del tergo 7. Seguidamente se hace una descripción de los caracteres relevados para el análisis filogenético. Se detallan todos los caracteres y sus estados. La matriz completa de datos se muestra en la Tabla III 1.

7.3.1. Lista de caracteres y sus estados

1. Aparato bucal de la hembra, prementum, proceso subligular, esclerotización apical: ausente (0), presente (1).
2. Aparato bucal de la hembra, prementum, proceso subligular, forma: se estrecha hacia el ápice (0), truncado subapicalmente (1).
3. Aparato bucal de la hembra, longitud de paraglosa, proporción al tramo intertegular: paraglosa inferior a 0,384 veces la distancia intertegular (0), entre 0,384 y 0,625 (1), más de 0,625 (2).
4. Aparato bucal de la hembra, proporción de longitud del primer y segundo segmentos del palpo labial con respecto a la longitud del prementum: menos de 1,24 (0), proporción 1,24-1,70 (1), palpo labial alargado, proporción 1,80-2,27 (2) (Figura II, 2B).
5. Aparato bucal de la hembra, maxila, tercer segmento del palpo, cepillo de pelos: presente (0), ausente (1).
6. Aparato bucal de la hembra, presencia de pelos en forma de gancho: sin pelos en gancho (0), con pelos en gancho (1) (Figura II, 9A-B).
7. Carena hipostomal del macho: altura de la carena constante en toda su longitud (0), tercio anterior de carena con proyección redondeada o angulosa (1) (Figura II, 12C-D).
8. Aparato bucal de la hembra, labro: margen apical entero (0), margen apical con muesca mediana (1).

9. Aparato bucal de la hembra, labro, marca longitudinal amarilla cuticular apical: ausente (0), presente (1)
10. Clípeo del macho, color: negro (0), amarillo (1), con banda apical amarilla (2).
11. Clípeo del macho, banda apical amarilla, forma: lados paralelos (0) (Figura II, 8A-D), con hendidura en el medio (1) (Figura II, 3A-B), trilobado(2) (Figura II, 3C-D).
- 12.Clípeo del macho, banda apical amarilla, extensión: no alcanza el margen lateral del clípeo (0), alcanza el margen lateral del clípeo (1).
13. Aparato bucal, Mandíbula de la hembra, diente apical: ausente (0), presente (1).
- 14.Antena del macho, escapo, marca amarilla: ausente (0), presente (1)
- 15.Lóbulo pronotal de la hembra (Figura II, 12A-B): redondeada, sin carena anterior (0), con carena anterior, que no llega al ápice del lóbulo (1), con carena que alcanza aproximadamente el ápice del lóbulo y forma una concavidad dorsal (2).
16. Escudo del macho, puntos del disco del escudo: puntos separados por al menos 0,25x PD (0), punteado coalescente a casi coalescente (1).
17. Mesoesterno del macho delante de la coxa media: plano (0), con elevación tuberculiforme, cuyo ápice presenta punteaduras y pelos conspicuos (1), con proyección digitiforme, con ápice desnudo, casi glabro (2).
- 18.Pilosidad del macho, pilosidad amarillo-dorada: ausente, o cuando está presente, restringida al tórax o metasoma (0), extendida por todo el cuerpo (1).
19. Ala anterior, proporción entre la longitud del pterostigma y la longitud del prestigma (Figura III, 1): más de 1,8 veces el largo del prestigma (0), 1,8 veces tan largo como el prestigma, o menos (1).
- 20.Ala anterior, pliegue frenal esclerótico (Figura III, 2): curvado en el extremo apical (0), recto (1).
- 21.Patas, escopa hembra, color: unicolor (0), bicolor (1).
22. Patas, coxa posterior de la hembra, pilosidad de la superficie ventral: con pelos ramificados, cortos y largos (0), con estrato de pelos cortos ramificados y pelos largos simples entremezclados, con ápices curvados (1).
23. Patas, trocánter posterior del macho, superficie ventral: sin zona apical aplanada (0) (Figura III, 3A-B), con una zona apical aplanada (1).

24. Patas, trocánter posterior del macho, superficie ventral: sin tubérculo ventral (0), con tubérculo ventral redondeado (1) (Figura III, 3C), con tubérculo ventral interno alargado en forma de cresta (2) (Figura III, 3D).
25. Patas, trocánter posterior del macho, muesca adyacente a la articulación coxo-trocantérea externa (Figura III, 3B): pequeño (0), muy pronunciada, extendiéndose casi hasta el margen apical (1).
26. Patas, fémur posterior del macho: delgado (0), engrosado globoso (1) (Figura III, 3A).
27. Patas, tibia posterior del macho, margen externo ventral: formando una línea uniforme desde la base hasta el origen del espolón (0), con el sector apical deprimido, en cuya base el margen puede presentar un tubérculo, o un ángulo más o menos redondeado (1).
28. Patas, tibia posterior del macho, margen ventral interno: Sin proyección espiniforme (0), Con proyección espiniforme en la parte apical 0,25-0,30 del margen (1).
29. Patas, basitarso posterior del macho, margen interno: simple, sin dientes (0) (Figura II, 10A), diente curvo situado entre el tercio basal y la mitad del basitarso (1) (Figura II, 10D).
30. Patas, basitarso posterior del macho: simple, sin proyecciones (0) (Figura II, 11A-B), con una proyección subbasal independiente del diente mencionado en el carácter 29(1) (Figura II, 11C-D).
31. T6 de la hembra, antecosta: sector central recto (0), sector central curvo (1).
32. T7, hembra, cresta marginal: no esclerotizado (0), parcialmente esclerotizada, sin unirse a la cresta lateral (1) (Figura III, 4 CyF), enteramente esclerotizado, uniéndose a la cresta lateral (2) (Figura III, 4B, DyE).
33. T7, hembra, cresta lateral, bifurcación cerca del espiráculo: ausente (0) (Figura III, 4B, D, E y F), presente (1) (Figura III, 4C).
34. T7, hembra, cresta lateral basal al proceso lateral: recto (0) (Figura III, 4B, DyE), curvado (1) (Figura III, 4CyF).
35. T7, hembra, extensión laminar mesal: ausente (0), presente (1) (Figura III, 4A-F).
36. S6 de macho, gradulus: completo (0) (Figura III, 5A), interrumpido medialmente (1) (Figura III, 5B).
37. S6 del macho, margen apical: redondeado, entero (0), con proyección mediana rectangular a trapezoidal, que tiene ápice cóncavo a recto (1), con una emarginación mediana (2).

38. S6 del macho, zona apical: sin depresión mediana en forma de V ni margen esclerotizado, transparente y liso (0), con depresión mediana en forma de V bordeada de pelos y margen esclerotizado, transparente y liso, que se proyecta en dos lóbulos (1).
39. S6 del macho, zona media preapical: sin depresión redonda (0), con depresión redonda (1).
40. S7 del macho, margen lateral del disco basal al lóbulo lateral, proyección angulada (Figura III, 6A): ausente (0), presente (1).
41. S7 del macho, lóbulos apicales lateral, zona escamosa: peluda o desnuda, pero no escamosa (0), con zona escamosa (1) (Figura III, 6EyG), con la zona escamosa formando un área cóncava en forma de cuchara (2) (Figura III, 6A, B, C, Dy F).
42. S7 del macho, lóbulos apicales medios: bien separados entre sí, con ápices redondeados o truncados (0), bien separados entre sí, formando proyecciones apicalmente ganchudas y ventralmente curvadas. (1) (Figura III, 6D), unidos basalmente formando proyecciones corniculadas (2) (Figura III, 6AyE), unidos basalmente formando proyecciones laminares (3) (Figura III, 6ByC), fusionado (4).
43. S7 del macho, lóbulos apicales medios: peludo (0) (Figura III, 6A), desnudo (1) (Figura III, 6D, CyE), espiculado (2) (Figura III, 6B).
44. S8 del macho, lóbulos apicales laterales: con setas (0) (Figura III, 7A y D), desnudo (1) (Figura III, 8C y F), espiculado (2) (Figura III, 7B y C).
45. S8 del macho, lóbulos apicales laterales: no forma proyección digitiforme (0) (Figura III, 7B y C) (Figura III, 8D, E, G y H), formación de la proyección digitiforme (1) (Figura III, 7A) (Figura III, 8A, C y F).
46. S8 de macho, quilla mediana: simple, sin engrosamiento apical (0) (Figura III, 7B, C y D) (Figura III, 8A, B, C, D, E y F), con engrosamiento apical (1) (Figura III, 7A) (Figura III, 8H).
47. S8 del macho, proyección apical mediana: sin (0) (Figura III, 8B y D), vestigial (1) (Figura III, 7B) (Figura III, 8G), simple, pequeño (2) (Figura III, 7C) (Figura III, 8H), con lóbulos espiculados (3) (Figura III, 8Ay F), digitiforme con espículas (4) (Figura III, 7A y D).
48. S8 del macho, quilla lateral ventral: ausente (0) presente (1) (Figura III, 7A-D) (Figura III, 8A-H).
49. S8 del macho, quilla lateral ventral: desarrollado (0) (Figura III, 7A, B y D) (Figura III, 8A,B,C,D,F y H), subdesarrollado (1) (Figura III, 7C) (Figura III, 8E y G).

50. Cápsula genital del macho, gonobase: corto, aproximadamente la mitad de largo que de ancho (0) (Figura III, 9AyD), largo, aproximadamente tan largo como ancho (1) (Figura III, 9B,C,DyF).
51. Cápsula genital del macho, gonocoxito, proyección dorsal al gonostilo: ausente (0) (Figura III, 9AyD), presente (1)(Figura III, 9B,C,DyF).
52. Cápsula genital del macho, gonocoxito, setas apicales: ausentes (0) (Figura III, 9A-F), presentes (1).
53. Cápsula genital del macho, gonocoxito, vista dorsal: sin proyección paramediana(0) (Figura III, 9A, B y D), con proyección paramediana(1) (Figura III, 9C,EyF).
54. Cápsula genital del macho, gonostilo,: no aplanado(0) (Figura III, 9A), aplanado dorsoventralmente(1)(Figura III, 9B-F).
55. Cápsula genital del macho, ápice del gonostilo, forma: no ampliado (0) (Figura III, 9A, B,D.EyF), clavado (1) (Figura III, 9C).
56. Cápsula genital del macho, gonostilo, pilosidad, pelos internos: más corto que la anchura mediana del gonostilo(0) (Figura III, 9C y D), más largo que la anchura media del gonostilo (1) (Figura III, 9A,B,EyF).
57. Cápsula genital del macho, gonostilo vista dorsal, pilosidad: irregular (0) (Figura III, 9A, B, D, E y F), regular formando una línea (1) (Figura III, 9C).
58. Cápsula genital del macho, válvula del pene, proyección lateral: apuntando lateralmente, no muy esclerotizado (0) (Figura III, 9AyD), apuntando hacia la base, esclerotizada (1) (Figura III, 9B, C, E y F).

Tabla III 1. Matriz: El símbolo “?” indica entrada faltante. Estados codificados entre paréntesis “()” indican variabilidad entre los estados de dicho carácter para ese taxón.

	12345678911	111111112222222222333333333344444444445555555555
	01	23456789012345678901234567890123456789012345678
<i>L. nigra</i>	0000100000?	?000000100000000000000000000000000000000?000000100
<i>D. distincta</i>	0000100000?	?00000000000000000000100100000000000000?000000000
<i>E. parvula</i>	1000000001?	?01000000000000000000120010000004000000?000000000
<i>A. apiformis</i>	11110001020	00010000110010101100110102100201010310000010000
<i>A. nigricornis</i>	11110001020	00010000110010100100100102100211110310000010000
<i>A. saltensis</i>	11010001120	01020100110100110110200101010231000010001010000
<i>A. ecuadorius</i>	10210000020	00000000110000100101100101010211110310010110000
<i>A. wheeleri</i>	1111000100?	?0000001110020101100111100001232000410000110000
<i>A. romeroi</i>	1121000112 (02)	01010101110101110110200111010232200010101110001
<i>A. mesopotamica</i>	11220111122	111212101111000110100100101010121200110110111011
<i>A. ursinus</i>	11110111122	11121210111100110000111102010121200110110111011
<i>A. halictoides</i>	11220111021	01021101111101110100001111010121200211110010101
<i>A. frieseanus</i>	11210111021	0?01120111110111000?200111010121201210110110101
<i>A. bonariensis</i>	11110111121	11010000111101110001101111010121201211110110101
<i>A. duckei</i>	?????1?22	1???121011?10011010?????02000121201110110111011
<i>A. holmbergi</i>	11110111122	11111210111000110000101102000121201110110011011
<i>A. panamensis</i>	1121000110?	?0010000110020101101101100001220011410000010000
<i>A. hertigi</i>	1121000110?	?000000011002010110?101110001222000410000010000
<i>A. globulifera</i>	1?11000100?	?0010000110010101100210102110?12110310000010000

Figuras

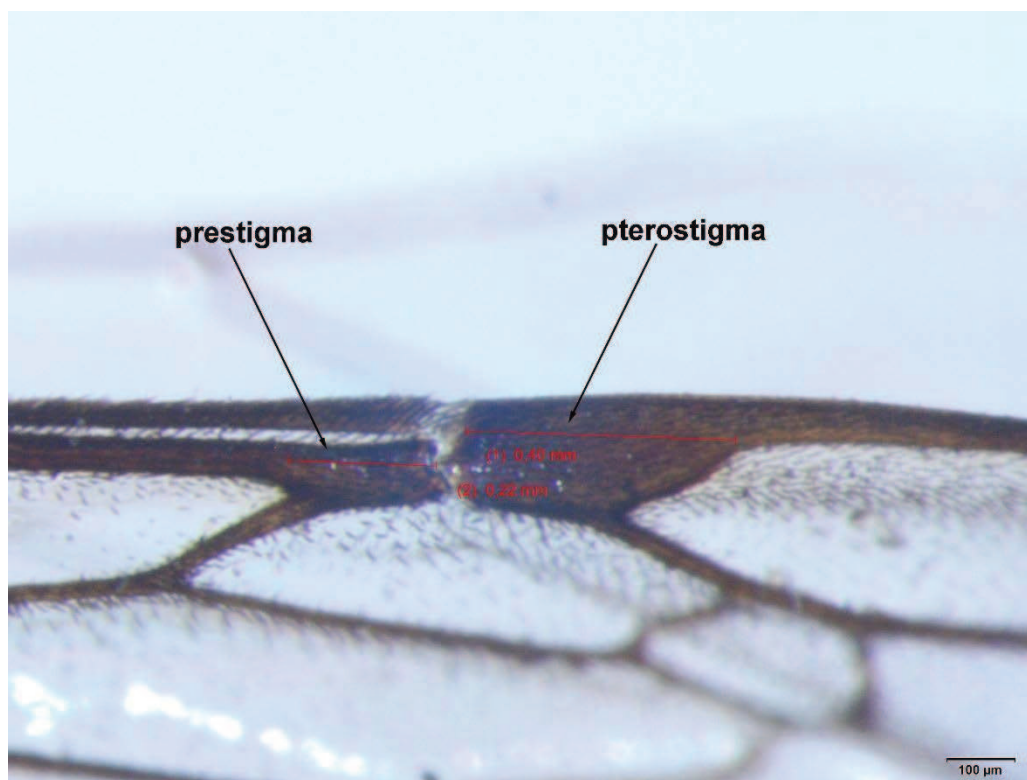


Figura III 1. Ala anterior. Proporción entre la longitud del pterostigma y la longitud del prestigma. Escala.: 100 μm. Imagen obtenida con Lupa.



Figura III 2. Ala anterior. Pliegue frenal esclerótico. Escala: 500 μm. Imagen obtenida con Lupa.

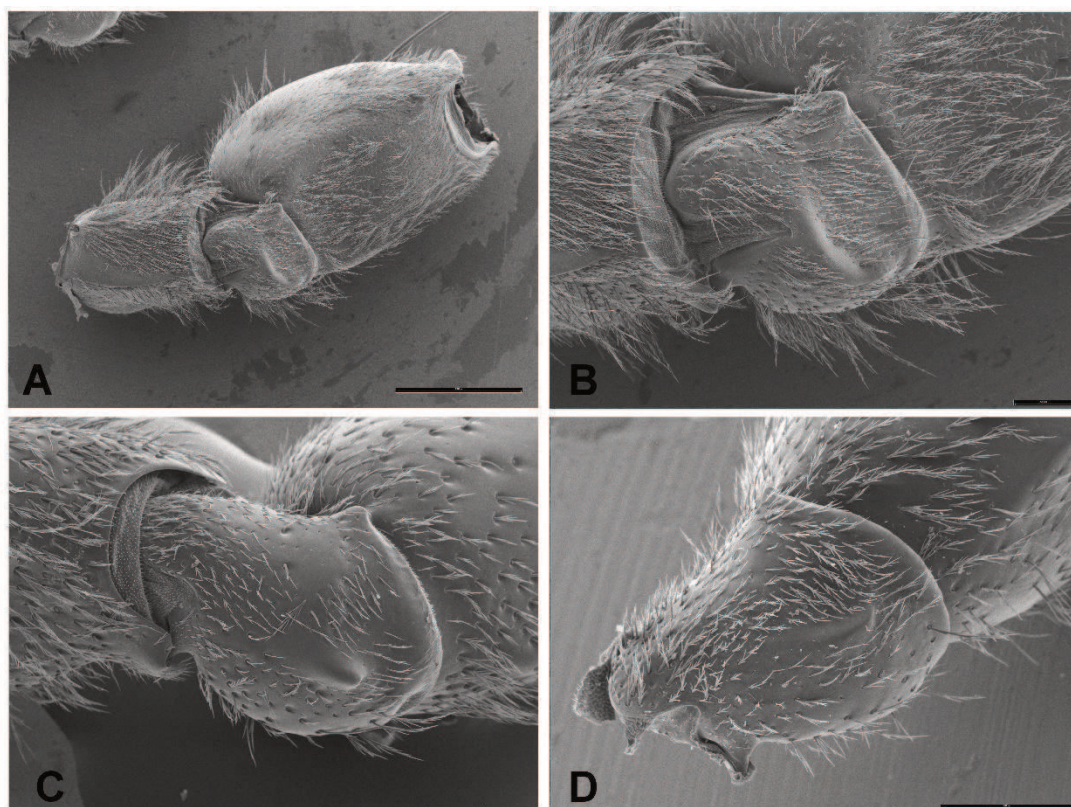


Figura III 3. Patas. Trocánter posterior del macho. **A.** *Ancyloscelis bonariensis*, sin zona aplanada. **B.** *Ancyloscelis bonariensis*, muesca adyacente a la articulación coxo-trocanter externa. **C.** *Ancyloscelis nigricornis*, tubérculo ventral redondeado. **D.** *Ancyloscelis ecuadorius*, tubérculo ventral alargado. Escala: A:1000 μm ; B-D: 200 μm . Imágenes obtenidas con microscopio electrónico de barrido.

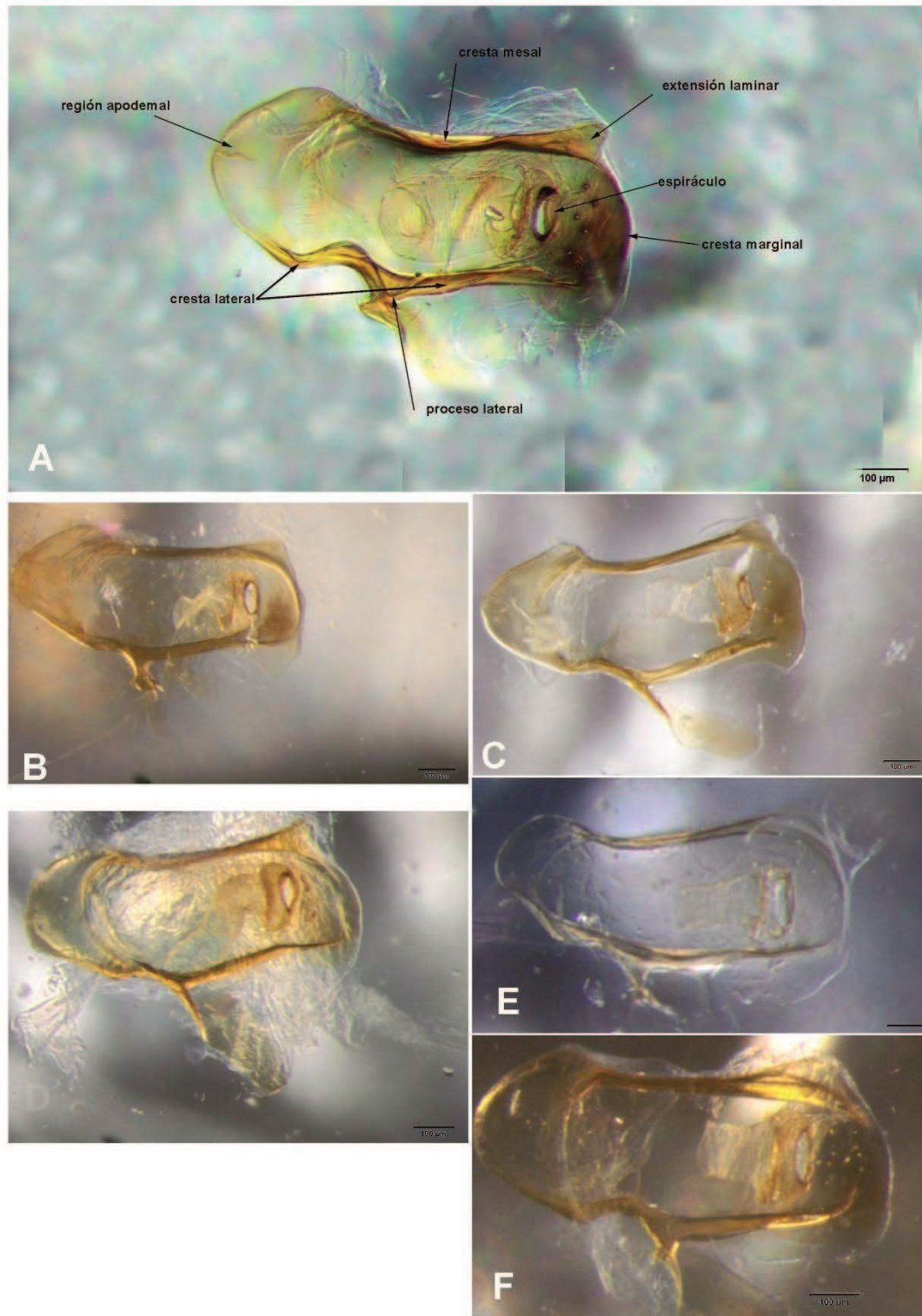


Figura III 4. T7 hembras. **A.** *Ancyloscelis*, nombres de las partes del T7. **B** *A. saltensis*. **C.** *A. ursinus*. **D.** *A. romeroi*. **E.** *A. frieseanus*. **F.** *A. bonariensis*. Escala: 100 µm. Imágenes obtenidas con microscopio óptico.

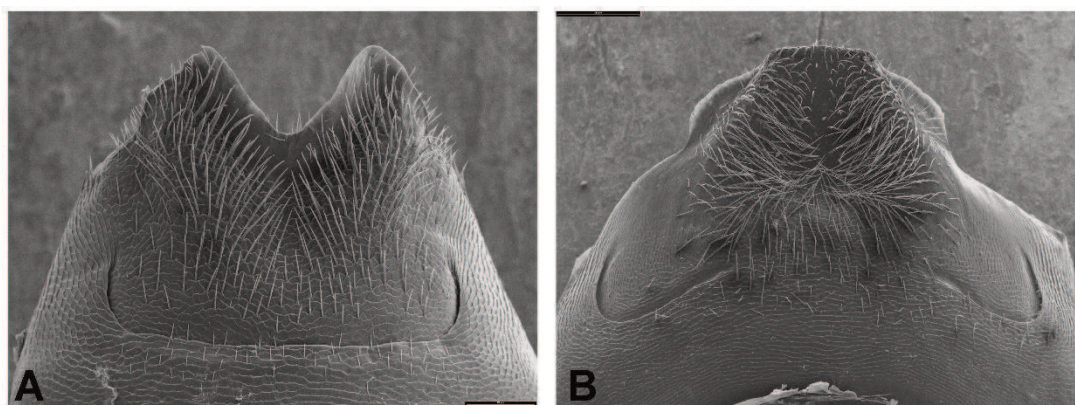


Figura III 5.S6 del macho, gradulus. **A.** *Ancyloscelis nigricornis*. Escala: 100 μm , **B.** *Ancyloscelis bonariensis*. Escala: 200 μm . Imágenes obtenidas con microscopio electrónico de barrido.

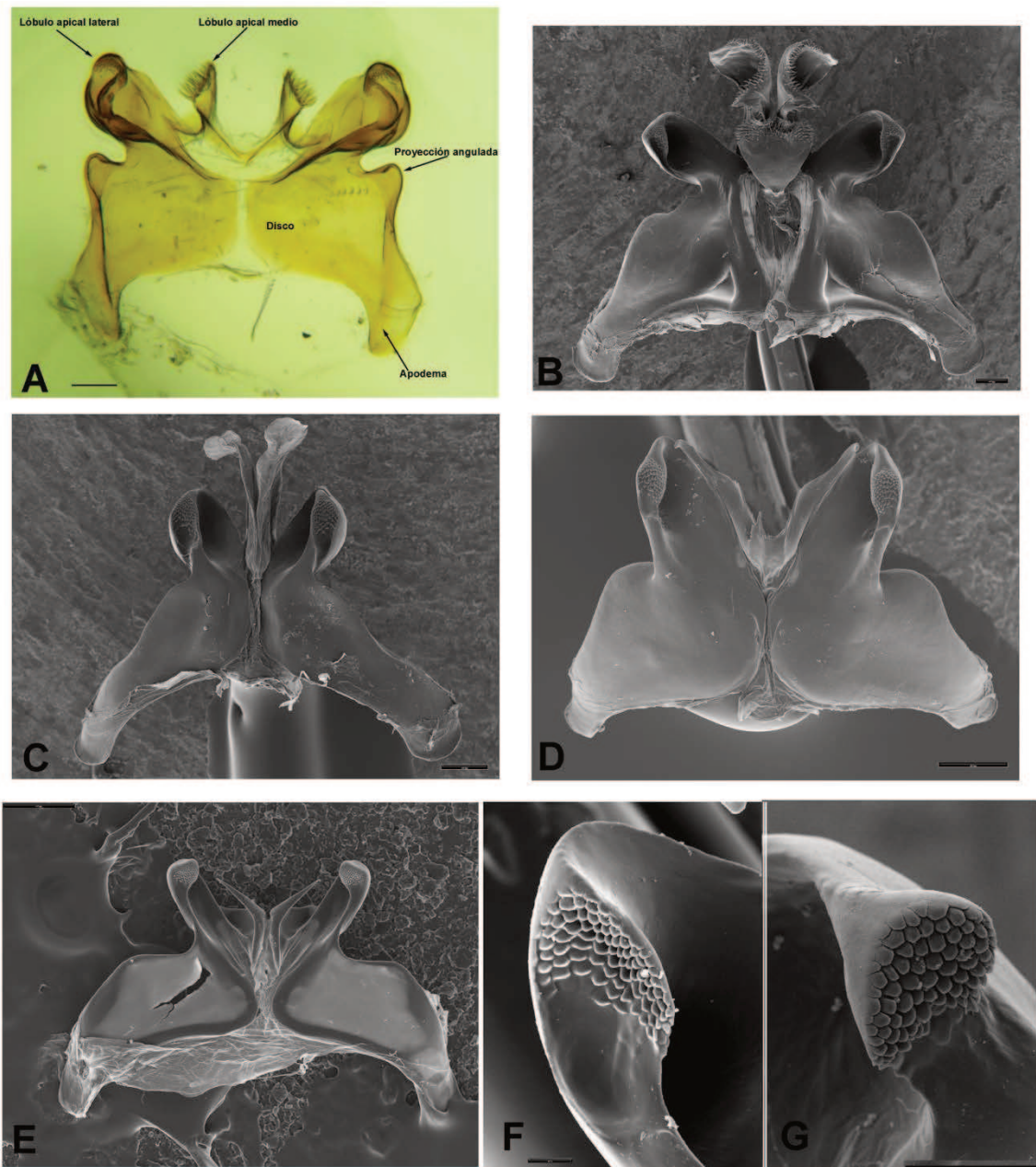


Figura III 6. S7 del macho. **A.** *Ancyloscelis panamensis*. Imagen obtenida con microscopio optico. **B.** *Ancyloscelis romeroi*. **C.** *Ancyloscelis saltensis*. **D.** *Ancyloscelis nigricornis*. **E.** *Ancyloscelis holmbergi*. **F.** Detalle del lóbulo apical lateral de *Ancyloscelis nigricornis*. Escala:20 μm .**G.** Detalle del lóbulo apical lateral de *Ancyloscelis bonariensis*. Escala:50 μm . Escala A-E:100 μm . Imágenes obtenidas con microscopio electrónico de barrido.

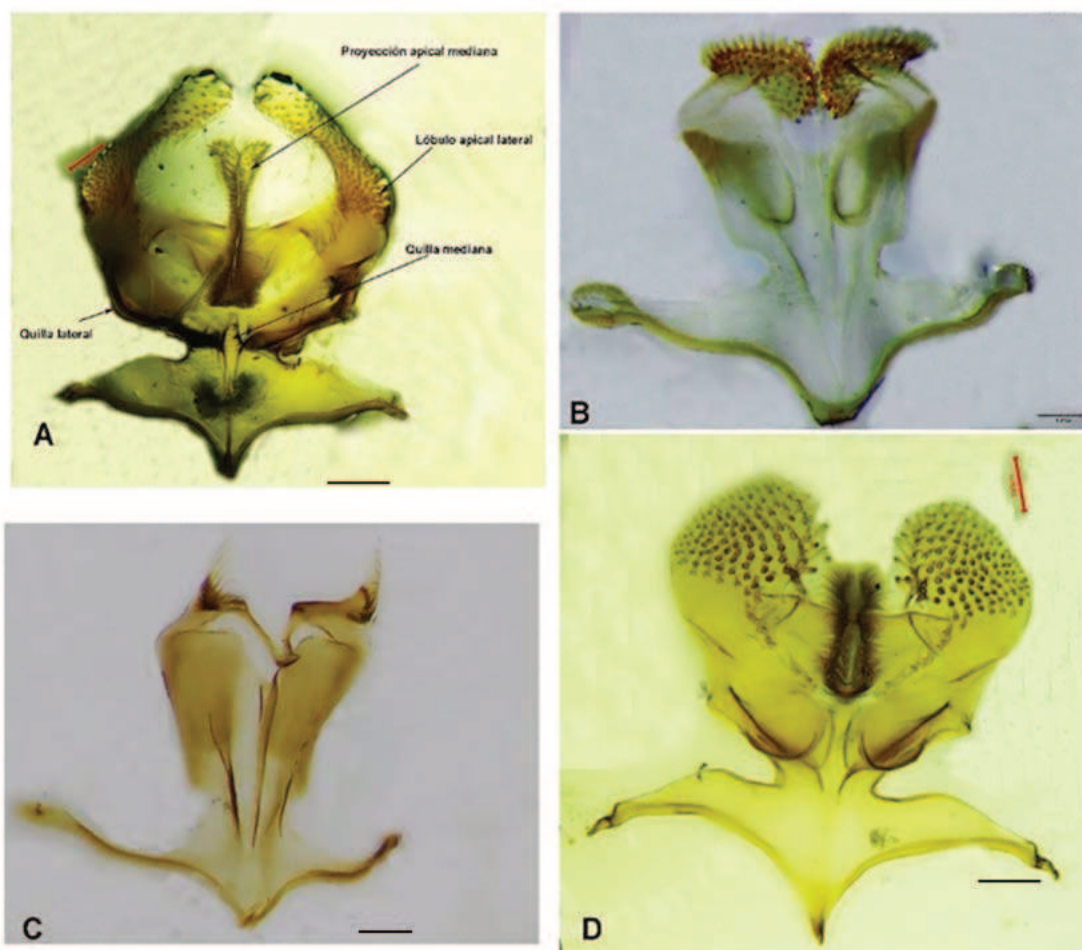


Figura III 7. S8 del macho, vista dorsal. **A.** *Ancyloscelis panamensis*. **B** *Ancyloscelis mesopotamica*. **C.** *Ancyloscelis halicoides*. **D.** *Ancyloscelis hertigi*. Escala: 100 μm. Imágenes obtenidas con microscopio óptico.

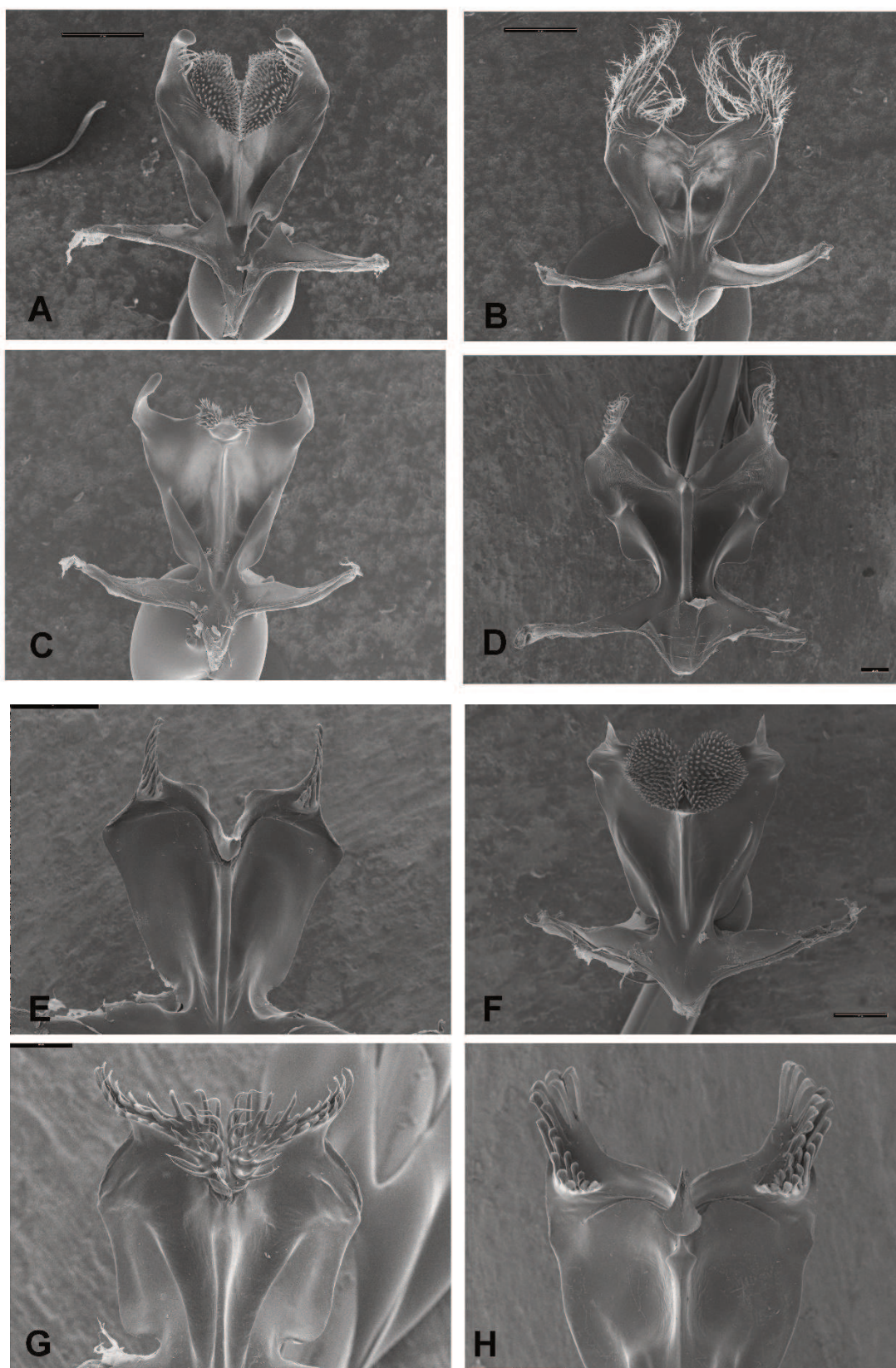


Figura III 8. S8 del macho. **A.** *Ancyloscelis apiformis*. **B** *Ancyloscelis saltensis*. **C.** *Ancyloscelis nigricornis*. **D.** *Ancyloscelis romeroi*. **E.** *Ancyloscelis halictoides*. **F.** *Ancyloscelis ecuadorius*. **G.** *Ancyloscelis ursinus*. **H** *Ancyloscelis bonariensis*. Escala: A, E y H: 200 µm; B, C, D, F y G: 100 µm. Imágenes obtenidas con microscopio electrónico de barrido.

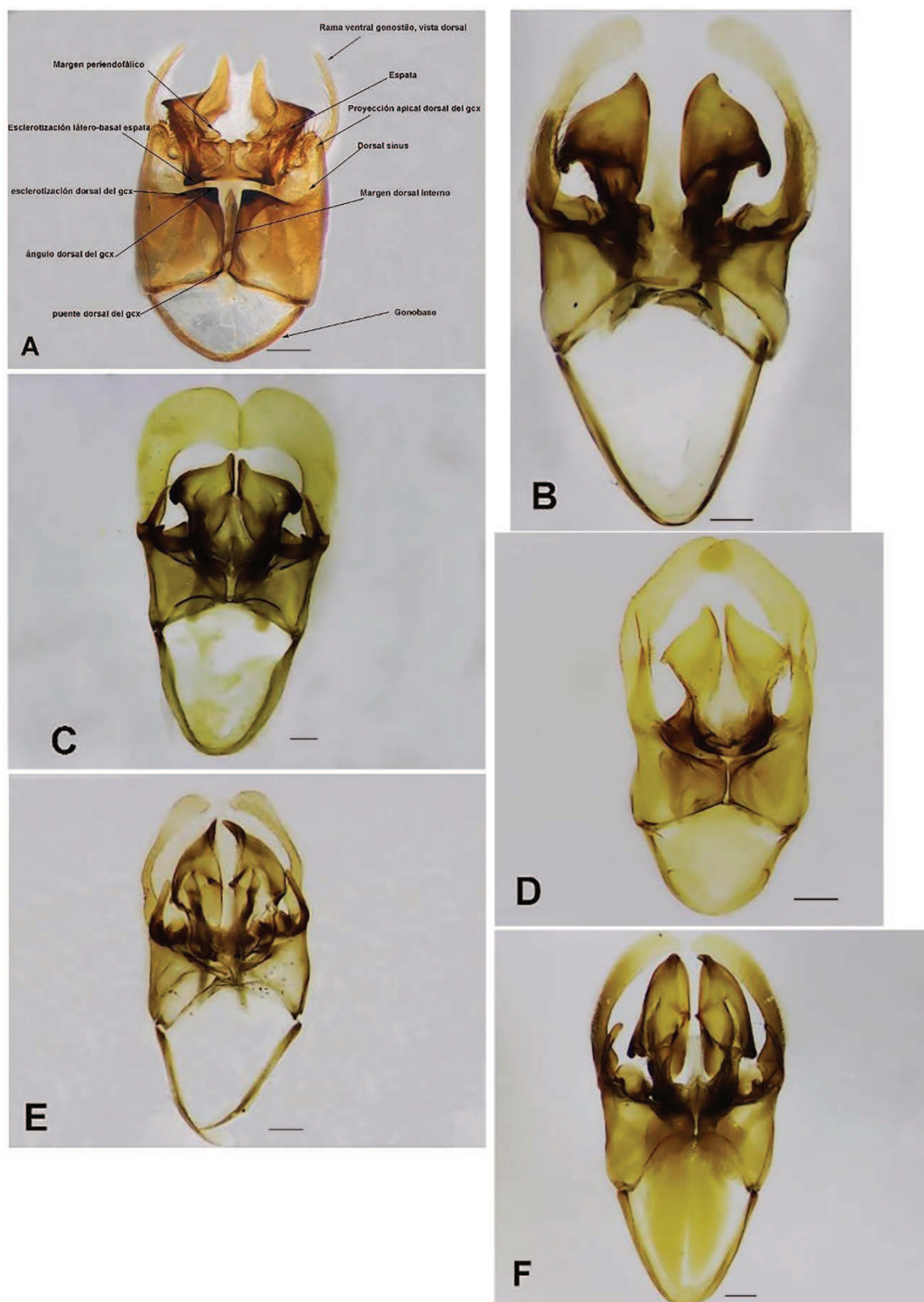


Figura III 9. Genitalia del macho, vista dorsal. **A.** *Leptometriella nigra*. **B.** *Ancyloscelis halictoides*. **C.** *Ancyloscelis mesopotamica*. **D.** *Ancyloscelis apiformis*. **E.** *Ancyloscelis friesianus*. **F.** *Ancyloscelis bonariensis*. Imágenes obtenidas con microscopio óptico. Escala: 200 μ m

7.3.2. Análisis filogenético

A partir del análisis de la matriz, basada en caracteres morfológicos, se obtuvo un único árbol más parsimonioso. La longitud del árbol fue de 143 pasos, con un índice de consistencia (CI) de 53 y de retención (RI) de 75. Las sinapomorfias de cada nodo y los soportes obtenidos se detallan en la figura III. 10. También se representa con colores cada clado obtenido en esta hipótesis filogenética en la Figura III. 11. En la figura III. 12, se ofrece una visualización general del árbol obtenido con el programa TNT y fotografías de los machos de cada especie.

La especie *Eremapis parvula*, elegida como grupo externo, es recuperada como grupo hermano del género *Ancyloscelis* coincidiendo con el trabajo publicado por Freitas et al. (2021). Las especies de Emphorini tomadas como grupo externo, *L. nigra* y *D. distincta*, aparecen como grupo basal no resuelto debido a la no inclusión en el análisis de caracteres pertinentes a la tribu Emphorini.

Las especies de *Ancyloscelis* forman un grupo monofilético. Este grupo está apoyado por valores máximos de Bootstrap y Jackknifing (100/100). El grupo está soportado por 11 sinapomorfias. Nueve sinapomorfias son no homoplásticas (Figura III 10): Aparato bucal de la hembra, prementum, proceso subligular: truncado subapicalmente (carácter 2, est.1), aparato bucal de la hembra, proporción de longitud del primer y segundo segmentos del palpo labial con respecto a la longitud del prementum: proporción 1,24-1,70 (carácter 4, est.1), aparato bucal de la hembra, labro: margen apical con muesca mediana (carácter 8, est.1), ala anterior, pliegue frenal esclerótico: recto (carácter 20, est. 1), escopa de la hembra bicolor (carácter 21, est.1), fémur posterior del macho globoso (carácter 26, est.1), S7 del macho, lóbulos apicales lateral, zona escamosa: con la zona escamosa formando un área cóncava en forma de cuchara (carácter 41, est.2), S8 del macho, quilla lateral ventral: presente (carácter 48, est.1), y cápsula genital del macho, gonostilo: aplanado dorsoventralmente (carácter 54, est.1).

El clado “A”, representado por *A. wheeleri*, *A. panamensis* y *A. hertigi*, se presenta como grupo hermano de todas las demás especies del género (Figura III 11 y 12). Está soportado por cinco sinapomorfias, tres de ellas no homoplásticas (Figura III 10): Patas, trocánter posterior del macho, superficie ventral: con tubérculo ventral interno alargado en forma de cresta (carácter 24, est. 2), S7 del macho, margen lateral del disco basal al lóbulo lateral, proyección angulada : presente (carácter 40, est.1), y S8 del macho, proyección apical mediana: digitiforme con espículas

(carácter 47, est.4). Este grupo está apoyado por valores relativamente altos de Bootstrap y Jackknifing (57/79) (Figura III 10).

El clado “B”, representado por *A. ecuadorius*, *A. nigricornis*, *A. apiformis* y *A. globulifera*, está soportado por cuatro sinapomorfías, tres no homoplásticas (Figura III 11 y 12): S7 del macho, lóbulos apicales medios: bien separados entre sí, formando proyecciones apicalmente ganchudas y ventralmente curvadas (carácter 42, est.1), S8 del macho, lóbulos apicales laterales: desnudo (carácter 44, est.1), S8 del macho, proyección apical mediana: con lóbulos espiculados (carácter 47, est.3).

El clado “C”, representado por *A. saltensis*, *A. romeroi*, *A. halictoides*, *A. frieseanus*, *A. bonariensis*, *A. duckei*, *A. holmbergi*, *A. mesopotamica* y *A. ursinus* (Figura III 11 y 12), está apoyado por altos valores de Bootstrap y Jackknifing (88/97) (Figura III 10). Lo soportan cuatro sinapomorfías no homoplásticas: Aparato bucal, Mandíbula de la hembra, diente apical: presente (carácter 13, est.1), Mesoesternito del macho delante de la coxa media: con elevación tuberculiforme, cuyo ápice presenta punteaduras y pelos conspicuos (carácter 17, est.1), patas, trocánter posterior del macho, superficie ventral: con una zona apical aplanada (carácter 23, est.1), patas, tibia posterior del macho, margen externo ventral: con el sector apical deprimido, en cuya base el margen puede presentar un tubérculo, o un ángulo más o menos redondeado (carácter 27, est.1). Dentro de este clado, las especies *A. saltensis* y *A. romeroi* se presentan sucesivamente como grupo hermano del clado indicado como “D” (Figura III 11 y 12).

Dentro del clado “C” se encuentra el clado “D” (Figura III 11 y 12), comprendido por las especies *A. halictoides*, *A. frieseanus*, *A. bonariensis*, *A. duckei*, *A. holmbergi*, *A. mesopotamica* y *A. ursinus*. Estas especies comparten las siguientes sinapomorfías no homoplásticas: Aparato bucal de la hembra, presencia de pelos en forma de gancho: con pelos en gancho (carácter 6, est.1), Carena hipostomal del macho: tercio anterior de carena con proyección redondeada o angulosa (carácter 7, est.1), Clípeo del macho, banda apical amarilla, forma: con hendidura en el medio (carácter 11, est.1), escudo del macho, puntos del disco del escudo: punteado coalescente a casi coalescente (carácter 16, est.1), patas, coxa posterior de la hembra, pilosidad de la superficie ventral: con estrato de pelos cortos ramificados y pelos largos simples entremezclados, con ápices curvados (carácter 22, est.1), S7 del macho, lóbulos apicales lateral, zona escamosa: con zona escamosa (carácter 41, est.1), S8 del macho, proyección apical mediana: simple, pequeño (carácter 47, est.2). Este clado está apoyado por valores altos de Bootstrap y Jackknifing (85/97) (Figura III 10).

Dentro del clado “D” se destaca el grupo de *A. duckei*, *A. holmbergi*, *A. mesopotamica* y *A. ursinus* que comparten las siguientes sinapomorfías no homoplásticas: Clípeo del macho, banda apical

amarilla, forma: , trilobado (carácter 11, est.2), pilosidad del macho, pilosidad amarillo-dorada: extendida por todo el cuerpo (carácter 18, est.1), S8 del macho, proyección apical mediana: vestigial (carácter 47, est.1), cápsula genital del macho, ápice del gonostilo, forma: clavado (carácter 55, est.1) y cápsula genital del macho, gonostilo vista dorsal, pilosidad: regular formando una línea (carácter 57, est.1). Este grupo está apoyado por valores altos de Bootstrap y Jackknifing (83/92) (Figura III 10).

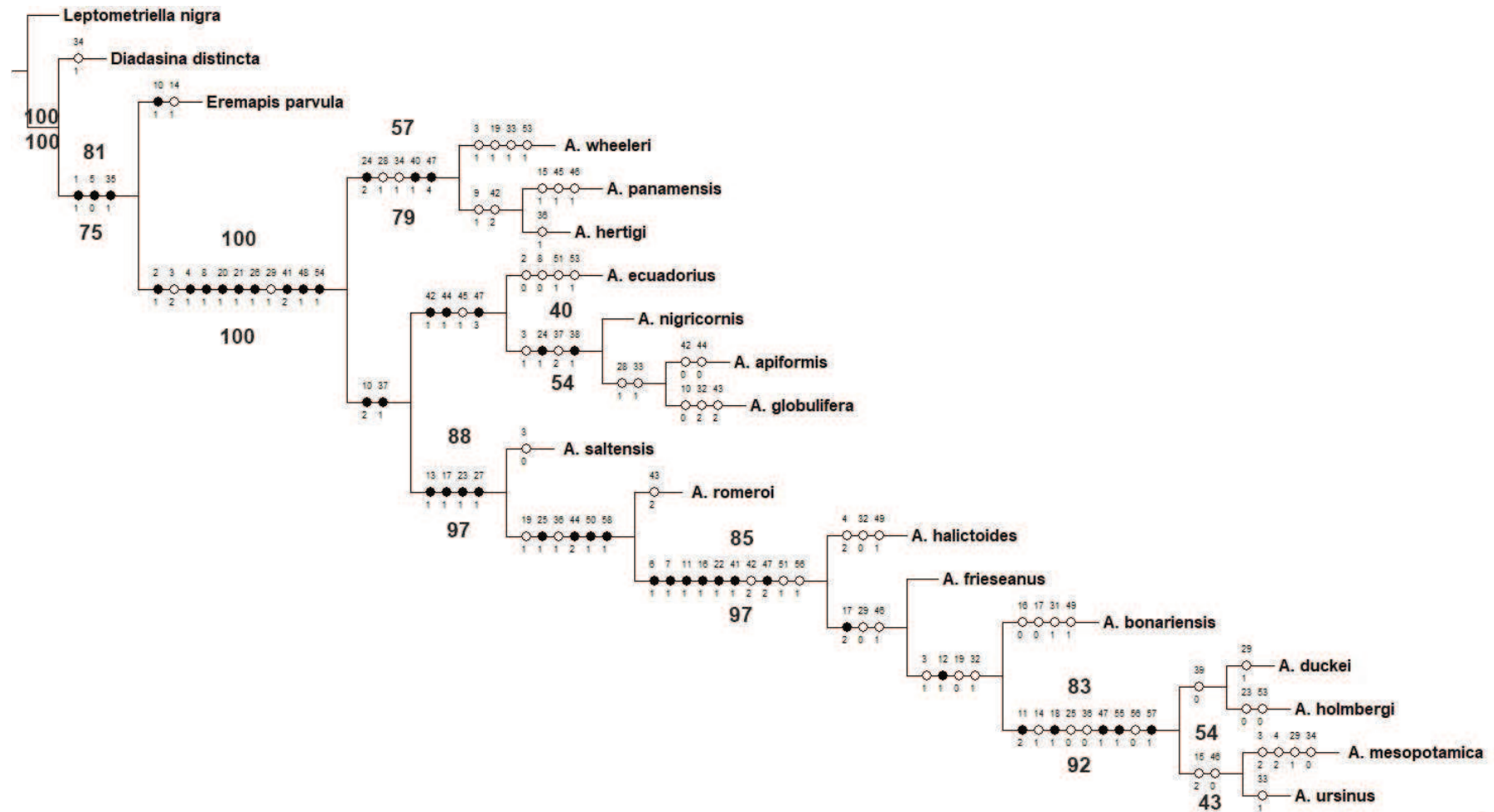


Figura III.10. Hipótesis filogenética del género *Ancyloscelis*. Único árbol más parsimonioso. las sinapomorfias no homoplásticas (círculos negros) y las sinapomorfias homoplásticas (círculos blancos). En los nodos se muestran los cambios de estado de los caracteres que no representan ambigüedades. Además, se representa el respaldo de Bootstrap en la parte superior con números destacados en negrita, mientras que los valores de Jackknifing se sitúan en la parte inferior.

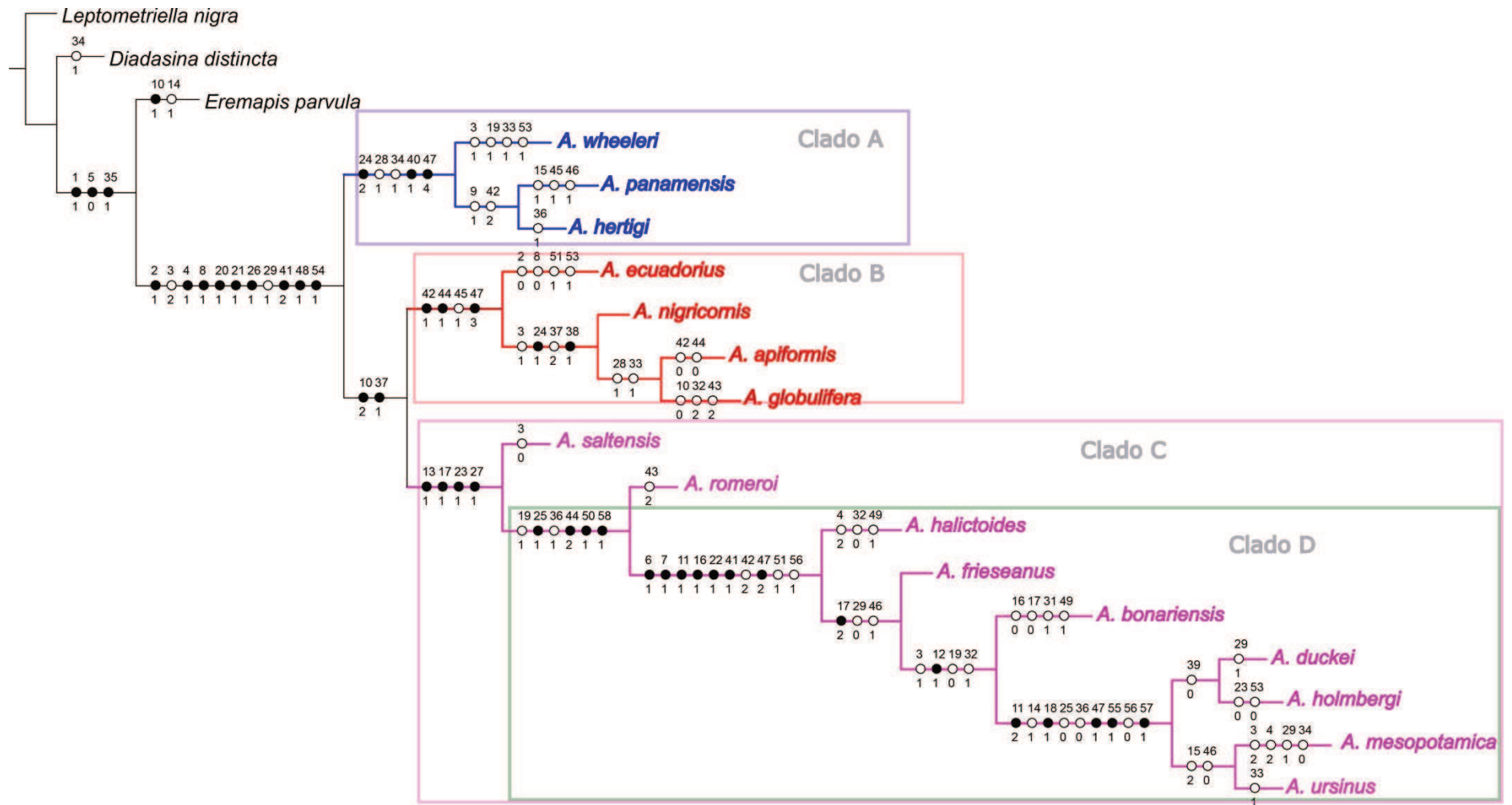


Figura III 11. Hipótesis filogenética del género *Ancyloscelis*. Representación de los clados y las sinapomorfias.

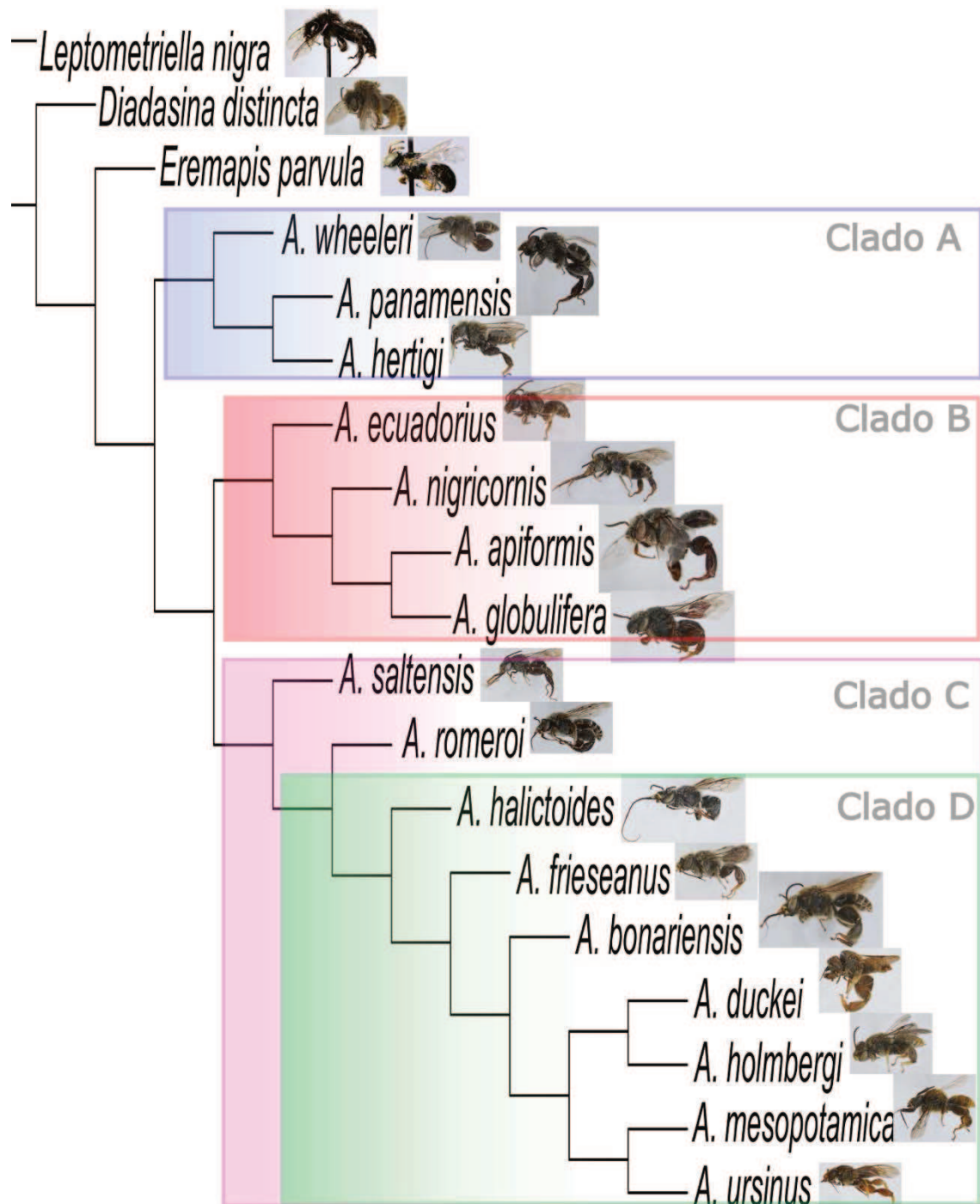


Figura III. 12. Árbol obtenido por TNT. Se representan los clados y las fotografías de los machos de cada especie.

7.4. Discusión

El cladograma obtenido presenta una resolución completa del grupo interno, ya que no se observa ninguna politomía, lo que sugiere una estructura filogenética bien definida. Este resultado se ve respaldado por los altos valores de Bootstrap y Jackknifing que se registraron en numerosos nodos del árbol filogenético. Estos valores elevados indican una fuerte robustez y confiabilidad en la inferencia de las relaciones filogenéticas entre las especies de *Ancyloscelis* bajo este conjunto de datos morfológicos manejados. La ausencia de politomías en el cladograma indica una separación clara y definida entre las ramas evolutivas, proporcionando una representación más precisa de las relaciones filogenéticas dentro del grupo estudiado. Este respaldo refuerza la validez de la hipótesis filogenética, ofreciendo una base sólida para entender las interconexiones evolutivas entre las diferentes especies de *Ancyloscelis*. Además, este cladograma revela de manera clara y significativa la presencia de varios linajes principales dentro del género, representados por el clado A y los clados (B(C,D)). El primero de estos linajes, claramente definido, representado por el clado “A”, exhibe una distribución preponderante en México y América Central, abarcando regiones donde se encuentran especies notables como *A. wheeleri*, *A. panamensis* y *A. hertigi*. Estas especies, al ser parte de este linaje, comparten características filogenéticas distintivas que sugieren una historia evolutiva compartida en esta región geográfica específica. Un segundo linaje, representado por los clados (B(C,D)), cuyas especies son: (C (*A. ecuadorius*, *A. nigricornis*, *A. apiformis*, *A. globulifera*), D (*A. saltensis*, *A. romeroi*, *A. halictoides*, *A. frieseanus*, *A. bonariensis*, *A. duckei*, *A. holmbergi*, *A. mesopotamica*, *A. ursinus*)). Las especies del clado B, *A. ecuadorius*, *A. nigricornis*, *A. apiformis* y *A. globulifera*, cuya distribución geográfica es diversa. Se extiende desde el sur de Estados Unidos hasta países como Perú, Ecuador, Argentina y Venezuela.

Adicionalmente, se ha identificado un grupo altamente especializado dentro del género *Ancyloscelis*, el grupo “D” compuesto por las especies *A. halictoides*, *A. frieseanus*, *A. bonariensis*, *A. duckei*, *A. holmbergi*, *A. mesopotamica* y *A. ursinus*. Este es un grupo altamente especializado, debido a que presenta una característica muy distintiva que son los pelos en gancho en el aparato bucal de las hembras. Esta característica diferencia a sus especies de todas las demás *Ancyloscelis*, que presentan pelos simples o plumosos en el aparato bucal de las hembras. Además, algunas especies como *A. bonariensis* poseen pelos modificados en otras partes del cuerpo, incluyendo el área hipostomal de la cabeza, los esternos del 1 al 4 y los trocánteres.

Además, el clado “D” muestra una marcada restricción geográfica, concentrándose principalmente en las cuencas Amazónicas y del Plata, con una presencia particularmente destacada en los países de Argentina y Brasil. Esta limitación geográfica resalta la importancia de factores ambientales específicos en la evolución de estas especies y apunta hacia posibles

eventos históricos o barreras geográficas que han contribuido a la diferenciación y adaptación de este grupo en la región sudamericana.

La presencia de estos dos linajes claramente diferenciados en el cladograma indica la existencia de patrones de divergencia evolutiva y adaptación geográfica dentro del género *Ancyloscelis*. Este hallazgo no solo contribuye a nuestra comprensión de la evolución del género, sino que también ofrece una perspectiva valiosa sobre la distribución y la historia biogeográfica de estas especies en diferentes regiones de América.

Estas observaciones no solo contribuyen a la caracterización de la diversidad dentro del género *Ancyloscelis*, sino que también enriquecen la comprensión sobre la evolución y la distribución de estas especies en la región sudamericana. La identificación de este grupo altamente especializado resalta la importancia de abordajes detallados y específicos para comprender la ecología y evolución de estas especies, proporcionando valiosa información para futuras investigaciones en el ámbito de la biología evolutiva y la biogeografía. Es por ello que en el capítulo V se discute las relaciones entre las especies de *Ancylocelis* con las plantas que visitan.

7.5. Bibliografía

- Alfken, J. D. (1930). Wissenschaftliche Ergebnisse Der Schwedischen Entomologischen Reisen Des Herrn Dr. A. Roman 1914-15 und 1923-24 in Amazonas. *Arkiv For Zoologi.*, 21(28), 1-16
- Ascher, J. S., & Pickering, J. (2020). Discover Life bee species guide and world checklist (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila). *Discover Life*.
- Brèthes, J. (1910). Himenópteros argentinos. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, 20, 205–316.
- Brooks, D. R., & McLennan, D. A. (1991). *Phylogeny, ecology, and behavior: A research program in comparative biology*. University of Chicago press.
- Cockerell, T. D. A. (1912). Some bees from Guatemala. *Psyche*, 19(3), 105-106.
- Cockerell, T. D. A. (1918). Descriptions and records of bees. LXXXI. *Annals and Magazine of Natural History*, 2(9), 418-425.
- Ducke, A. (1908). Contribution à la connaissance de la faune hyménoptérologique du Nord-Est du Brésil. *Revue d'Entomologie*, 27(6), 57-87.
- Fabricius, J. C. (1793). *Entomologia systematica emendata et aucta, secundum classes, ordines, genera, species, adjectis synonymis, locis, observationibus, descriptionibus* (Vol. 2, pp. 1-519). Hafniae: Christian Gottlieb Proft.
- Freitas, F. V., Branstetter, M. G., Griswold, T., & Almeida, E. A. (2021). Partitioned gene-tree analyses and gene-based topology testing help resolve incongruence in a phylogenomic study of host-specialist bees (Apidae: Eucerinae). *Molecular biology and evolution*, 38(3), 1090-1100.
- Friese, H. (1904). Neue Arten der Bienengattung *Ancyloscelis* Latr. 1825 (Hym.). *Zeitschrift für systematische Hymenopterologie und Dipterologie*, 4, 20-24
- Friese, H. (1910). Neue Bienenarten aus Süd-Amerika. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 1910, 123-145.
- Goloboff, P. A. (1998). *Principios básicos de cladística* (No. 574.012). Sociedad Argentina de Botánica,
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., & Nixon, K. C. (2008). TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24(5), 774-786.
- Goloboff, P. A. (2002). Techniques for analyzing large data sets. In R. DeSalle, G. Giribet, & W. Wheeler (Eds.), *Techniques in Molecular Systematics and Evolution* (pp. 70–79). Birkhäuser Verlag.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., Källersjö, M., Oxelman, B., Ramírez, M. J., & Szumik, C. A. (2003). Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics*, 19(4), 324–332.

- Goloboff, P. A. (2003). Parsimony, likelihood, and simplicity. *Cladistics*, 19(2), 91–103.
- Haliday, A. H. (1836). Descriptions, etc. of the Hymenoptera. *Transactions of the Linnean society of London*, 17, 316–331.
- Hennig, W. (1968). *Elementos de una sistemática filogenética*. Eudeba.
- Holmberg, E. L. (1903). Delectus Hymenopterologicus Argentinus. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, 2(3), 377-468.
- Kitching, I. J. (1998). *Cladistics: the theory and practice of parsimony analysis* (No. 11). Oxford University Press.
- Lanteri, A., & Cigliano, M. M. (Eds.). (2006). *Sistemática Biológica: fundamentos teóricos y ejercitaciones*. Editorial Universitaria de La Plata.
- Maddison, W., & Maddison, D. (1997-2011). *Mesquite: A modular system for evolutionary analysis* (versión 2.75, build 564) [Software]. Copyright (c) 1997-2011.
- Michener, C. D. (1954). Bees of Panama. *Bulletin American of Natural History*, 104, 1–176.
- Morrone, J. J. (2000). *El lenguaje de la cladística*. UNAM, Dirección General de Publicaciones y Fomento Editorial.
- Morrone, J. J. (2013). *Sistemática. Fundamentos, métodos, aplicaciones*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ogloblin, A. (1956). Dos géneros nuevos de la tribu Exomalopsini (Apidae, Hym.) de la República Argentina. *Dusenía*, 7(3), 149-158.
- Platnick, N. I., & Cameron, H. D. (1977). Cladistic methods in textual, linguistic, and phylogenetic analysis. *Systematic Biology*, 26(4), 380-385.
- Rodríguez, M., & Roig Alsina, A. (2004). Especies de *Ancyloscelis* Latreille del sur de Sudamérica (Hymenoptera, Apidae) con aparato bucal no modificado: Nuevas especies y notas sinónimas. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie*, 6(2), 351–361.
- Roig-Alsina, A. (1994). *Meliphilopsis*, a new genus of emphorine bees, and notes on the relationships among the genera of Emphorina (Insecta: Hymenoptera: Apoidea: Apidae). *Reichenbachia*, 30, 181-188.
- Schaller, A., & Roig-Alsina, A. (2021). A revision of the bee genus *Ancyloscelis* (Hymenoptera: Apidae) in Argentina. *Zootaxa*, 4980(3), 521-540.
- Sipes, S. D., & Tepedino, V. J. (2005). Pollen-host specificity and evolutionary patterns of host switching in a clade of specialist bees (Apoidea: *Diadasia*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 86(4), 487-505.
- Sipes, S. D., & Wolf, P. G. (2001). Phylogenetic relationships within *Diadasia*, a group of specialist bees. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 19(1), 144-156.
- Sota, E. R. D. L. (1967). La taxonomía y la revolución en las ciencias biológicas. *Zeitschrift*, 1910(6), 693-711.

Capítulo IV: Polen recolectado por abejas del género *Ancyloscelis*

8.1. *Introducción*

El polen desempeña un papel esencial en la dieta de las abejas, siendo la principal fuente de alimento para las crías, aportando proteínas, minerales y lípidos esenciales para su desarrollo (Thorp, 2000; Caccavari & Cilla, 2010; Santos et al., 2016; De Ibarra, 2017). Además, el polen recolectado y transportado para alimentar a las larvas también forma parte de la dieta de las abejas adultas durante la fase de producción de huevos y para su reproducción (Thorp, 2000; Michener, 2007; Roig-Alsina, 2008; De Ibarra, 2017).

Aunque la adquisición de polen por parte de las abejas puede llevarse a cabo de manera pasiva durante las visitas a las flores, las abejas hembras también pueden recolectar el polen activamente gracias a adaptaciones estructurales y comportamentales. En este sentido, la mayoría de las abejas han desarrollado adaptaciones para concentrar el polen en cargas discretas y transportarlo de regreso a sus nidos (Thorp, 2000). Esta dualidad en la estrategia de recolección subraya la complejidad y versatilidad de los comportamientos de las abejas en relación con su alimentación.

En consecuencia, la identificación taxonómica y la cuantificación de los distintos tipos polínicos recolectados en las estructuras de transporte representan el método más directo para estudiar la dieta. El análisis de polen ofrece dos ventajas destacadas respecto a las observaciones en campo: proporciona una descripción clara e imparcial de las plantas huésped (Huésped: organismo que aloja a otro, generalmente un parásito, dentro o sobre su cuerpo; o en su nido) en comparación con el néctar y presenta una representación objetiva de los huéspedes de polen inaccesibles para el observador. Sin embargo, cabe señalar que el análisis de polen también enfrenta desafíos logísticos. Los granos de polen de especies relacionadas, e incluso de diferentes géneros, a menudo son indistinguibles debido a su morfología general. Incluso la discriminación a nivel de familia requiere un nivel considerable de capacitación y práctica (Cane & Sipes 2006). Estos desafíos subrayan la importancia de abordar cuidadosamente la metodología utilizada en el análisis de polen, buscando precisión y eficacia para asegurar la validez de los resultados en los estudios sobre la dieta de las abejas.

Generalmente, se emplean diversas metodologías para la extracción del polen de las abejas que lo transportan. En este trabajo, se siguió la metodología propuesta por Caccavari & Cilla, 2010, con algunas adaptaciones. Hasta el momento, los métodos utilizados para separar el polen de las estructuras de recolección se basan en la remoción mecánica de las cargas mediante agujas de disección (Sedivy et al., 2008) y lavados sucesivos con etanol absoluto (EtOH) (Sipes & Tepedino 2005, Müller & Kuhlmann 2008).

La técnica desarrollada por Caccavari & Cilla(2010), se considera la más adecuada, ya que evita la manipulación completa del insecto al utilizar la remoción química como alternativa para separar el polen transportado en las estructuras de recolección de las abejas.

Después de la separación del polen de las estructuras portadoras, como las escopas, muchos investigadores recurren a una técnica llamada acetólisis para preparar los granos. La acetólisis consiste en la eliminación de los componentes orgánicos del polen mediante una mezcla de ácido acético y anhídrido acético en presencia de ácido sulfúrico, lo que deja expuesta la exina del grano de polen para su mejor observación y análisis. Sin embargo, el método acetolítico involucra el uso de sustancias altamente tóxicas y corrosivas, que generan reacciones químicas peligrosas tanto para quien lo aplica como para el medio ambiente. Estas sustancias liberan gases y efluentes con un alto grado de toxicidad, representando un riesgo significativo (Melendi et al., 2009). Debido a estos riesgos, en este trabajo se evita la acetólisis, optando en su lugar por el método de KOH (hidróxido de potasio). El método propuesto por Caccavari & Cilla(2010), es suficiente para observar e identificar los granos de polen sin recurrir a técnicas tan agresivas y peligrosas. El KOH permite la digestión de materiales orgánicos de manera más segura y menos perjudicial, facilitando la observación de las características esenciales del polen sin los riesgos asociados a la acetólisis.

En Argentina, se han llevado a cabo diversos estudios sobre el uso de recursos polínicos por parte de las abejas nativas. (Tellería, 1999; 2000) investigó este aspecto en la tribu Xylocopini, mientras que Tellería (2003) y Sarzetti & Genise (2011) se enfocaron en Emphorini. Vossler & Tellería (2010) abordaron el tema para Meliponini, y Dorado et al. (2011) realizaron estudios para Megachilini y Anthidiini. Cilla & Rolón (2012) se dedicaron a la tribu Centridini, Vossler (2013) exploró Exomalopsini. Además, se han realizado investigaciones específicas para los géneros *Melissoptila* (Cilla et al., 2006) y *Melissodes* (Cilla et al., 2007, 2011, 2012).

A pesar de esta amplia gama de estudios, hasta el momento no se han realizado trabajos que aborden los recursos polínicos específicamente para el género *Ancyloscelis* en Argentina. Este vacío resalta la necesidad de investigaciones específicas para completar el panorama de conocimiento sobre el comportamiento y la ecología de las abejas nativas en el país.

8.2. *Materiales y métodos*

8.2.1. *Muestreo de especies de abejas*

Se cuantificó la utilización de huésped mediante la identificación y conteo de polen de las cargas escopales femeninas de *Ancyloscelis*. Este estudio empleó tanto material de muestras recolectadas en el campo como muestras de ejemplares preservados en museos. En el primer caso se utilizaron especímenes recolectados en campo en diferentes localidades de Argentina. Para detalle de estos ejemplares colectados ver capítulo I, en la sección Jornada de búsqueda de ejemplares en Materiales y Métodos. Además, se contó el polen de especímenes depositados en diferentes instituciones. Para detalles de las instituciones ver capítulo II en Materiales y Métodos.

8.2.2. *Preparación y conteo de polen*

Con el propósito de evaluar la especialización en la recolección de polen por parte de las especies pertenecientes al género *Ancyloscelis*, se llevó a cabo un análisis de los contenidos escopales de las hembras.

El procedimiento comenzó colocando la estructura portadora de la carga escopal en un Eppendorf de 100 µl. Posteriormente se añadió una solución de KOH al 10%, hasta cubrir la pata. Esto se llevó a baño María a 40 °C por 5 minutos, agitando suavemente en su transcurso con varilla de vidrio. Luego se retiró del baño María y se extrajo la pata mientras se agrega agua destilada (incorporando pequeños chorros sobre la pieza para barrer los restos de polen) hasta llenar $\frac{3}{4}$ partes del Eppendorf. La muestra resultante fue centrifugada y lavada en varias ocasiones. Se tomaron tres gotas de esta preparación y se colocaron en un portaobjetos. A continuación, para el montaje se utilizó gelatina-glicerina con safranina como colorante. El material se observó con un microscopio óptico Lancet, con aumentos de 100x, 400x y 1000x.

Es importante destacar que este proceso de emplear KOH se utilizó específicamente para las escopas con abundante polen. En casos donde las escopas contenían cantidades reducidas de polen, se colocaron directamente en tubos Eppendorf con alcohol al 60% para eliminar posibles contenidos grasos adheridos a las paredes de los granos de polen. Posteriormente, se siguió el mismo procedimiento de tinción que con la técnica anterior.

Es importante señalar que este procedimiento también se aplicó al análisis del polen extraído de las anteras de algunas plantas. Posteriormente, este polen se utilizó para confirmar su coincidencia con el polen encontrado en las escopas de las abejas recolectadas. Para determinar los porcentajes de los distintos tipos de polen, se procedió al conteo de los granos presentes en todo el campo visual bajo un aumento específico. Asimismo, se tomaron microfotografías de los granos de polen para facilitar su identificación.

La identificación del polen se efectuó mediante la comparación con catálogos online especializados, como es el caso de Rcpol (Rede de Catálogos Polínicos online), disponible en [<https://rcpol.mn.ufrj.br/es/pagina-inicial/>], Roubik (1991), PalDat (Base de datos palinológica), disponible en: <https://www.paldat.org/>. PAL-TUC (Base de datos de polen), disponible en: <http://www.lillo.org.ar/recursos/soft/pal-tuc-pollen-database>. Además, se contó con la colaboración de expertos en Palinología, entre ellos Cecilia Macluf, Favio Vossler, Marta Morbelli e Isabel Vilanova, cuyo conocimiento fue fundamental. Otra técnica utilizada para la identificación consistió en comparar los granos de polen con muestras preparadas del Material de Referencia, es decir, de plantas coleccionadas en los sitios donde se observó la actividad de recolección de las abejas.

El grado de precisión en la identificación de los tipos polínicos varió según los grupos taxonómicos, ya que estos pueden estar constituidos tanto por especies únicas como por grupos de especies con granos de polen morfológicamente similares, lo cual, en algunos casos, impide su diferenciación precisa.

8.2.3. *Colección de plantas en campo*

Como complemento a este análisis, se colectaron plantas en el área de muestreo, las cuales fueron utilizadas para la elaboración de una colección de referencia. Esta colección constituye un recurso valioso para llevar a cabo un análisis comparativo con los granos de polen de las escopas de las especies de *Ancyloscelis*. Para la determinación de las plantas se contó con la ayuda de expertos como Pablo Torretta. También se utilizaron catálogos online como el del Instituto de Botánica Darwinion, <http://www.darwin.edu.ar/proyectos/floraargentina/fa.htm>. Este enfoque integral proporciona una comprensión más completa de la relación entre las abejas del género *Ancyloscelis* y las fuentes de polen disponibles en su entorno.

8.3. Resultados

8.3.1. Análisis de polen de las especies del género *Ancyloscelis*

Los registros encontrados fueron organizados en tablas, donde para cada especie de abejas del grupo *Ancyloscelis*, se consignó el lugar de recolección, los tipos morfológicos de los granos de polen, la cantidad de granos expresada en porcentaje y la planta huésped cuando se observó la recolección.

Las abejas del género *Ancyloscelis* exhiben diversos grados de especialización en la recolección de polen de distintas familias de plantas, principalmente Convolvulaceae y Pontederiaceae. Según los resultados obtenidos del análisis polínico, se puede concluir lo siguiente:

A. apiformis recolecta un 99,5% de polen de Convolvulaceae. La mayoría son granos tricolpados esferoidales con ornamentación reticulada (Figuras IV.1 A-F). En la muestra de San Juan, se encontró un porcentaje relativamente alto (44%) de granos pantoporados, esferoidales, fenestrados (Tabla V.1). Las abejas recolectadas en Saenz Peña, Tres de Febrero, Buenos Aires, presentan algunos granos pantoporados equinado pero en menor proporción (1,9%) (Tabla V.1), lo cual podría deberse a otro género de Convolvulaceae, ya que estas características coinciden con las especificadas para la familia (Chiarini & Ariza Espinar, 2006; Romeiro et al., 2023). Además las abejas de este lugar fueron observadas colectando polen en flores de *Convolvulus arvensis* L. (Tabla V.1)

A. wheeleri recolecta 100% polen de plantas de la familia Convolvulaceae (Tabla V.2). Los granos de polen observados son policolpados, esferoidales y de ornamentación reticulada (Figura IV.2 A y B). Géneros como *Merremia* y *Aniseia* presentan polen 3(6)-colpado en el caso de *Merremia* y policolpado en el caso de *Aniseia* (Leite et al., 2005; Chiarini & Ariza Espinar, 2006 ; Romeiro et al., 2023). Sin embargo, el tamaño de la muestra fue muy pequeño, ya que el material provino de la colección en la que se encontraba depositado.

A. romeroi recolecta un 95% de polen de Convolvulaceae (Tabla IV.3). La mayoría de los granos de polen analizados son periporados, esferoidales y reticulados (Figura IV. 3 A y B). En la muestra colectada en Resistencia, Chaco, los granos de polen son tricolpados, esferoidales y reticulados (Figura IV. 3B), pertenecientes también a Convolvulaceae, pero posiblemente de otro género (Leite et al., 2005; Chiarini & Ariza Espinar, 2006 ; Romeiro et al., 2023). Además, en esta muestra se encontró un 11% de polen monosulcado y un 1% de polen pantoporado equinado. Este último podría deberse a otro género de Convolvulaceae (Leite et al., 2005; Chiarini & Ariza Espinar, 2006; Romeiro et al., 2023), pero debido a los bajos porcentajes, se desestimó en el conteo.

A. panamensis recolecta un 95% de polen de Convolvulaceae (Tabla IV.4). La mayoría de los granos de polen analizados son tricolpados, esferoidales y reticulados (Figura IV.4 A y B). Sin embargo, el tamaño de la muestra era muy pequeño, ya que el material estaba depositado en la colección. Los granos de polen monosulcados fueron desestimados en el conteo final debido a su bajo porcentaje.

A. hertigi se caracteriza por recolectar 98% de polen de Convolvulaceae (Tabla IV.5). Los datos muestran diferentes porcentajes debido a que cada morfotipo puede estar representado por géneros diferentes de Convolvulaceae, ya que las características son similares los géneros dentro de esta familia de plantas (Leite et al., 2005; Chiarini & Ariza Espinar, 2006 ; Romeiro et al., 2023). En esta muestra predominan los granos tricolpados, esferoidales y con ornamentación reticulada (Figura IV.5 C Y D), así como granos pantoporados esféricos con ornamentación equinada (Figura IV.5 A Y B), también hay granos monosulcados pero se desestima debido al bajo porcentaje(1%).

A. globulifera recolecta un 100% de polen de Convolvulaceae (Tabla IV.6), cuyos granos de polen son tricolpados, esferoidales y reticulados (Figura IV.6 Ay B). Sin embargo el tamaño de la muestra contenía pocos granos ya que el material estaba en la colección.

En el caso de *A. nigricornis*, no se realizó un conteo exhaustivo debido a la escasa cantidad de granos de polen disponibles. Sin embargo, los pocos granos observados mostraron características que coinciden con la familia Convolvulaceae (Leite et al., 2005; Chiarini & Ariza Espinar, 2006; Romeiro et al., 2023), presentando una morfología tricolpada, esferoidal y con ornamentación reticulada. Aunque los datos son limitados, estos hallazgos sugieren una posible afinidad de esta especie con plantas de la familia Convolvulaceae.

Las especies *A. mesopotamica* (Tabla IV. 7) ,*A halictoides* (Tabla IV. 8), *A. bonariensis* (Tabla IV. 9) y *A. holmbergi* (Tabla IV. 10) , todas colectan 100% polen de *Pontederia* (Pontederiaceae). Los granos tienen las mismas características, son monosulcados y disulcados, elipsoidales , con ornamentación con verrugas o microverrugos (Figuras IV. 7; Figuras IV. 8; Figuras IV. 9; Figuras IV. 10). Los granos analizados de la planta presentan diferentes tamaños, los provenientes de estambres cortos 33-38 um y los de estambres largos entre 41-47 um. Además las abejas de esta especie se observaron en el campo recolectando polen de las plantas del género *Pontederia*. Esta especialización probablemente está relacionada con adaptaciones en las estructuras bucales de estas abejas, permitiéndoles extraer polen de las flores estrechas y tubulares de Pontederiaceae de manera eficiente.

En conclusión las abejas del género *Ancylloscelis* muestran una fuerte especialización en la recolección de polen de Convolvulaceae y Pontederiaceae, lo que refleja adaptaciones

morfológicas específicas que facilitan la recolección de polen de estas familias de plantas. Esta especialización es crucial tanto para la supervivencia y reproducción de las abejas como para la polinización eficiente de las plantas que dependen de ellas.

Tabla IV 1: Registros de *Ancyloscelis apiformis* donde se consigna el lugar de recolección, los tipos morfológicos de los granos de polen, la identificación a nivel de familia, la cantidad de granos expresada en porcentaje y la planta huésped .

<i>Muestra</i>	<i>Lugar</i>	<i>Tipos Morfológicos</i>	<i>Identificación</i>	<i>Nº de granos</i>	<i>%</i>	<i>Planta huésped</i>
1	Montevideo Uruguay	Tricolpado; esferoidal; reticulado(Figura IV.1A y B)	Convolvulaceae	360	100	
2	San Juan	Tricolpado; esferoidal; microreticulado(Figura IV.1C)	Convolvulaceae	15	55,6	
		Tricolporado; esferoidal; fenestrado(Figura IV.1C)	Convolvulaceae	12	44,4	
3	Puerto Tirol Chaco	Tricolpado; esferoidal; reticulado (Figura IV. 1 D y F)	Convolvulaceae	120	100	
4	Colonia Benítez. Chaco	Tricolpado; esferoidal; reticulado	Convolvulaceae	10	100	
5	Tres de Febrero, Buenos Aires	Tricolpado; esferoidal; reticulado (Figura IV. 1 E)	Convolvulaceae	500	99	<i>Convolvulus arvensis</i> L.
		Pantoporado; esferoidal; equinado		5	1	
6	Tres de Febrero. Buenos Aires	Tricolpado; esferoidal; reticulado (Figura IV. 1 E)	Convolvulaceae	180	98,90	<i>Convolvulus arvensis</i> L.
		Pantoporado; Equinado	Convolvulaceae	2	1,10	
7	Tres de Febrero. Buenos Aires	Tricolpado; esferoidal; reticulado (Figura IV. 1 E)	Convolvulaceae	206	100	<i>Convolvulus arvensis</i> L.
8	Tres de Febrero. Buenos Aires	Tricolpado; esferoidal; reticulado (Figura IV. 1 E)	Convolvulaceae	100	98,03	<i>Convolvulus arvensis</i> L.
		Pantoporado; equinado	Convolvulaceae	2	1,9	

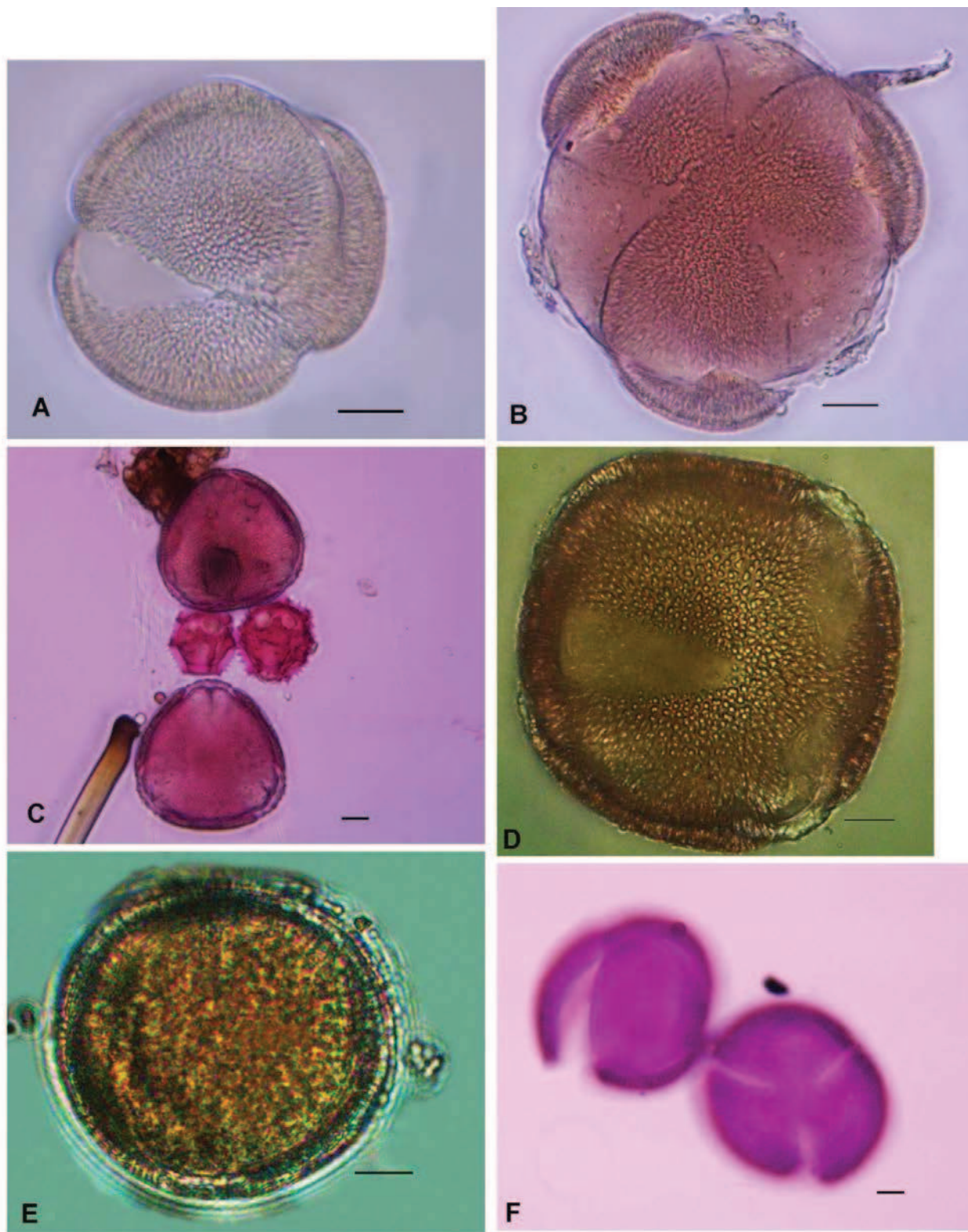


Figura IV 1. Tipos polínicos recolectados por *A. apiformis*. **A.** Polen tricolpado, vista ecuatorial, Montevideo 1000x. **B.** Polen tricolpado, vista polar, Montevideo 1000x. **C.** Polen tricolpado y polen tricolporado, San Juan 400x. **D.** Polen tricolpado, Puerto Tirol, Chaco 1000x. **E.** Polen tricolpado, Tres de Febrero, Buenos Aires 1000x. **F.** Polen tricolpado, Puerto Tirol, Chaco 400x. Escalas: 10 μ m. Imágenes obtenidas con microscopio óptico.

Tabla IV 2: Registros de *Ancyloscelis wheeleri* donde se consigna el lugar de recolección, los tipos morfológicos de los granos de polen, la identificación a nivel de familia, la cantidad de granos expresada en porcentaje y la planta huésped .

<i>Muestra</i>	<i>Lugar</i>	<i>Tipos de granos</i>	<i>Identificación</i>	<i>Nº de granos</i>	<i>%</i>	<i>Planta huésped</i>
<i>1</i>	Panamá	Pericolpado; esferoidal; reticulado (Figura IV.2 A y B)	Convolvulaceae	36	100	

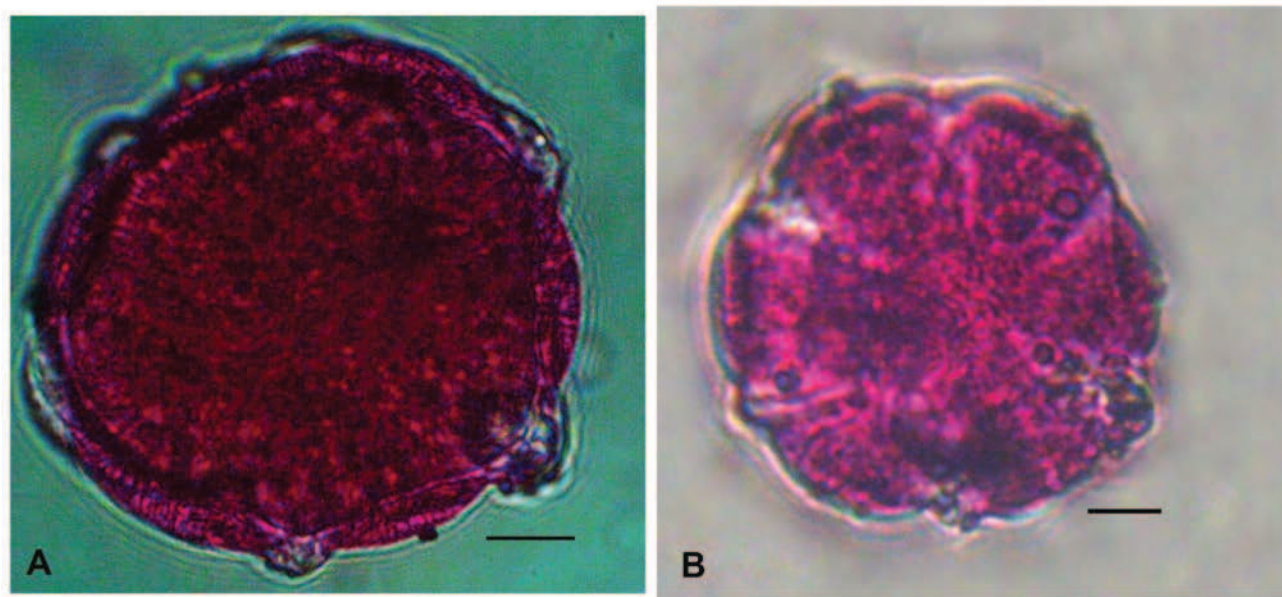


Figura IV 2. Tipos polínicos recolectados por *A. wheeleri*. **A.** Polen pericolpado, vista polar 1000x **B.** Polen pericolpado, vista polar 400x . Escala: 10 μ m. Imágenes obtenidas con microscopio óptico.

Tabla IV 3: Registros de *Ancyloscelis romeroi* donde se consigna el lugar de recolección, los tipos morfológicos de los granos de polen, la identificación a nivel de familia, la cantidad de granos expresada en porcentaje y la planta huésped .

<i>Muestra</i>	<i>Lugar</i>	<i>Tipos de granos</i>	<i>Identificación</i>	<i>Nº de granos</i>	<i>%</i>	<i>Planta huésped</i>
1	Buenos Aires, Pdo. de Tornquist. Ruta 76 ventana	Periporado; esferoidal; reticulado(Figura IV.3A)	Convolvulaceae	218	100	
2	Buenos Aires, Pdo. Tornquist, Ruta 76 ventana	Periporado; esferoidal; reticulado (Figura IV.3A)	Convolvulaceae	400	100	
3	Resistencia Chaco	Tricolpado; reticulado esferoidales (Figura IV.3B)	Convolvulaceae	30	85	
		Monosulcado		4	11,4	
		Pantoporado; equinado	Convolvulaceae	1	2,85	

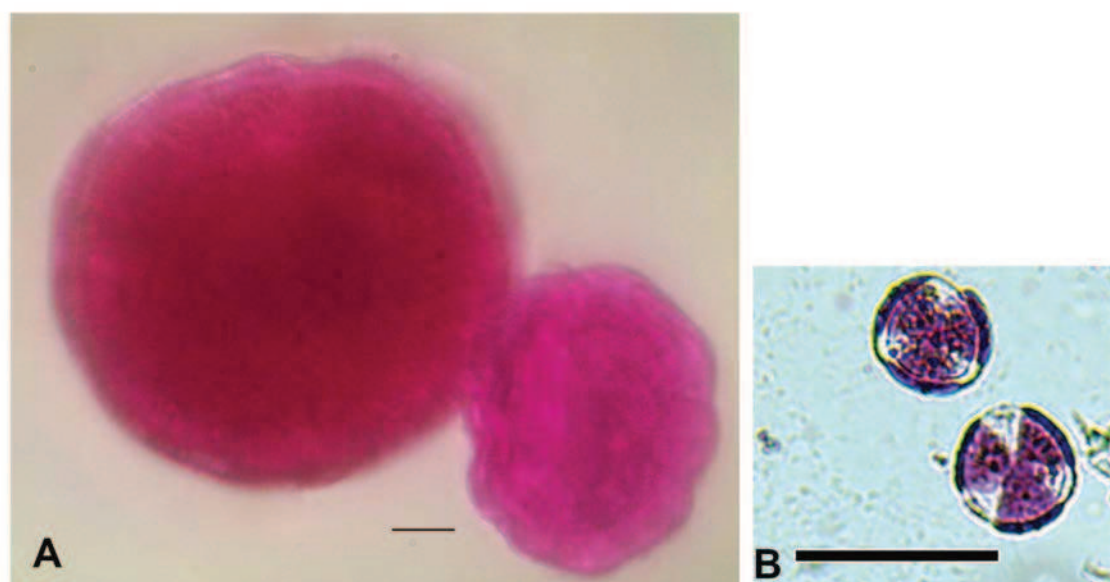


Figura IV 3 Tipos polínicos recolectados por *A. romeroi*. **A.** Polen periporado, Buenos Aires 1000x Escala: 10 μ m. **B.** Polen tricolpado, Resistencia Chaco 100x Escala: 100 μ m. Imágenes obtenidas con microscopio óptico.

Tabla IV 4: Registros de *A. panamensis* donde se consigna el lugar de recolección, los tipos morfológicos de los granos de polen, la identificación a nivel de familia, la cantidad de granos expresada en porcentaje y la planta huésped .

<i>Muestra</i>	<i>Lugar</i>	<i>Tipos de granos</i>	<i>Identificación</i>	<i>Nº de granos</i>	<i>%</i>	<i>Planta huésped</i>
<i>1</i>	Panamá.	tricolpado esferoidal reticulado (Figura IV.4 A, B)	Convolvulaceae	98	95,1 5	
		monosulcado		5	4,85	

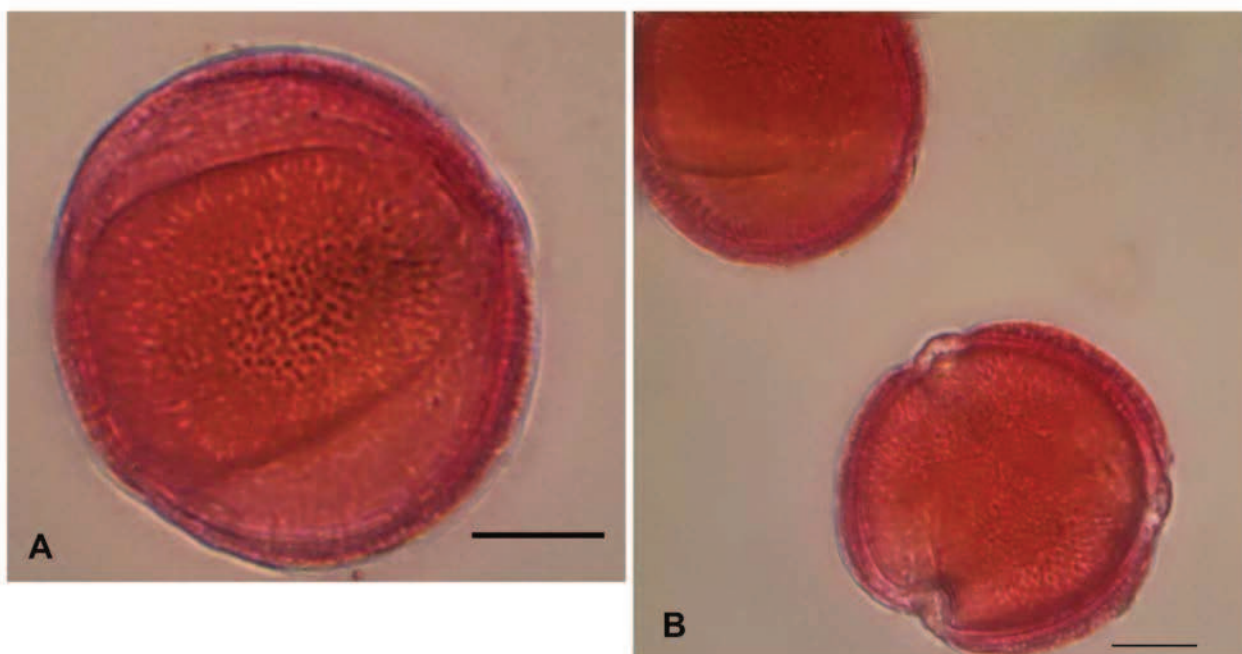


Figura IV 4. Tipos polínicos recolectados por *A. panamensis*. **A.** Polen tricolpado, vista ecuatorial, Panamá 1000x. **B.** Polen tricolpado, vista polar ,Panamá 1000x. Escala: 10 μ m. Imágenes obtenidas con microscopio óptico.

Tabla IV 5: Registros de *A. hertigi* donde se consigna el lugar de recolección, los tipos morfológicos de los granos de polen, la identificación a nivel de familia, la cantidad de granos expresada en porcentaje y la planta huésped.

<i>Muestra</i>	<i>Lugar</i>	<i>Tipos de granos</i>	<i>Identificación</i>	<i>Nº de granos</i>	<i>%</i>	<i>Planta huésped</i>
1	Costa Rica	Morfotipo1: Pantoporado; esferoidal; equinado (Figura IV.5 A)	Convolvulaceae	132	44,6	
		Morfotipo2: Pantoporado; esferoidal; equinado (Figura IV.5 B)	Convolvulaceae	2	0,6	
		Morfotipo3: tricolpado; esferoidal; reticulado (Figura IV.5 C)	Convolvulaceae	140	47	
		Morfotipo4: tricolpados, Esferoidal (Figura IV.5 D)	Convolvulaceae	21	7	
		Morfotipo5: monosulcado; elipsoidal (Figura IV.5 E)		1	0,3	
2	Costa Rica	Morfotipo 3: tricolpado; esferoidal ; reticulado	Convolvulaceae	375	98	
		Morfotipo2: Pantoporado, esferoidal; equinado	Convolvulaceae	2	0,5	
		Morfotipo 5: monosulcado elipsoidal		5	1,3	

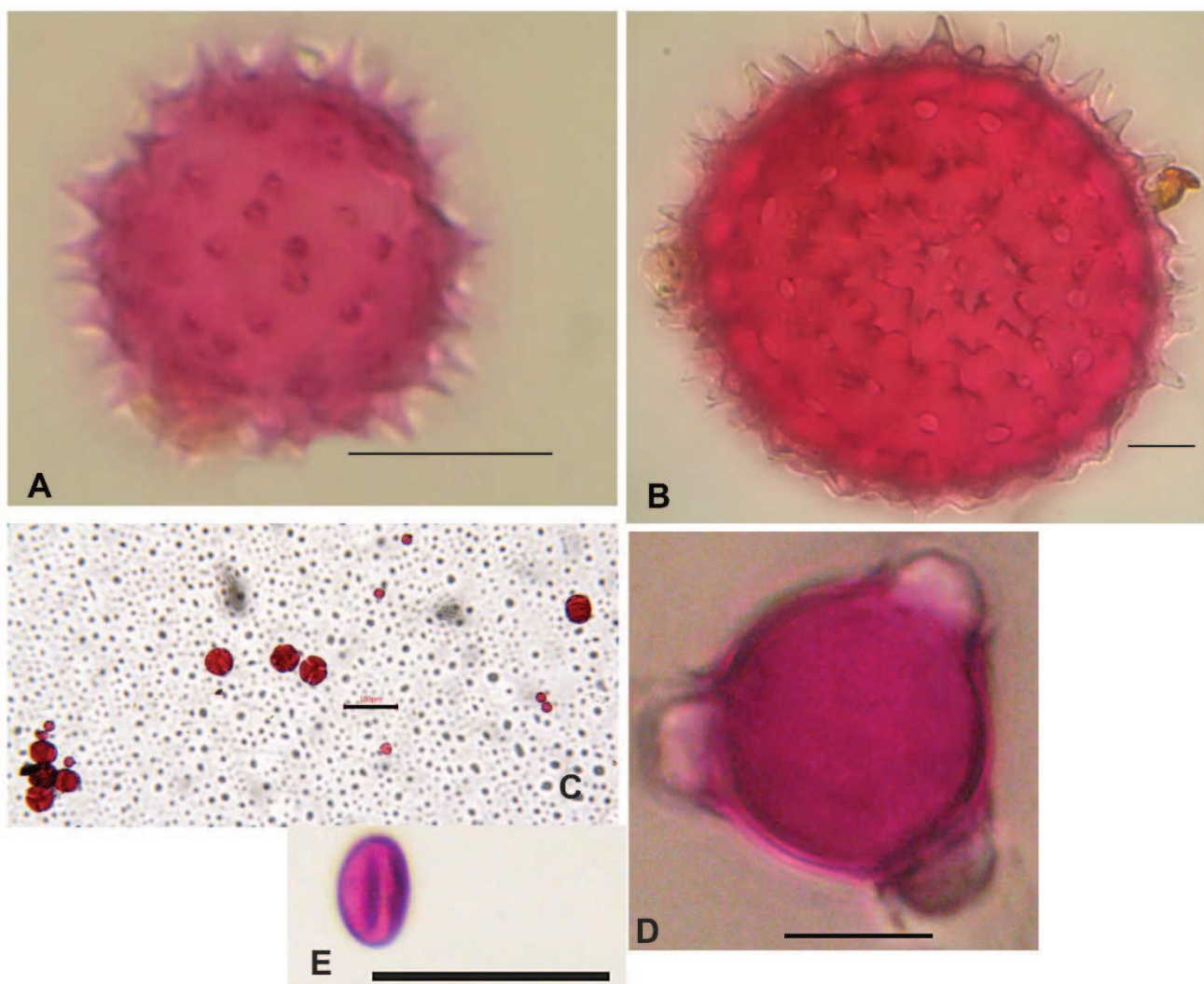


Figura IV 5. Tipos polínicos recolectados por *A. hertigi*. **A.** Polen pantoporado, morfotipo 1, **B.** Polen pantoporado morfotipo 2, **C.** Polen tricolpado, morfotipo 3, 100x. 10 μ m. **D.** Polen tricolpado morfotipo 4, **E.** Polen monosulcado, morfotipo 5. Escala: 1000x A, B y D 10 μ m. Escala: E 100x escala: 100 μ m. Imágenes obtenidas con microscopio óptico.

Tabla IV 6: Registros de *A. globulifera* donde se consigna el lugar de recolección, los tipos morfológicos de los granos de polen, la identificación a nivel de familia, la cantidad de granos expresada en porcentaje y la planta huésped .

<i>Muestra</i>	<i>Lugar</i>	<i>Tipos de granos</i>	<i>Identificación</i>	<i>Nº de granos</i>	<i>%</i>	<i>Planta huésped</i>
<i>1</i>	Venezuela	Tricolpado Esferoidales reticulado (Figura IV.6 A, B)	Convolvulaceae	741	100	

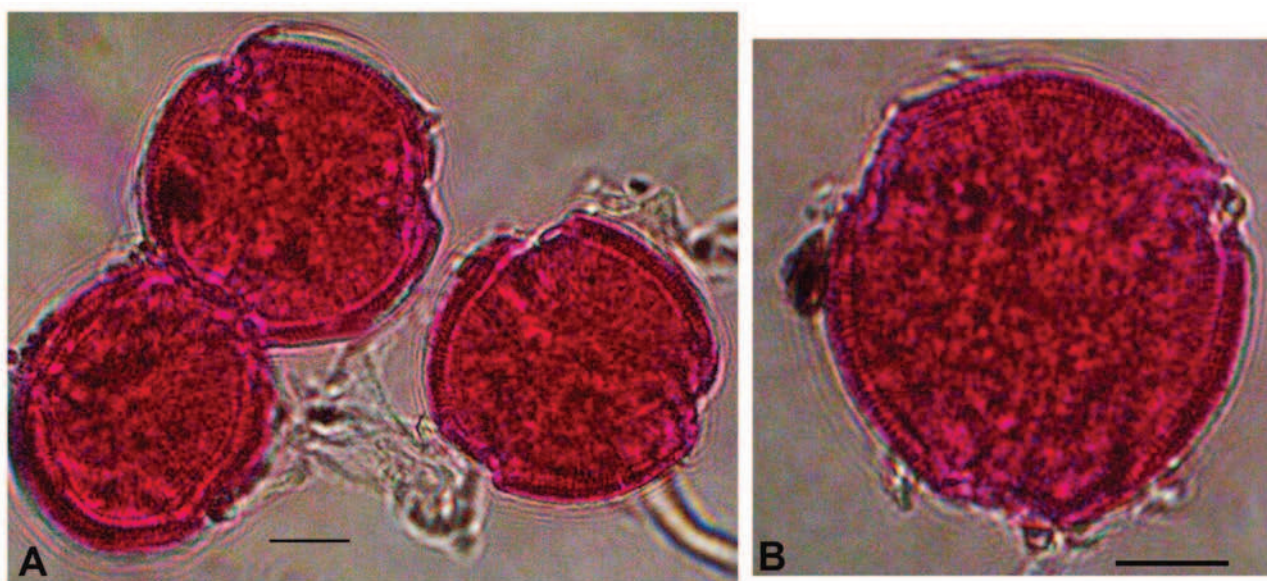


Figura IV 6 . Tipos polínicos recolectados por *A. globulifera*. **A.** Polen tricolpado. 1000x **B** Polen tricolpado en vista polar. 1000x. Escala 10 μ m. Imágenes obtenidas con microscopio óptico.

Tabla IV 7: Registros de *A. mesopotámica*, donde se consigna el lugar de recolección, los tipos morfológicos de los granos de polen, la identificación a nivel de familia, la cantidad de granos expresada en porcentaje y la planta huésped .

<i>Muestra</i>	<i>Lugar</i>	<i>Tipos de granos</i>	<i>Identificación</i>	<i>Nº de granos</i>	<i>%</i>	<i>Planta huésped</i>
<i>I</i>	Buenos Aires. Tigre	Monosulcado y disulcados; elipsoidal; verrucosa (Figura IV.7)	Pontederiaceae	4776	100	

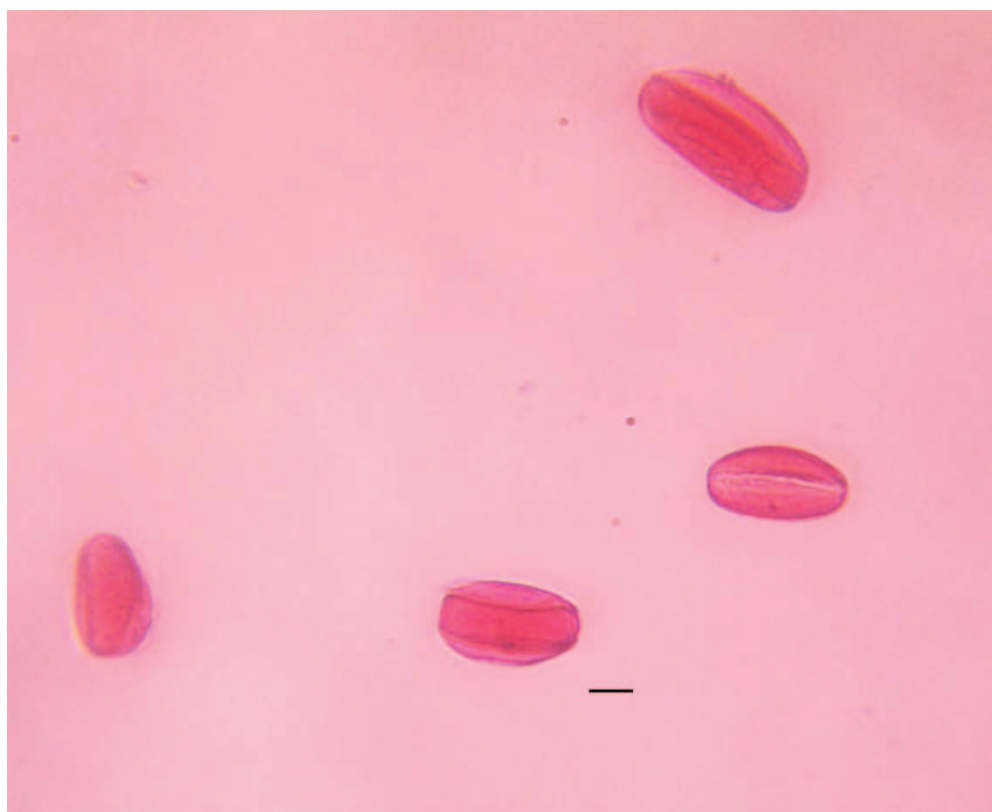


Figura IV.7 Tipos polínicos recolectados por *A. mesopotámica*. Polen monosulcado, Buenos Aires Tigre. 400x. Escala:10 μ m. Imagen obtenida con microscopio óptico.

Tabla IV 8: Registros de *A. halictoides*, donde se consigna el lugar de recolección, los tipos morfológicos de los granos de polen, la identificación a nivel de familia, la cantidad de granos expresada en porcentaje y la planta huésped .

<i>Muestra</i>	<i>Lugar</i>	<i>Tipos de granos</i>	<i>Identificación</i>	<i>Nº de granos</i>	<i>%</i>	<i>Planta huésped</i>
<i>1</i>	Barranqueras Chaco	Monosulcado y disulcados elipsoidal verrucosa (Figura IV.8 A, B)	Pontederiaceae	780	100	<i>Pontederia azurea</i> y <i>Pontederia crassipes</i>

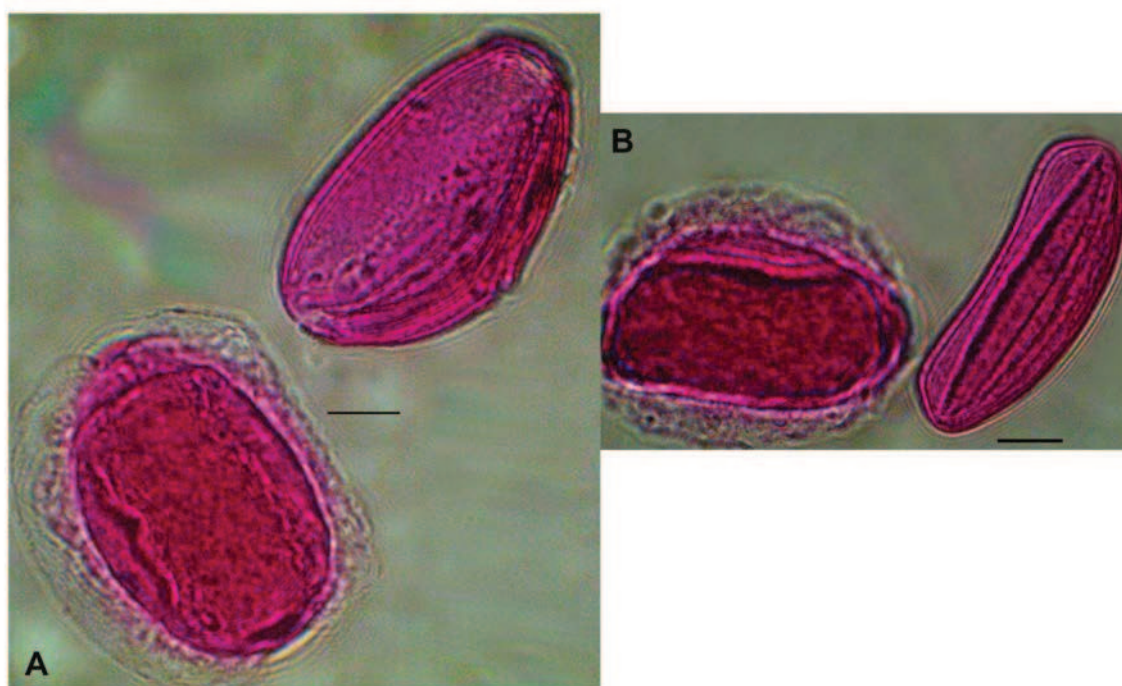


Figura IV 8. Tipos polínicos recolectados por *A. halictoides*. **A.** Polen monosulcado, Barranqueras, Chaco. 1000x. **B.** Polen monosulcado, Barranqueras, Chaco. A. 1000x . Escala 10 μ m. Imágenes obtenidas con microscopio óptico.

Tabla IV 9: Registros encontrados de la especie *A. bonariensis*, donde se consignó el lugar de recolección, los tipos morfológicos de los granos de polen, la identificación a nivel de familia, la cantidad de granos expresada en porcentaje y la planta huésped .

<i>Muestra</i>	<i>Lugar</i>	<i>Tipos de granos</i>	<i>Identificación</i>	<i>Nº de granos</i>	<i>%</i>	<i>Planta huésped</i>
1	Puerto Tirol, Chaco	Monosulcado y disulcados; elipsoidal; verrucosa (Figura IV.9 A)	Pontederiaceae	1600	100	<i>Pontederia cordata</i>
2	Colonia Benitez, Chaco	Monosulcado y disulcados; elipsoidal; verrucosa (Figura IV.9 B- D)	Pontederiaceae	1570	100	<i>Pontederia cordata</i>
3	Puerto Tirol, Chaco	Monosulcado y disulcados; elipsoidal; verrucosa (Figura IV.9 A)	Pontederiaceae	2000	100	<i>Pontederia cordata</i>
4	Tres Marias, Formosa	Monosulcado y disulcados; elipsoidal; verrucosa (Figura IV.9B)	Pontederiaceae	2000	100	
5	Buenos Aires, Tigre	Monosulcado y disulcados elipsoidal verrucosa	Pontederiaceae	1000	100	<i>Pontederia cordata</i>
6	Colonia Elisa. Chaco	Monosulcado y disulcados; elipsoidal; verrucosa	Pontederiaceae	1500	100	<i>Pontederia azurea</i>

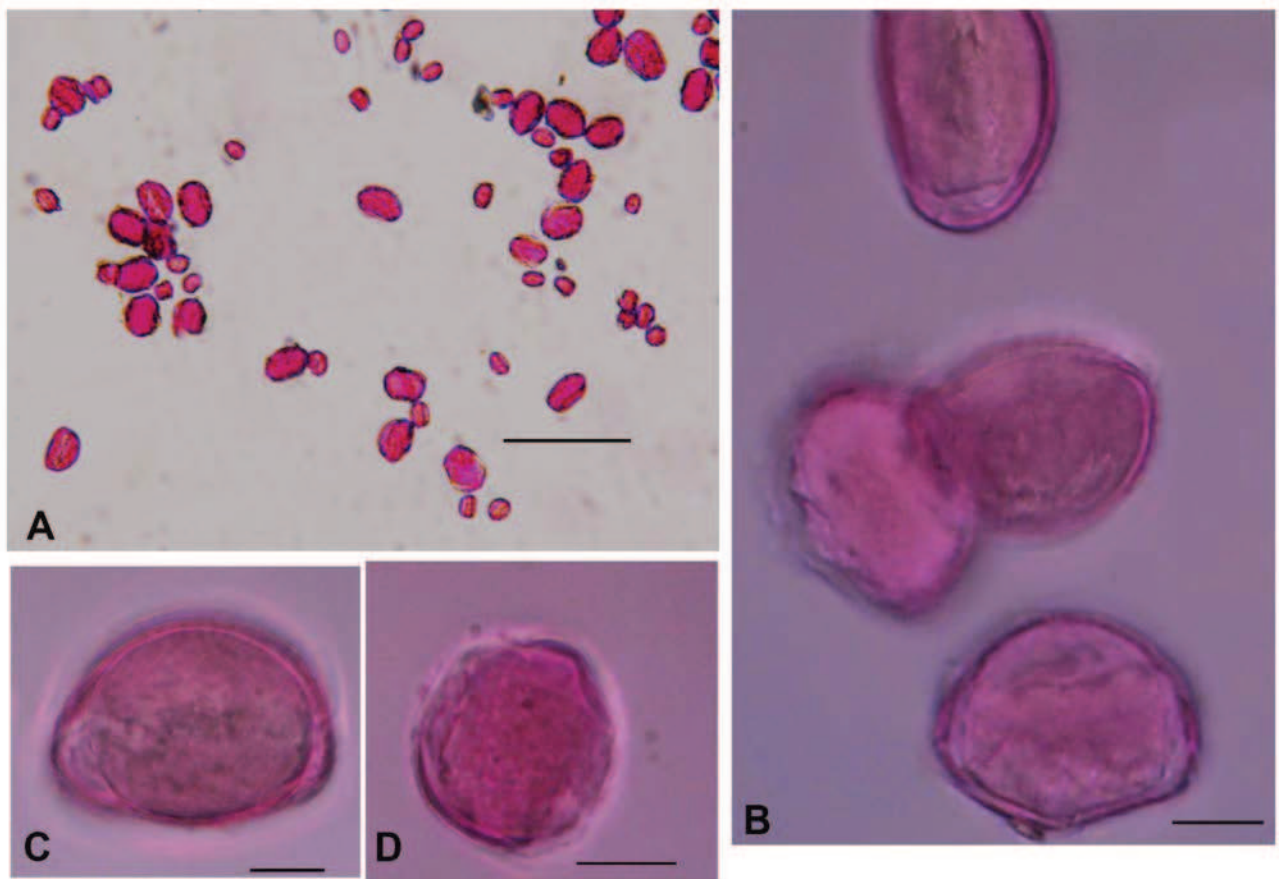


Figura IV 9. Tipos polínicos recolectados por *A. bonariensis*. **A.** Polen monosulcado, vista varios granos, Puerto Tirol, Chaco 100x. **B.** Polen monosulcado, vista varios granos, Colonia Benítez, Chaco. 1000x. **C.** Polen monosulcado, vista ecuatorial, Colonia Benítez, Chaco. 1000x. **D.** Polen monosulcado, vista polar, Colonia Benítez, Chaco. 1000x. Escala: A:100 μ m; Escala: B-D:10 μ m. Imágenes obtenidas con microscopio óptico.

Tabla IV 10: Registros de *A. holmbergi*, donde se consigna el lugar de recolección, los tipos morfológicos de los granos de polen, la identificación a nivel de familia, la cantidad de granos expresada en porcentaje y la planta huésped .

<i>Muestra</i>	<i>Lugar</i>	<i>Tipos de granos</i>	<i>Identificación</i>	<i>Nº de granos</i>	<i>%</i>	<i>Planta huésped</i>
1	Puerto Tirol, Chaco	Monosulcado y disulcados; elipsoidal; verrucosa (Figura IV.10 A, B)	Pontederiaceae	1000	100	<i>Pontederia cordata</i>
2	Puerto Tirol, Chaco	Monosulcado y disulcados; elipsoidal; verrucosa (Figura IV.10 A, B)	Pontederiaceae	1500	100	<i>Pontederia cordata</i>
3	Puerto Tirol, Chaco	Monosulcado y disulcados; elipsoidal; verrucosa (Figura IV.10 A, B)	Pontederiaceae	1800	100	<i>Pontederia cordata</i>
4	Fontana, Chaco	Monosulcado y disulcados; elipsoidal; verrucosa	Pontederiaceae	2000	100	

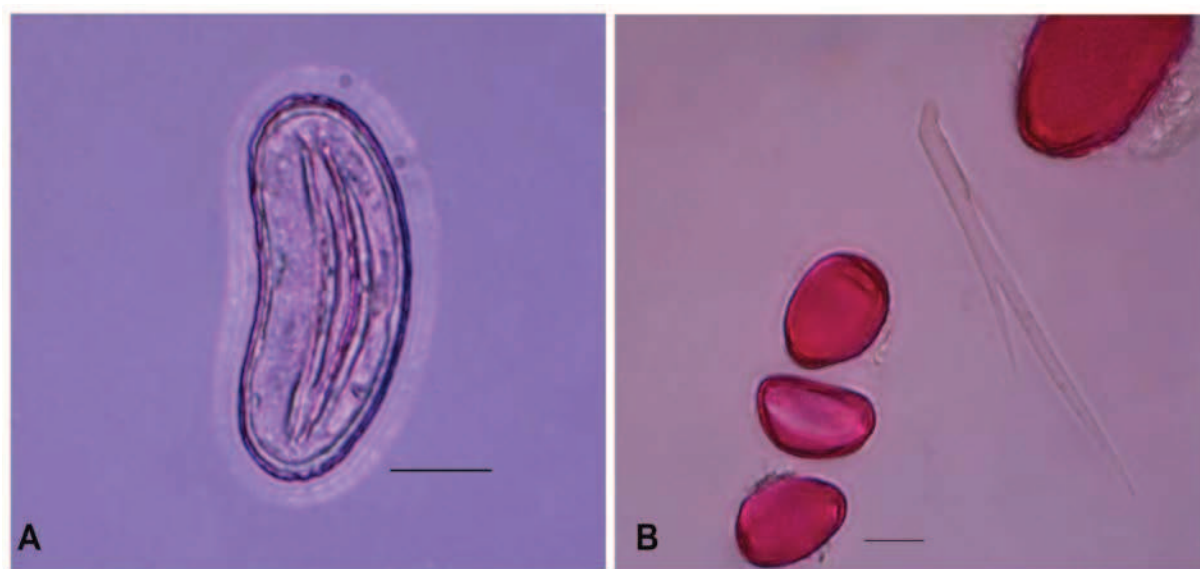


Figura IV 10. Tipos polínicos recolectados por *A. holmbergi*. **A.** Polen monosulcado, vista polar, Puerto Tirol, Chaco 1000x. **B.** Polen monosulcado, vista de varios granos, Puerto Tirol, Chaco 1000x. Escala: 10u µm. Imágenes obtenidas con microscopio óptico.

8.3.2. Análisis del polen de plantas visitadas

Se analizó el polen de las plantas en las que se observó a las abejas recolectándolo. Se obtuvieron estambres de *Convolvulus arvensis* L. de la familia Convolvulaceae (Figura IV. 11) y de *Pontederia azurea* Sw. (Figura IV.12) de la familia Pontederiaceae. Los granos de polen de *Convolvulus arvensis* L. son tricolpados, esferoidales y presentan una ornamentación reticulada. Por otro lado, los granos de polen extraídos de *Pontederia* son monosulcados o disulcados, elipsoidales, con ornamentación de verrucosa y microverrucosas. Además, los granos de polen presentan diferentes tamaños según provengan de estambres cortos o largos.



Figura IV 11. Planta *Convolvulus arvensis* L. donde se colectó a *A. apiformis*. Tres de Febrero, Buenos Aires. **A.** vista general de la planta. **B.** detalle de la flor y hojas. Imágenes obtenidas con una cámara digital profesional.

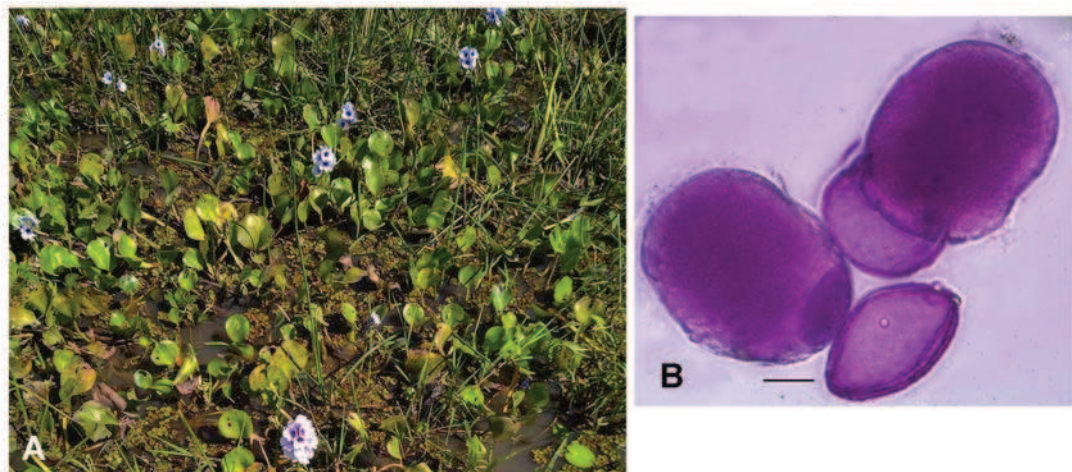


Figura IV 12. **A.** Planta *Pontederia azurea* Sw. donde se colectó abejas de *A. halictoides*, *A. holmbergi* y *A. mesopotámica*. Imagen obtenida con una cámara digital profesional. **B.** Polen de *Pontederia azurea* Sw. 1000x. Escala: 10 μ m. Imagen obtenida con microscopio óptico.

8.4. *Discusión*

Este capítulo analiza la relevancia del polen en la nutrición de las abejas del género *Ancyloscelis*, destacando su papel como fuente principal de sustento para su desarrollo. A lo largo del capítulo, se ha demostrado que el análisis de polen es una estrategia directa y efectiva para estudiar la dieta de estas abejas, a pesar de los desafíos para diferenciar los granos de polen entre especies cercanas. Se ha subrayado la eficacia de la metodología propuesta por Caccavari & Cilla (2010), en contraste con otros enfoques, como los de Sipes & Tepedino (2005), Müller & Kuhlmann (2008) y Sedivy et al. (2008), que utilizan técnicas de remoción mecánica y que no han resultado completamente eficientes para la observación precisa de los granos de polen.

Se enfatiza la importancia de una extracción meticulosa del material polínico de las estructuras recolectoras para evaluar las preferencias alimentarias de las abejas. La técnica de extracción de polen desarrollada por Caccavari & Cilla (2010) ha permitido analizar de manera eficiente el contenido polínico de las escopas sin dañar el material. Este procedimiento se concentra exclusivamente en el contenido de las escopas para evitar la contaminación de las muestras, ya que el polen puede acumularse en el cuerpo piloso de la abeja durante sus visitas a las plantas. La separación de las estructuras recolectoras asegura que la técnica sea limpia y efectiva, minimizando el riesgo de incluir en la dieta taxones que no son seleccionados activamente.

Además, se menciona el uso del HOK para disolver sustancias aglutinantes y separar el polen adherido a las estructuras de transporte, preservando la integridad de la exina y manteniendo las estructuras de las abejas intactas.

En Argentina, se señala la escasez de estudios centrados en el uso de recursos polínicos específicamente por el género *Ancyloscelis*, a pesar de la existencia de numerosas investigaciones sobre abejas nativas, las cuales se han enfocado principalmente en los Meliponinos. Este vacío en la investigación subraya la necesidad de estudios dedicados para ampliar el conocimiento sobre el comportamiento y la ecología de estas abejas nativas.

Los resultados obtenidos sugieren que las abejas del género *Ancyloscelis* tienen una dieta predominantemente basada en polen de las familias Pontederiaceae y Convolvulaceae, lo que indica una selección alimentaria restringida con posibles implicaciones para su supervivencia y reproducción. Estos resultados coinciden con estudios previos, como los de Michener (1974); Torchio (1974); Bullock et al. (1991); Schlindwein & Wittmann (1995), y Alves dos Santos &

Wittmann (1999), que encontraron que estas abejas están asociadas principalmente a plantas de las familias Convolvulaceae, Pontederiaceae y Cactaceae.

El grupo formado por las especies *Ancyloscelis apiformis*, *A. wheeleri*, *A. romeroi*, *A. panamensis*, *A. hertigi*, *A. globulifera* y *A. nigricornis* se asocia con plantas de la familia Convolvulaceae. Los granos de polen recolectados por estas especies son mayoritariamente tricolpados, esferoidales, con ornamentación reticulada, así como granos periporados, esferoidales y también reticulados.

El grupo asociado a las setas en ganchos en la probóscide, que incluye a especies como *A. mesopotamica*, *A. halictoides*, *A. bonariensis* y *A. holmbergi*, demuestra una especialización exclusiva en la recolección de polen de Pontederiaceae. Los granos de polen que recolectan tienen características uniformes: son monosulcados y disulcados, elipsoidales, con ornamentación de verrugas o microverrugas. El hallazgo de un 100% de este tipo de polen en las muestras fortalece la asociación de estas abejas con esta familia de plantas. Además, estos resultados coinciden con estudios previos de Alves dos Santos & Wittmann (1999), y Alves dos Santos (2002, 2003), quienes describen a las especies *A. halictoides*, *A. mesopotamica* y *A. ursinus* recolectando polen de *Pontederia*.

Estos resultados marcan el comienzo de un entendimiento más profundo de la relación entre las abejas *Ancyloscelis* y las fuentes de polen, resaltando la necesidad de investigaciones adicionales para explorar esta dinámica y cómo estas abejas se adaptan a la variabilidad en la disponibilidad de polen.

Por último, se anticipa que en el capítulo V se abordarán hipótesis filogenéticas para comprender la evolución de la elección de huésped por parte las abejas del género *Ancyloscelis*, prometiendo aportar datos valiosos sobre la adaptación y selección de recursos en estas abejas.

8.5. Bibliografía

- Alves Dos Santos, I. (2002). Flower-visiting bees and the breakdown of the tristylous breeding system of *Eichhornia azurea* (Swartz) Kunth (Pontederiaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 77(4), 499-507.
- Alves-dos-Santos, I. (2003). Adaptations of bee proboscides for collecting pollen from Pontederiaceae flowers. In G. A. R. Melo & I. Alves-dos-Santos (Eds.), *Apoidea neotropica: Homenagem aos 90 anos de Jesus Santiago Moure* (pp. 257–263). Editora UNESC.
- Alves-dos-Santos, I., & Wittmann, D. (1999). The proboscis of the long-tongued *Ancyloscelis* bees (Anthophoridae/Apoidea), with remarks on flower visits and pollen collecting with the mouthparts. *Journal of the Kansas Entomological society*, 72, 277–288.
- Bullock, S. H., Ayala, R., Rodríguez González, G., Palacios Chávez, R., Ramos Zamora, D., Quiroz García, D. I., & Sánchez, M. (1991). Nest provision and pollen foraging in three Mexican species of solitary bees (Hymenoptera, Apoidea). *Pan-Pacific Entomologist*, 67(3), 171–176.
- Caccavari, M., & Cilla, G. (2010). Remoción química como nueva alternativa a la remoción mecánica para el estudio del polen transportado en las escopas de abejas silvestres. *Revista Del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 12(2), 255–262.
- Cane, J. H., & Sipes, S. (2006). Characterizing floral specialization among bees: Analytical methods and a revised lexicon for oligolecty. In M. Waser & J. Ollerton (Eds.), *Plant-pollinator interactions: From specialization to generalization* (pp. 99–122). The University of Chicago Press.
- Chiarini, F., & Ariza Espinar, L. (2006). Flora fanerogámica Argentina: Programa ProFlora (Conicet). Angiospermae, Dicotyledoneae: 249. Convolvulaceae. *Museo Botánico, IMBIV*, 96, 1–81.
- Cilla, G., Caccavari, M., & Roig Alsina, A. (2006). Estudios preliminares del polen transportado en las escopas de abejas silvestres de la especie *Melissoptila bonaerensis* Holmberg (Hymenoptera: Eucerini). En *Resúmenes de las IX Jornadas de Ciencias Naturales del Litoral* (p. 121). Entre Ríos, Argentina.
- Cilla, G., Caccavari, M., Bartoloni, N. J., & Roig Alsina, A. (2012). The foraging preferences of two species of *Melissodes* Latreille (Hymenoptera, Apidae, Eucerini) in farmed sunflower in Argentina. *Grana*, 51(1), 63-75.
- Cilla, G., & Rolón, G. (2012). Macroscopic and microscopic studies of the nests and the stages involved in the nesting process of *Centris muralis* Burmeister (Hymenoptera: Apidae: Centridini) bee in the adobe walls, in La Rioja, Argentina. *Biología*, 67(3), 573-583.

- Cilla, G., Caccavari, M., & Roig Alsina, A. (2007). Estudios preliminares del polen transportado en las escopas de abejas silvestres de la especie *Melissodes* Latreille (Hymenoptera: Eucerini) *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 42, 229
- Cilla, G., Fernández Corujo, V., Marrero, H., Chamer, M., & Medan, D. (2011). Native bees and *Apis mellifera* share their food sources in Pampean agroecosystems. In *Proceedings of the 42nd International Apicultural Congress*.
- De Ibarra, H. (2017). Assessment of pollen rewards by foraging bees. *Functional Ecology*.
- Dorado, J., Vázquez, D. P., Stevani, E. L., & Chacoff, N. P. (2011). Rareness and specialization in plant–pollinator networks. *Ecology*, 92(1), 19-25.
- Instituto de Botánica Darwinion. (n.d.). *Flora Argentina*.
<http://www.darwin.edu.ar/proyectos/floraargentina/fa.htm>
- Leite, K. R. B., Simão-Bianchini, R., & Santos, F. D. A. R. D. (2005). Morfologia polínica de espécies do gênero *Merremia* Dennst.(Convolvulaceae) ocorrentes no Estado da Bahia, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 19, 313-321.
- Melendi, D. L., Scafati, L., Volkheimer, W., & Chavez, R. F. (2009). Técnicas extractivas y preparativas en Paleontología: Aspectos ambientales y de seguridad laboral. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 11(1), 107-129.
- Michener, C.D. (1974). Further notes on nests of *Ancyloscelis* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 47(1), 19–22.
- Michener, C. D. (2007). *The bees of the world* (2nd ed.). Johns Hopkins University Press.
- Müller, A., & Kuhlmann, M. (2008). Pollen hosts of western Palaearctic bees of the genus *Colletes* (Hymenoptera: Colletidae): the Asteraceae paradox. *Biological Journal of the Linnean Society*, 95(4), 719-733.
- Orfila, E. N., D'Alfonso, C., & Novara, L. (1995). Convolvulaceae. *Aportes Botánicos de Salta-Serie Flora*, 3(6), 1-87.
- PAL-TUC. (s.f.). *BASE DE DATOS DE POLEN*. <http://www.lillo.org.ar/recursos/soft/pal-tuc-pollen-database>
- PalDat. (s.f.). *BASE DE DATOS PALINOLÓGICA*. <https://www.paldat.org/>
- RCPol. (2024). *Catálogo polínico RCPol*. <https://rcpol.mn.ufrj.br/es/pagina-inicial/>
- Roig Alsina, A. (2008). Apiformes (abejas). En S. Roig Juñent, L. Claps, & G. Debandi (Eds.), *Biodiversidad de artrópodos argentinos* (Vol. 2, pp. 373–390). Sociedad Entomológica Argentina Ediciones.
- Romeiro, L. de A., da Silva, E. F., Vasconcelos, L. V., Lopes, K. da S., Carreira, L. M. M., & Guimarães, J. T. F. (2023). Pollen morphology of Convolvulaceae from southeastern Amazonian cangas and its relevance for interaction networks and paleoenvironmental studies. *Plants*, 12(2256).

- Roubik, D. W., & Moreno, J. E. (1991). *Pollen and spores of Barro Colorado Island*. Monographs in Systematic Botany (Vol. 36). Missouri Botanical Garden Press.
- Santos, S., Rosana, D., Yamandú, M., Silvina, N., & Verónica, C. (2016). Valor nutricional del polen de importancia apícola en diferentes ambientes de Uruguay. Póster presentado en *FILAPI* - Cuba 2016.
- Sarzetti, L. C., & Genise, J. F. (2011). The Nest Architecture of *Diadasia hirta* (Jörgensen) (Apidae: Emphorini) from La Rioja Province, Northwestern Argentina. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 84(4), 249–254.
- Schlindwein, C., & Wittmann, D. (1995). Specialized solitary bees as effective pollinators of South Brazilian species of *Notocactus* and *Gymnocalycium* (Cactaceae). *Bradleya*, 1995(13), 25–34.
- Sedivy, C., Praz, C. J., Müller, A., Widmer, A., & Dorn, S. (2008). Patterns of host-plant choice in bees of the genus *Chelostoma*: the constraint hypothesis of host-range evolution in bees. *Evolution*, 62(10), 2487–2507.
- Sipes, S. D., & Tepedino, V. J. (2005). Pollen-host specificity and evolutionary patterns of host switching in a clade of specialist bees (Apoidea: *Diadasia*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 86(4), 487–505.
- Tellería, M. C. (1999). Polen recolectado por *Xylocopa augusti* (Hymenoptera, Apidae) en el noroeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Darwiniana*, 37, 253–258.
- Tellería, M. C. (2000). Exploitation of pollen resources by *Xylocopa splendidula* in the Argentine pampas. *Journal of Apicultural Research*, 39(1-2), 55–60.
- Tellería, M. C. (2003). Pollen harvest by solitary bees (*Ptilothrix relata*, Hym. Apidae, Emphorini) in the Argentine pampas—preliminary results. *Grana*, 42(4), 244–248.
- Thorp, R. W. (2000). The collection of pollen by bees. In A. Dafni, M. Hesse, & E. Pacini (Eds.), *Pollen and pollination* (pp. 211–223). Springer.
- Torchio, P. F. (1974). Notes on the biology of *Ancyloscelis armata* Smith and comparisons with other anthophorine bees (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological society*, 47(1), 54–63.
- Vossler, F. G. (2013). The oligolecty status of a specialist bee of South American *Prosopis* (Fabaceae) supported by pollen analysis and floral visitation methods. *Organisms Diversity & Evolution*, 13, 513–519.
- Vossler, F. G., & Tellería, M. C. (2010). Floral resources foraged by *Geotrigona argentina* (Apidae, Meliponini) in the Argentine Dry Chaco forest. *Grana*, 49(2), 142–153.

**Capítulo V: Patrones evolutivos de
preferencia de huésped floral en un clado de
las abejas especializadas**

9.1. *Introducción*

La gran mayoría de las plantas con flores dependen de los insectos u otros animales para la polinización. Entre los insectos, las abejas son los polinizadores más importantes de angiospermas en el ecosistema (Michener, 2007). Esta interacción ha dado forma a la evolución de las angiospermas y sus polinizadores desde el surgimiento de las plantas con flores en el Cretácico temprano (Bell et al., 2005).

Las abejas son herbívoras que recolectan y almacenan polen y néctar como fuentes principales de alimento para sus larvas (Larkin et al., 2008). Además algunas especies buscan aceites en estructuras florales especializadas, conocidas como elaióforos (Vogel, 1990; Machado, 2004). Como ejemplo pueden citarse las abejas Centridini, que colectan aceites especialmente entre las Malpighiaceae en los Neotrópicos. Estos aceites son esenciales no sólo para la alimentación de las larvas, sino también para la construcción de los nidos (Alves-dos-Santos, Machado & Gaglianone, 2007).

El número de plantas huésped que visitan las abejas en busca de polen puede ser muy amplio o considerablemente limitado, con numerosos casos intermedios. Entre las abejas que restringen sus preferencias a una o pocas especies vegetales, se destacan la constancia floral y la oligolectía. La constancia floral es una tendencia temporal de las recolectoras individuales a visitar secuencialmente flores específicas y puede aplicarse a cualquier recurso floral como néctar o polen. Por otro lado, la oligolectía es una especialización donde todas las abejas de una especie se centran en unos pocos huéspedes de polen específicos. Esta última es una característica inherente a la especie. Es importante entender la constancia floral para diferenciarla claramente de la oligolectía (Cane & Sipes, 2006).

9.1.1. *Constancia floral*

Los animales polinizadores tienden a restringir sus visitas a las flores de una sola especie o morfos específicos dentro de una especie, incluso cuando podrían ser recompensados con flores alternativas. Esta inclinación a especializarse, comúnmente observada en las abejas sociales, se conoce como constancia floral. La característica distintiva de la constancia radica en que los polinizadores individuales, incluso aquellos pertenecientes a la misma colonia de abejas, se especializan en distintos tipos de flores, y cada uno puede cambiar su preferencia de vez en cuando (Waser, 1986). En el caso del género *Ancyloscelis*, la constancia floral no se observa, por lo que no será abordada en esta tesis.

9.1.2. Niveles de especialización

Las especies de abejas varían en el rango taxonómico de los huéspedes florales de los cuales recolectan polen. Esta especialización es un rasgo específico de la especie (Cane & Sipes, 2006).

Tradicionalmente, las especies de abejas han sido clasificadas como monoléticas, oligoléticas o poliléticas. Esta clasificación se debe a Robertson (1925), quien acuñó estos términos para clasificar cada especie por la amplitud taxonómica de sus hábitos de búsqueda de polen. Utilizó el término monolectía para referirse a abejas que recolectan polen de una especie de plantas. Oligolectía para aquellas abejas que recolectan polen de una especie, género o familia de plantas y polilectía para las que recolectan polen de plantas no relacionadas (Robertson, 1925).

Más tarde Linsley & MacSwain (1958) definen las abejas "oligoléticas" como aquellas en las que las hembras muestran una alta especificidad en su elección de fuentes de polen, mientras que las abejas "poliléticas" no tienen esta especificidad. Además, describen a las abejas oligoléticas como aquellas que, a lo largo de su distribución y en presencia de diversas fuentes de polen, recolectan polen de manera regular y consistente de una sola especie de planta o de un grupo de especies relacionadas, recurriendo a otras fuentes solo en caso de escasez o ausencia del polen preferido.

Cane & Sipes (2006) refinan y amplían las clasificaciones tradicionales de la especialización de amplitud del huésped del polen. De esta manera proponen nuevas categorías.

Definen a la monolectía como la restricción de especies de abejas a un solo género de huésped floral en lugar de especies, como lo definía Robertson.

Definen a la oligolectía como dependencia consistente y predecible de una especie a unos pocos géneros de plantas para sus necesidades de polen. Estos géneros de plantas están relacionados taxonómicamente, ya sea como miembros del mismo clado o familia de plantas (familias más pequeñas) o como miembros de la misma tribu o subfamilia (familia numerosa). A este concepto lo amplían definiendo dos tipos de oligolectía: Por un lado, la oligolectía estrecha: están restringidos a un solo género vegetal para el polen. La oligolectía estrecha es frecuente en algunos géneros de abejas de diferentes familias, por ejemplo, *Dufourea* de Halictidae, *Perdita* y *Andrena* de Andrenidae, *Melitta* de Melittidae, *Proteriades* de Megachilidae y *Diadasia* de Apidae. Los oligoléticos estrechos están asociados con familias de plantas pequeñas y grandes. Por ejemplo, *Andrena hattorfiana* usa solo *Knautia* para el polen; la familia anfitriona, Dipsaceaceae, tiene 290 especies. En contraste *Hoplitis anthocopoides*, es un oligolético estrecho de *Echium*, que pertenece a una familia de plantas mucho más grande (Boraginaceae, con más de 2300 especies) (Cane & Sipes, 2006). Por el otro, a los oligoléticos ecléticos: son aquellas especies de abejas que están restringidas a unos pocos géneros de huéspedes florales. A diferencia de los

oligoléticos tradicionales, estos géneros anfitriones de polen pertenecen a diferentes clados muy dispares (familias diferentes, incluso órdenes diferentes). La abeja megachilidae *Osmia* (*Osmia*) *ribifloris* se distribuye ampliamente, pero de manera irregular desde las llanuras de Texas hacia el oeste de California. Las poblaciones silvestres de esta abeja recolectan polen de *Cercis* (Fabaceae), *Berberis* (Berberidaceae) y *Arctostaphylos* (Ericaceae). Los clados del huésped no están relacionados y tienen morfologías florales radicalmente diferentes (Cane & Sipes 2006).

Además, proponen un nuevo término, el de mesolectía, para agrupar aquellas especies de abejas que recolectan polen de varias especies y géneros de plantas con flores. Estas abejas recogen polen de más de cuatro géneros pertenecientes a dos o tres clados diferentes (familias o tribus de familias numerosas). Tanto *Calliopsis andreniformis* como *Megachile brevis* son mesoléticas y se especializan en seis y ocho géneros de Fabaceae en sus dietas de polen, aunque también recurren regularmente a otras familias de plantas. En contraste con los oligoléticos ecléticos, las abejas mesoléticas son menos predecibles para sus elecciones de las plantas huésped.

Consideran polilectía a la recolección de cantidades significativas de polen de más de tres familias de plantas. La mayoría de las abejas son poliléticas si son eusociales, multivoltinas o tienen vidas activas adultas prolongadas, porque sus períodos de recolección de polen superan los periodos de floración de cualquier huésped floral. Dentro de esta categoría proponen el término polilectía amplia, para hablar de las especies de abejas que pueden recolectar y usar polen de la mayoría de los géneros y especies de numerosas familias de plantas. Las abejas dentro de esta categoría presentan una versatilidad taxonómica extrema para la búsqueda de polen entre clados diversos y relacionados. Un ejemplo de polilético amplio es la abeja europea, *Apis mellifera*. Otros grupos de poliléticos amplios incluyen las abejas sin aguijón (Meliponini), y los abejorros (*Bombus*) (Cane & Sipes 2006).

9.1.3. Evolución de la especialización en el uso del polen

Tanto la polilectía como la oligolectía representan estrategias de evolución. La polilectía se considera ventajosa para reducir la dependencia de un número limitado de huéspedes de polen (Moldenke, 1975; Eickwort & Ginsberg, 1980). Sin embargo, los factores ecológicos y evolutivos que seleccionan la oligolectía o actúan para mantenerla siguen siendo objeto de varias hipótesis, en su mayoría no comprobadas.

Tradicionalmente, ha sido una suposición ampliamente aceptada que las abejas oligoléticas han evolucionado a partir de ancestros poliléticos (Michener, 1954; Linsley, 1958; MacSwain et al., 1973; Iwata, 1976; Moldenke, 1979; Hurd et al., 1980). De hecho, existen algunos ejemplos básicos de transiciones de la polilectía a la oligolectía, por ejemplo, dentro del género *Lasioglossum*, donde las especies oligoléticas han evolucionado dos veces dentro de clados de poliléticos (Danforth et al., 2003). Sin embargo, la evidencia sugiere que muchas especies de

abejas generalistas descienden de ancestros oligoléticos. Los clados basales de la mayoría de las abejas incluyen una alta proporción de especialistas en polen (Westrich, 1989).

Una suposición tradicional es que la oligolectía evolucionó para reducir la competición interespecífica por el polen (Robertson, 1899; Linsley, 1958; Thorp, 1979) por lo que sería esperable encontrar numerosas especies oligoléticas a partir de ancestros poliléticos. Sin embargo, algunos trabajos como los de Müller, 1996; Michez et al., 2008; y Larkin et al., 2008, sugieren que los cambios de oligolectía a polilectía son más frecuentes que a la inversa. Además, varios estudios que combinaron filogenias de abejas con preferencias de polen sugieren que los parientes cercanos generalmente se especializan en los mismos huéspedes de polen y que los desplazamientos hacia huéspedes más distantes pueden conducir a radiación adaptativa (Müller, 1996; Wcislo & Cane, 1996; Sipes & Tepedino, 2005; Minckley & Roulston, 2006; Patiny et al., 2008; Larkin et al., 2008; Michez et al., 2008).

Recientemente, se han identificado dos posibles restricciones que podrían evitar que las especies de abejas oligoléticas se vuelvan poliléticas o cambien de huésped, es decir, restricciones vinculadas a la digestión del polen y restricciones neurológicas (incluyendo cognitivas) (Sedivy et al., 2008; Praz et al., 2008). La composición bioquímica diferente del polen y su valor nutricional relativo, podría ser otro factor responsable de la evolución y/o mantenimiento del hábito oligolectico (Müller, 1996).

El polen es rico en nutrientes y contiene proteínas, aminoácidos libres, lípidos y ocasionalmente almidón. Sirve como una valiosa fuente de alimento para numerosos visitantes de flores (Roulston & Cane, 2000). Sin embargo, existen indicios de que el polen no es una fuente de proteína fácilmente digerible para todos los visitantes de flores (Levin & Haydak, 1957; Roulston & Cane, 2000; Cook et al., 2004). Además, se ha encontrado que el contenido de proteína de polen está asociado con la necesidad de crecimiento del tubo polínico en lugar de recompensar a los polinizadores (Roulston et al., 2000). Si el polen fuera una fuente de proteínas fácilmente digerible, las larvas de abejas oligoléticas y poliléticas deberían poder desarrollarse en polen no huésped. Sin embargo, solo se han reportado algunas observaciones sobre el rendimiento de las larvas de abejas en polen no huésped (Praz et al., 2008). Por ejemplo, dos larvas de la abeja oligolética *Nomadopsis zonalis* crecieron normalmente en polen no huésped (Rozen, 1963). Además, *Lasioglossum galpinsiae*, una especie de abeja estrictamente especializada en *Oenothera* (Onagraceae), logró desarrollarse con polen de *Medicago sativa* (Fabaceae) (Bohart y Youssef, 1976). También se observó que las larvas del especialista en Asteraceae *Osmia californica* se desarrollaron en polen de Hydrophyllaceae y Brassicaceae (Williams, 2003).

Sin embargo, hay ejemplos de abejas que no pudieron desarrollarse con polen no huésped. Sedivy et al., (2011) informaron que las larvas de *Osmia bicornis* y *Osmia cornuta* no lograron

desarrollarse con polen no huésped. Además, las larvas de *Megachile rotundata* no crecieron con polen de Asteraceae (Guirguis & Brindley, 1974). Praz et al. (2008) también evidenciaron la incapacidad de desarrollo en cinco especies de abejas pertenecientes a la tribu Osmiini (Apoidea, Megachilidae) cuando se les suministró polen no huésped.

Además de las restricciones fisiológicas, las adaptaciones neurológicas son consideradas esenciales en la elección de huéspedes por las abejas (Praz et al., 2008; Sedivy et al., 2011), aunque los mecanismos específicos aún no están claros. Linsley (1958) sugirió que las abejas oligoléticas recién emergidas recolectan polen de las mismas flores usadas por la generación anterior debido a la impronta del aroma del polen en la fase larval. Esta hipótesis, aunque debatida, ha sido probada en tres especies solitarias con resultados que sugieren una base genética para la preferencia floral. Praz et al. (2008) encontraron que *Heriades truncorum* recolecta polen exclusivamente de Asteraceae independientemente del polen con el que fueron alimentadas como larvas, indicando un comportamiento de forrajeo innato influenciado por adaptaciones neurológicas genéticas.

Pocos estudios han investigado las señales visuales y olfativas en el comportamiento innato de forrajeo de las abejas solitarias, centrados mayormente en especies oligoléticas. Estos estudios muestran que las abejas oligoléticas tienen una preferencia innata por las señales visuales y olfativas de las flores huésped (Dobson & Bergström, 2000). Las abejas oligoléticas prefieren el color de las flores huésped, aunque el color no es completamente fiable (Burger et al., 2010; Milet-Pinheiro et al., 2015). Los aromas florales proporcionan una firma más precisa para reconocer flores huésped, y varias abejas oligoléticas dependen de compuestos específicos del aroma floral para identificar sus huéspedes y evitar plantas inadecuadas (Dobson & Bergström, 2000). Más investigaciones sobre cómo las abejas con diferentes grados de preferencia de polen responden a señales visuales y olfativas ayudarían a entender mejor cómo las adaptaciones sensoriales influyen en la evolución de la selección de huésped en las abejas (Dötterl et al., 2005).

9.1.4. *El estudio de los patrones evolutivos*

La comprensión de las relaciones filogenéticas entre los organismos es esencial para abordar diversos aspectos científicos, incluyendo la evolución, la taxonomía, la biogeografía, la ecología, así como aspectos fenotípicos y genéticos. Estos análisis no solo establecen una base formal para la clasificación natural, sino que también permiten entender cómo los factores históricos han moldeado la diversidad y distribución actual de las especies (Platnick & Cameron, 1977; Morrone & Crisci, 1995; Bang et al., 2000; Cracraft, 2002).

En este contexto, el análisis filogenético desempeña un papel crucial en el estudio de la especialización de las abejas respecto a sus plantas huésped. Permite reconstruir las transiciones entre dietas generalistas y especialistas, así como los cambios en las preferencias de huéspedes dentro de linajes especializados. Mediante el mapeo de estas preferencias en una filogenia robusta, es posible reconstruir el orden y la dirección de los cambios de huésped (Sipes & Wolf, 2001). Por lo tanto, en este capítulo se llevó a cabo una inferencia filogenética para examinar los patrones históricos de cambio de huésped en las especies del género *Ancyloscelis*.

9.2. *Materiales y métodos*

9.2.1. *Relevamiento de las fuentes de polen*

Para analizar la evolución de la preferencia de huésped en las especies de *Ancyloscelis*, se utilizaron los datos recopilados en el capítulo IV de la presente tesis, centrados en el análisis del polen recolectado de las escopas. Estos datos fueron complementados con una revisión exhaustiva de la literatura relevante sobre las interacciones planta-insecto específicas de este género, permitiendo contextualizar los hallazgos dentro del marco evolutivo más amplio de las relaciones entre plantas y abejas nativas. Además, se realizó una búsqueda bibliográfica sobre la morfología floral de las plantas visitadas por las abejas de este género, la cual se presenta como anexo al final del capítulo. Este enfoque integral, que combina análisis morfológicos y datos bibliográficos, proporciona una base sólida para entender cómo estas abejas han desarrollado sus preferencias de huésped a lo largo del tiempo. La combinación de estos métodos permite una interpretación más precisa de los cambios evolutivos, facilitando la identificación de patrones evolutivos y adaptaciones específicas dentro del género *Ancyloscelis*.

9.2.2. *Criterios para determinar el grado de especialización de las especies*

Para determinar el grado de especialización de las especies de abejas en sus preferencias por plantas huésped, se sigue el criterio utilizado por Sipes & Tepedino (2005). Una carga de polen "pura" se define como aquella que contiene $\geq 90\%$ de un solo taxón, mientras que una carga "mixta" se caracteriza por tener más del 10% de uno o más huéspedes alternativos. Se permite una contaminación del 10% debido a que las abejas especializadas pueden acumular pequeñas cantidades de polen no huésped de varias maneras: (1) mientras visitan otras plantas para recolectar néctar; (2) mientras visitan plantas huésped que han recibido polen extraño a través del viento o de visitas de abejas poliléticas; y (3) debido a una red de recolección común, frascos de matanza compartidos o de otras abejas recolectadas.

La oligolectia se define en función de las cargas de polen "puras" y "mixtas". Las especies de abejas en las que $\geq 90\%$ de los individuos muestreados llevan cargas de polen "puras" de un único taxón huésped se consideran oligoléticas. Por otro lado, las especies en las que más del 10% de los individuos muestreados llevan cargas de polen "mixtas" y/o "puras" de taxones huéspedes alternativos se consideran con una dieta más amplia que nuestros criterios para la oligolectia (Sipes & Tepedino, 2005). Estos criterios están diseñados para proporcionar una clasificación clara y objetiva del grado de especialización de las abejas en relación con sus preferencias por plantas huésped.

9.2.3. *Análisis de la evolución del uso de huésped mediante método de optimización*

Para analizar la evolución de las preferencias de huésped en las especies de *Ancyloscelis*, se realizó un mapeo de estas características sobre el cladograma obtenido en el programa TNT a partir de datos morfológicos. Además de TNT, se utilizó el programa Mesquite v. 2.75 (Maddison & Maddison, 1997-2011). (www.mesquiteproject.wikispaces.com) para optimizar el carácter del uso de huésped mediante la opción de Parsimony Ancestral States. Estos resultados también se corroboraron usando el programa Winclada v. 1.00.08 (www.cladistics.com), aplicando tanto la optimización acelerada (Acctran), que optimiza cerca de la raíz y favorece las reversiones, como la optimización lenta (Deltran), donde los cambios se producen lejos de la raíz y se priorizan los paralelismos. Dado que la interpretación de dichas optimizaciones resultó ser la misma, solo se presentan los resultados de la optimización obtenida en Mesquite. El árbol resultante (Fig.V.1) fue editado con el programa Inkscape v. 0.48 (www.inkscape.org).

9.3. Resultados

En el género *Ancyloscelis* se observa una variedad de plantas huésped, principalmente de las familias Convolvulaceae, Cactaceae y Pontederiaceae, como puede verse en la Tabla V.1.

Ancyloscelis apiformis se alimenta principalmente del polen de la familia Convolvulaceae, con un total de nueve especies diferentes identificadas en seis géneros distintos (*Jacquemontia*, *Merremia*, *Ipomoea*, *Convolvulus*, *Bonamia*, *Aniseia*) de esta familia (Tabla V.1). Estos hallazgos bibliográficos coinciden con los resultados del análisis polínico, que también reveló la recolección de polen de Convolvulaceae. Además, se observaron hembras de esta especie en el campo visitando flores de *Convolvulus arvensis* L. Sin embargo, en un estudio reciente Ferreira et al. (2019) encontraron que también colectaron polen de Malpighiaceae (*Malpighia glabra*) al analizar el polen en los nidos hallados en Sucupira, Manaus, Amazonas, Brasil. Según nuestros estudios, esta especie puede caracterizarse como oligoléctica ecléctica.

En relación con la información bibliográfica disponible sobre *Ancyloscelis bonariensis*, no se encontró datos específicos sobre su planta huésped. Sin embargo, a partir del análisis del polen en las patas colectoras de polen, descrito en el capítulo IV de esta tesis, así como los registros obtenidos en campo, se pudo establecer que esta especie recolecta polen de la familia Pontederiaceae, del género *Pontederia*. Según nuestros estudios, esta especie puede caracterizarse como oligoléctica estrecha.

Ancyloscelis romeroi está asociada con plantas de la familia Convolvulaceae (especies del género *Convolvulus*) y de la familia Cactaceae (tres especies en tres géneros), según la literatura disponible (Tabla V.1). Estos datos coinciden en parte con los resultados obtenidos en esta tesis, donde se identificó polen de Convolvulaceae, pero no se encontró polen de Cactaceae. Según nuestros estudios, esta especie puede caracterizarse como oligoléctica ecléctica.

Para *A. wheeleri*, la bibliografía indica que se alimenta de plantas de la familia Convolvulaceae, específicamente de *Merremia quinquefolia* (Tabla V.1). Estos datos coinciden con los hallazgos de esta tesis, donde también se identificó polen de Convolvulaceae. Esta especie puede caracterizarse como oligoléctica estrecha.

Respecto a la información bibliográfica disponible sobre *A. globulifera*, no se hallaron datos específicos sobre sus plantas huéspedes. No obstante, el análisis del polen en las patas colectoras, detallado en el capítulo IV de esta tesis, permitió determinar que esta especie recolecta polen de la familia Convolvulaceae, sin embargo, no se logró saber exactamente la especie de planta. Se la puede caracterizar como oligoléctica estrecha.

Según la bibliografía, *Ancyloscelis hertigi* recolecta polen de dos especies de Convolvulaceae (Tabla V.1). Estos datos coinciden con los resultados obtenidos en el análisis polínico realizado en esta tesis. Se la puede caracterizar como oligolética estrecha.

Según Michener (1954), *A. panamensis* recolecta polen de *Ipomoea triloba* (Convolvulaceae) (Tabla V.1). Estos hallazgos coinciden con los datos obtenidos en el análisis realizado en esta tesis que se encontró polen de la familia Convolvulaceae, aunque no se sabe que género. Se la puede caracterizar como oligolética estrecha.

Ancyloscelis mesopotamica recolecta polen de Pontederiaceae, según la bibliografía disponible. Este hallazgo se corrobora con los datos obtenidos en la presente tesis. Esta especie se puede caracterizar como oligolética estrecha.

A. halictoides recolecta polen de *Eichhornia azurea* y *E. crassipes* (Pontederiaceae), según datos bibliográficos (Tabla V.1). Además, la presente tesis documenta la recolección de polen de *Pontederia* (Pontederiaceae) por esta especie. Se la puede caracterizar como oligolética estrecha.

A. holmbergi recolecta polen de *Pontederia* (Pontederiaceae), según los datos obtenidos en la presente tesis. No se han encontrado hallazgos bibliográficos para esta especie. Se la puede caracterizar como oligolética estrecha.

A. nigricornis recolecta polen de Convolvulaceae, según los datos obtenidos en la presente tesis, sin embargo, no se logró saber exactamente la especie de planta. No se han encontrado hallazgos bibliográficos para esta especie. Se la considera como oligolética estrecha.

A. ursinus recolecta polen de *Pontederia lanceolata* (Pontederiaceae), según Alves dos Santos & Wittmann (1999) (Tabla V.1). Se la puede caracterizar como oligolética estrecha.

En conclusión, las abejas del género *Ancyloscelis* tienen una marcada preferencia por las plantas de las familias Convolvulaceae, Pontederiaceae y Cactaceae para la obtención de polen. Esta información proporciona una visión detallada de las interacciones entre estas abejas y sus plantas huéspedes, subrayando la especialización y las preferencias en la recolección de polen.

Tabla V 1. Tabla relación planta-abeja: Fuentes bibliográficas de las afinidades de planta huésped dentro del grupo *Ancyloscelis* y grupo externo y afinidades según el análisis polínico del capítulo IV.

Especies	Planta huésped	Recurso colectado	País	Fuente
<i>Eremapis parvula</i>	<i>Prosopis chilensis</i> (Fabaceae) <i>Prosopis torquata</i> (Fabaceae) <i>Prosopis flexuosa</i> (Fabaceae)	Polen	Argentina	Neff, 1984
<i>Leptometriella nigra</i>	Malvaceae	Polen	Argentina	Roig Alsina, 2008
<i>Diadasina distincta</i>	<i>Ludwigia sp.</i> (Onagraceae)	Polen	Argentina	Hazeldine, 1997
	<i>Ludwigia suffruticosa</i> L (Onagraceae)	Polen	Brasil	Martins & Antonini, 1994
<i>Ancyloscelis apiformis</i>	<i>Jacquemontia bracteosa</i> (Convolvulaceae)	polen	Brasil	Santos & Gimenes, 2016
	<i>Ipomoea triloba</i> (Convolvulaceae)	polen	Costa Rica Panamá	Schlising, 1970 Michener, 1954
	<i>Aniseia martinicensis</i> (Convolvulaceae)	polen	Costa Rica	Schlising, 1970
	<i>Merremia dissecta</i> (Convolvulaceae)	polen	Brasil	Alves dos Santos & Wittmann, 1999
	<i>Merremia aegyptia</i> (Convolvulaceae)	polen	Brasil	Pick & Schlindwein, 2011
	<i>Ipomoea sp</i> (Convolvulaceae)	polen	Brasil	Steiner et al., 2010 Alves dos Santos & Wittmann 1999
	<i>Merremia sp</i> (Convolvulaceae)	polen	Brasil	Steiner et al., 2010
	<i>Convolvulus sp.</i> (Convolvulaceae)	Polen	Argentina	Presente Tesis
	<i>Bonamia ferruginea</i> (Convolvulaceae) <i>Ipomoea</i> (Convolvulaceae) <i>Malpighia glabra</i> (Malpighiaceae)	Polen Polen Polen	Brasil	Ferreira et al., 2019
<i>A. bonariensis</i>	<i>Pontederia</i> (Pontederiaceae)	Polen	Argentina	Presente Tesis
<i>A. romeroi</i>	Convolvulaceae	polen	Argentina	Presente Tesis
	<i>Convolvulus sp</i> (Convolvulaceae)	polen	Brasil	Alves dos Santos & Wittmann, 1999 Schlindwein & Wittmann, 1995
	<i>Gymnocalycium denudatum</i> (Cactaceae)	Polen	Brasil	Alves dos Santos & Wittmann, 1999 Schlindwein & Wittmann, 1995

	<i>Notocactus sellowii</i> (Cactaceae)	Polen	Brasil	Schlindwein & Wittmann, 1995
	<i>Opuntia brunneogemmia</i> (Cactaceae)	Polen	Brasil	Schlindwein & Wittmann, 1995
	<i>Opuntia sp.</i>	Polen	Brasil	Alves dos Santos & Wittmann, 1999
<i>A. wheeleri</i>	<i>Merremia quinquefolia</i> (L.) (Convolvulaceae)	Polen	México	Bullock et al., 1991
<i>A. globulifera</i>	Convolvulaceae	Polen	Argentina	Presente tesis
<i>A. hertigi</i>	<i>Ipomoea polyanthes</i> (Convolvulaceae)	Polen	Panamá	Michener, 1954
	<i>Ipomoea triloba</i> (Convolvulaceae)	Polen	Panamá	Michener, 1954
<i>A. panamensis</i>	<i>Ipomoea triloba</i> (Convolvulaceae)	Polen	Panamá	Michener, 1954
<i>A. mesopotamica</i> (turmalis)	<i>Pontederia lanceolata</i> (Pontederiaceae)	Polen	Brasil	Alves dos Santos & Wittmann, 1999
	<i>Pontederia cordata</i> (Pontederiaceae)	polen	Argentina	Ramello et al., 2021
<i>A. halictoides</i> (gigas)	<i>Eicchornia azurea</i> (Pontederiaceae)	Polen	Brasil	Alves dos Santos & Wittmann, 1999
	<i>E. crassipes</i> (Pontederiaceae)	Polen	Brasil	Barrett, 1977
	<i>Pontederia</i> (Pontederiaceae)	Polen	Argentina	Presente tesis
<i>A. holmbergi</i>	<i>Pontederia</i> (Pontederiaceae)	Polen	Argentina	Presente Tesis
<i>A. nigricornis</i>	Convolvulaceae	Polen	Argentina	Presente Tesis
<i>A. ursinus</i>	<i>Pontederia lanceolata</i> (Pontederiaceae)	Polen	Brasil	Alves dos Santos & Wittmann, 1999

9.3.1. Evolución de preferencia de huésped floral

La optimización del uso de la planta huésped en la filogenia muestra que el ancestro del género *Ancyloscelis* era oligoléctico (Figura V.1) y utilizaba el polen de Convolvulaceae para alimentarse. Sin embargo, no se dispone de datos sobre las plantas que visitan *A. ecuadorius*, *A. frieseanus*, *A. saltensis* y *A. duckei* para recolectar polen.

De todas las especies *A. apiformis* es la que visita más géneros de Convolvulaceae para recolectar polen, abarcando aproximadamente seis géneros. Además, Ferreira et al. (2019) encontraron que esta especie también recolecta polen de *Malpighia glabra* (Malpighiaceae), ampliando el rango de huésped. En el caso de *A. nigricornis* y *A. globulifera*, aún no se sabe exactamente a qué géneros de Convolvulaceae se dirigen.

Por otro lado, *A. panamensis* y *A. hertigi* comparten el mismo género de Convolvulaceae, ya que ambas visitan el género *Ipomoea*. A diferencia de *A. wheeleri*, que visita el género *Merremia*, al igual que *A. apiformis*.

El ancestro del grupo formado por *A. halictoides*, *A. frieseanus*, *A. bonariensis*, *A. mesopotamica*, *A. ursinus*, *A. duckei* y *A. holmbergi* utilizaba el polen de Pontederiaceae para alimentarse (Figura V.1). Todas estas especies recolectan polen del género *Pontederia*, excepto *A. frieseanus* y *A. duckei*, de las cuales se desconoce qué plantas visitan.

Además, se observa que hubo tres cambios significativos de huésped floral. Dos de ellos de ampliación de la dieta y uno de cambio completo de huésped. En primer lugar, *A. apiformis* usa polen de la familia Convolvulaceae y también de Malpighiaceae. El segundo ocurrió en *A. romeroi*, donde el ancestro utiliza Convolvulaceae. Sin embargo *A. romeroi* conserva a Convolvulaceae como huésped y además se alimenta de polen de Cactaceae, específicamente de los géneros *Gymnocalycium*, *Opuntia* y *Notocactus*. Demostrando así que si bien hubo una ampliación del rango de huésped por parte de *A. romeroi* sigue conservando la dieta del ancestro. Las plantas de Convolvulaceae y Cactaceae si bien no están relacionadas, las flores son muy similares, ya que ambas son bastante abiertas y accesibles a los visitantes florales, con estambres visibles y abundantes.

El tercer cambio se produjo en el ancestro del grupo de *A. halictoides*, *A. frieseanus*, *A. bonariensis*, *A. mesopotamia*, *A. ursinus*, *A. duckei* y *A. holmbergi*, que pasó de alimentarse de polen de Convolvulaceae a alimentarse de polen de Pontederiaceae. En este grupo, hubo una transferencia de huésped lejos del uso de Convolvulaceae, ya que no se conserva al huésped ancestral. Las plantas de Pontederiaceae y Convolvulaceae no están emparentadas. Las plantas de Pontederiaceae son acuáticas, con flores dispuestas en racimos o espigas, y presentan el tipo de heterostilia conocido como trístilo, con tres tipos diferentes de morfología floral.

En conclusión, las especies del género *Ancyloscelis*, la mayoría son oligoléticas estrecha como el caso de *A. nigricornis*, *A. globulifera*, *A. wheeleri*, *A. panamensis*, *A. hertigi*, *A. halictoides*, *A. bonariensis*, *A. mesopotamia*, *A. ursinus*, y *A. holmbergi* y oligolectica ecléctica como *A. apiformis* y *A. romeroi* según la clasificación de Sipes & Cane(2006).

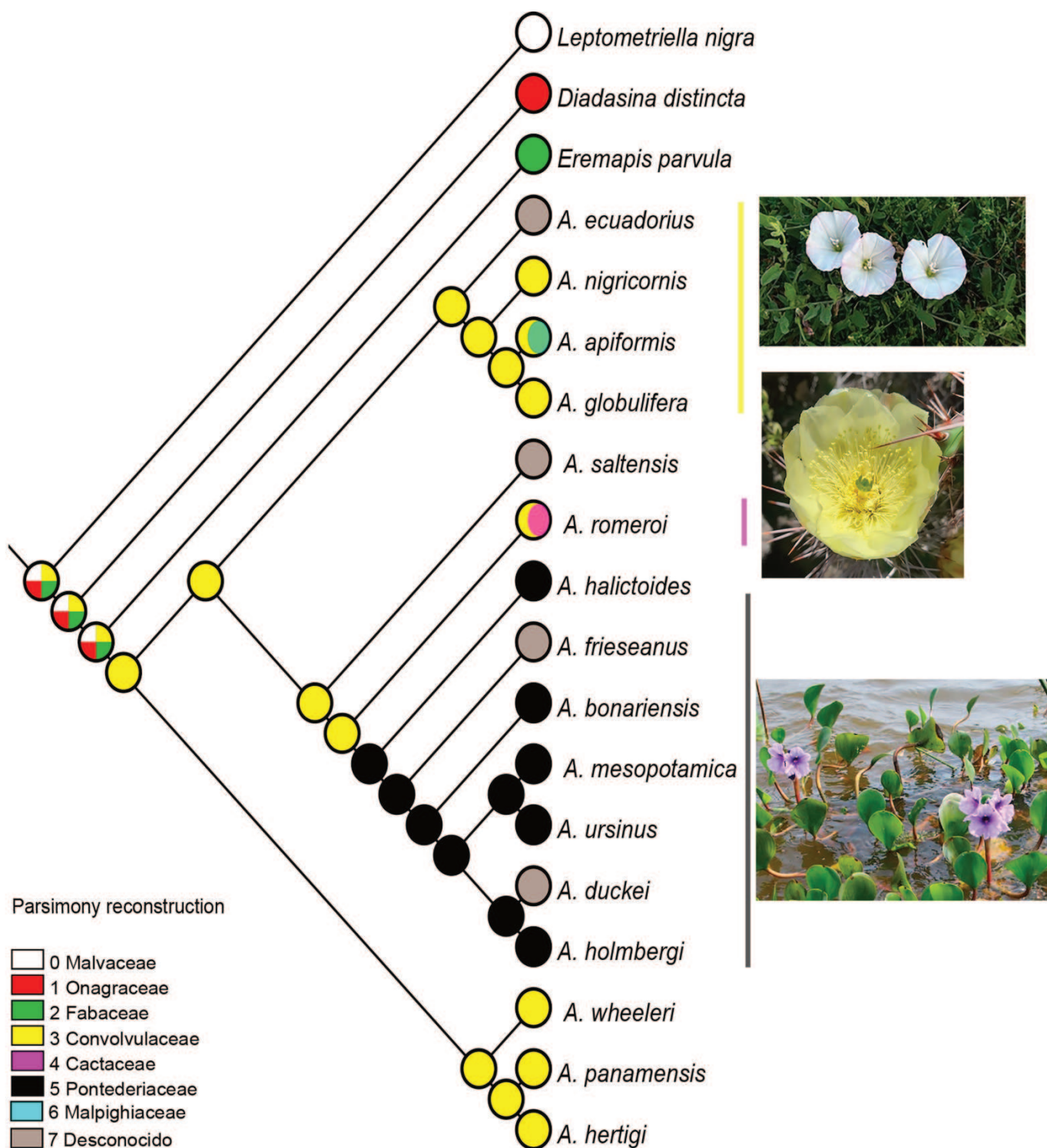


Figura V.1. Reconstrucción de la evolución de la asociación a huésped floral en el género *Ancyloscelis*, sobre la filogenia obtenida en el capítulo III.

9.4. Discusión

Teniendo en cuenta la filogenia realizada, el análisis del polen colectado por las especies de *Ancyloscelis* y la optimización de las elecciones del huésped floral por parte de las especies de este grupo, se puede afirmar que el género *Ancyloscelis* consiste principalmente en especies oligoléticas y que sus ancestros también lo eran.

Los géneros más estrechamente relacionados con *Ancyloscelis*, como *Lepetometriella*, *Diadasina* y *Eremapis*, también son considerados oligoléticos (Neff, 1984; Hazeldine, 1997; Roig-Alsina, 2008). Esto sugiere que no solo el ancestro de *Ancyloscelis* era oligolético, sino que el ancestro común de *Ancyloscelis* y sus géneros hermanos también lo eran. Esto coincide con varios estudios que consideran al estado ancestral de las abejas como oligolético (Müller, 1996; Sipes & Tepedino, 2005; Sedivy et al., 2008; Michez et al., 2008). En contraposición a otros estudios donde ha sido una suposición ampliamente aceptada que las abejas oligoléticas han evolucionado a partir de ancestros poliléticos (Michener, 1954; Linsley, 1958; MacSwain et al., 1973; Iwata, 1976; Moldenke, 1979; Hurd et al., 1980). El análisis de esta tesis indica que el ancestro de *Ancyloscelis* era oligolético y no hubo cambio de oligolético a polilético, ni viceversa. Esto concuerda con estudios recientes sobre la elección de plantas huésped en abejas del género *Chelostoma*, que sugieren que las transiciones de la oligolectía a la polilectía fueron en gran medida impedidas por restricciones impuestas por la química del polen y la morfología de las flores (Praz et al., 2008; Sedivy et al., 2008). Teniendo en cuenta estos estudios, la falta de cambio de oligoléticos a poliléticos en *Ancyloscelis* podría explicarse por estas restricciones químicas del polen y la morfología de las flores.

Dentro de la categoría de oligolectía definida por Sipes & Cane (2006), la mayoría de las especies del género *Ancyloscelis* pueden considerarse oligoléticas estrechas, ya que se restringen a un solo género de plantas para la recolección de polen. Sin embargo, *A. apiformis* y *A. romeroi* son oligoléticas ecléticas. Estas especies, aunque limitadas a unos pocos géneros de plantas huésped, abarcan clados muy dispares, perteneciendo incluso a diferentes familias y órdenes.

Dentro del género *Ancyloscelis* ocurrieron tres cambios significativos de huésped. Dos de ellos de ampliación de la dieta y uno de cambio completo de huésped. En primer lugar, *A. apiformis* usa polen de la familia Convolvulaceae y también de Malpighiaceae. Ferreira et al. (2019) observaron que *A. apiformis* en Brasil utilizaba polen de Convolvulaceae y Malpighiaceae como fuente de alimento, incluyendo polen de *Malphigia glabra*, lo que no se había documentado antes. Concluyeron que esta abeja puede ampliar su dieta explorando polen de otras plantas en grandes porcentajes, sugiriendo una estrategia polilética o una oligolectía eclética. En segundo lugar, *A. romeroi* usa polen de la familia Convolvulaceae y también de Cactaceae. En tercer lugar se

produjo un cambio completo de Convolvulaceae a Pontederiaceae en el ancestro de las especies *A. halictoides*, *A. bonariensis*, *A. mesopotamica*, *A. ursinus* y *A. holmbergi*. Aunque hubo cambios en las plantas huésped, la amplitud de la dieta en las especies del género *Ancyloscelis* fue limitada. Estudios similares, como los de Müller (1996), Sipes & Tepedino (2005) y Larkin et al. (2008), muestran resultados similares.

Ancyloscelis apiformis es la especie con la distribución más amplia dentro del género, extendiéndose desde Estados Unidos hasta Argentina. Tanto en esta tesis como en numerosos estudios recopilados en la bibliografía, se ha asociado exclusivamente con plantas de la familia Convolvulaceae. Sin embargo, la ampliación de su dieta hacia Malpighiaceae en la Amazonía brasileña, documentada anteriormente, es un hallazgo llamativo que requiere un estudio más detallado del caso.

Una explicación para el cambio de planta huésped en estos grupos puede estar relacionada con la morfología floral. En el caso de *A. romeroi*, se observa que, aunque conserva el huésped ancestral, también ha ampliado su elección de plantas huésped. A pesar de que las familias Convolvulaceae y Cactaceae están filogenéticamente distantes, sus flores son similares en términos de estructura y accesibilidad. Estos datos son consistentes con otros estudios que han demostrado que la elección del huésped se basa en la similitud morfológica entre las plantas huésped a pesar de no estar relacionadas. Por ejemplo, se ha observado este patrón en varios géneros dentro de *Diadasia* (Sipes & Wolf, 2001; Sipes & Tepedino, 2005; Michez et al., 2008).

Sin embargo, el patrón de similitud floral no se observa en el grupo de abejas que incluye a las especies *A. halictoides*, *A. bonariensis*, *A. mesopotamica*, *A. ursinus* y *A. holmbergi*, las cuales son especialistas en recolectar polen de Pontederiaceae. Las plantas de esta familia son acuáticas, tienen flores dispuestas en racimos, estambres de diferentes alturas y algunos están ocultos. Pontederiaceae es morfológica y filogenéticamente muy distinta de Convolvulaceae, lo que sugiere que la transición hacia el uso de estas plantas como huésped no se debe a la similitud morfológica, sino a otros factores que aún deben ser investigados.

Las especies *A. halictoides*, *A. bonariensis*, *A. mesopotamica*, *A. ursinus*, y *A. holmbergi* tienen la característica distintiva de presentar pelos en gancho en el aparato bucal de las hembras. Investigaciones de Alves dos Santos (1999) y Alves dos Santos & Witmann (1999) han demostrado que estos pelos son útiles para recolectar polen de ciertos tipos de flores. En el próximo capítulo se ampliará sobre la evolución de estas adaptaciones morfológicas en este grupo de abejas.

9.5. Bibliografia

- Alves-dos-Santos, I. (1999). Aspectos morfológicos e comportamentais dos machos de *Ancyloscelis* Latreille (Anthophoridae, Apoidea). *Revista Brasileira de Zoologia*, 16, 37-43.
- Alves-dos-Santos, I., & Wittmann, D. (1999). The proboscis of the long-tongued *Ancyloscelis* bees (Anthophoridae/Apoidea), with remarks on flower visits and pollen collecting with the mouthparts. *Journal of the Kansas Entomological society*, 72, 277–288.
- Alves-dos-Santos, I., Machado, I. C., & Gaglianone, M. C. (2007). História natural das abelhas coletoras de óleo. *Oecologia Brasiliensis*, 11(4), 544-557.
- Bang, R., DeSalle, R., & Wheeler, W. (2000). Transformationalism, taxism, and developmental biology in systematics. *Systematic Biology*, 49(1), 19-27.
- Barrett, S. C. H. (1977). Tristyly in *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms (Water Hyacinth). *Biotropica*, 9, 230–238.
- Bell, C. D., Soltis, D. E., & Soltis, P. S. (2005). The age of the angiosperms: a molecular timescale without a clock. *Evolution*, 59(6), 1245-1258.
- Bohart, G. E., & Youssef, N. N. (1976). The biology and behavior of *Evyllaesus galpinsiae*, Cockerell (Hymenoptera: Halictidae), *Wasmann Journal of Biology*, 34(2), 185-234.
- Bullock, S. H., Ayala, R., Rodríguez González, G., Palacios Chávez, R., Ramos Zamora, D., Quiroz García, D. I., & Sánchez, M. (1991). Nest provision and pollen foraging in three Mexican species of solitary bees (Hymenoptera, Apoidea). *Pan-Pacific Entomologist*, 67(3), 171–176.
- Burger, H., Dötterl, S., & Ayasse, M. (2010). Host-plant finding and recognition by visual and olfactory floral cues in an oligolectic bee. *Functional Ecology*, 24(6), 1234-1240.
- Cane, J. H., & Sipes, S. (2006). Characterizing floral specialization among bees: Analytical methods and a revised lexicon for oligolecty. In M. Waser & J. Ollerton (Eds.), *Plant-pollinator interactions: From specialization to generalization* (pp. 99–122). The University of Chicago Press.
- Chiarini, F., & Ariza Espinar, L. (2006). Flora fanerogámica Argentina: Programa ProFlora (Conicet). Angiospermae, Dicotyledoneae: 249. Convolvulaceae. *Museo Botánico, IMBIV*, 96, 1–81.
- Cook, S. M., Murray, D. A., & Williams, I. H. (2004). Do pollen beetles need pollen? The effect of pollen on oviposition, survival, and development of a flower-feeding herbivore. *Ecological entomology*, 29(2), 164-173.
- Cracraft, J. (2002). The seven great questions of systematic biology: an essential foundation for conservation and the sustainable use of biodiversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 89, 127-144.

- Danforth, B. N., Conway, L., & Ji, S. (2003). Phylogeny of eusocial *Lasioglossum* reveals multiple losses of eusociality within a primitively eusocial clade of bees (Hymenoptera: Halictidae). *Systematic Biology*, 52(1), 23-36.
- Dobson, H. E., & Bergström, G. (2000). The ecology and evolution of pollen odors. *Plant Systematics and Evolution*, 222(1-4), 63-87.
- Dötterl, S., Füssel, U., Jürgens, A., & Aas, G. (2005). 1, 4-Dimethoxybenzene, a floral scent compound in willows that attracts an oligolectic bee. *Journal of chemical Ecology*, 31, 2993-2998.
- Eickwort, G. C., & Ginsberg, H. S. (1980). Foraging and mating behavior in Apoidea. *Annual Review of Entomology*, 25(1), 421-446.
- Ferreira, M. G., Rezende, A. C. C., Absy, M. L., & Correia, F. C. D. S. (2019). First pollen record for *Ancyloscelis apiformes* (Apidae: Emphorini) in Central Amazon. *Grana*, 58(6), 462-471.
- Guirguis, G. N., & Brindley, W. A. (1974). Insecticide susceptibility and response to selected pollens of larval alfalfa leafcutting bees, *Megachile pacifica* (Panzer)(Hymenoptera: Megachilidae). *Environmental Entomology*, 3(4), 691-694.
- Hazeldine, P. L. (1997). Comportamiento de nidificación de *Diadasina distincta* (Hymenoptera: Apidae). *Revista de la Sociedad Entomologica Argentina*, 56(1-4), 125-139.
- Hurd Jr, P. D., LeBerger, W. E., & Linsley, E. G. (1980). Principal sunflower bees of North America with emphasis on the southwestern United States (Hymenoptera, Apoidea). *Journal of the Linnean Society*, 86(4), 487-505.
- Iwata, K. (1976). *Evolution of instinct. Comparative ethology of Hymenoptera*. Amerind, New Delhi.
- Kiesling, R., Saravia, M., Oakley, L., Muruaga, N., Metzger, D., & Novara, L. (2011). Cactaceae. *Aportes Botánicos de Salta-Serie Flora*, 10(7), 1-142.
- Larkin, L. L., Neff, J. L., & Simpson, B. B. (2008). The evolution of a pollen diet: host choice and diet breadth of *Andrena* bees (Hymenoptera: Andrenidae). *Apidologie*, 39(1), 133-145.
- Leite, K. R. B., Simão-Bianchini, R., & Santos, F. D. A. R. D. (2005). Morfologia polínica de espécies do gênero *Merremia* Dennst.(Convolvulaceae) ocorrentes no Estado da Bahia, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 19, 313-321.
- Levin, M. D., & Haydak, M. H. (1957). Comparative value of different pollens in the nutrition of *Osmia lignaria*. *Bee World*, 38(9), 221-226.
- Linsley, E. (1958). The ecology of solitary bees. *Hilgardia*, 27(19), 543-599.
- Linsley, E.G., & MacSwain, J. W. (1958). The significance of floral constancy among bees of the genus *Diadasia* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Evolution*, 12, 219-223.

- Machado, I. C. (2004). Oil-collecting bees and related plants: A review of the studies in the last twenty years and case histories of plants occurring in NE Brazil. In B. M. Freitas & J. O. P. Pereira (Eds.), *Solitary bees: Conservation, rearing and management for pollination* (pp. 255–280). Imprensa Universitária da Universidade Federal do Ceará.
- MacSwain, J.W., Raven, P.H., Thorp, R.W. (1973) Comparative behavior of bees and Onagraceae. IV. *Clarkia* bees of the western United States. *University of California Publications in Entomology*, 70, 1–80.
- Martins, R. P., & Antonini, Y. (1994). The biology of *Diadasina distincta* (Holmberg, 1903) (Hymenoptera: Anthophoridae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 96, 553-560.
- Michener, C. D. (2007). *The bees of the world* (2nd ed.). Johns Hopkins University Press.
- Michener, C.D. (1954). *Bees of Panama*. Bulletin American of Natural History, 104, 1–176.
- Michez, D., Patiny, S., Rasmont, P., Timmermann, K., & Vereecken, N. J. (2008). Phylogeny and host-plant evolution in Melittidae sl (Hymenoptera: Apoidea). *Apidologie*, 39(1), 146-162.
- Milet-Pinheiro, P., Ayasse, M., & Dötterl, S. (2015). Visual and olfactory floral cues of *Campanula* (Campanulaceae) and their significance for host recognition by an oligolectic bee pollinator. *PLoS one*, 10(6), e0128577.
- Minckley, R. L., & Roulston, T. H. (2006). Incidental mutualisms and pollen specialization among bees. In N. M. Waser & J. Ollerton (Eds.), *Plant-pollinator interactions: From specialization to generalization* (pp. 69–98). University of Chicago Press.
- Moldenke, A. R. (1975). Niche specialization and species diversity along a California transect. *Oecologia*, 21, 219-242.
- Moldenke, A. R. (1979). Host-plant coevolution and the diversity of bees in relation to the flora of North America. *Phytologia*, 43, 357–419.
- Morrone, J. J., & Crisci, J. C. (1995). Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26, 373-401.
- Mulgura de Romero, M. E., & Novara, L. (1992). Malpighiaceae. *Aportes Botanicos de Salta, Serie Flora*, 1(11), 1-13.
- Müller, A. (1996). Host-plant specialization in western palearctic anthidine bees (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). *Ecological Monographs*, 66(2), 235-257.
- Neff, J. L. (1984). Observations on the biology of *Eremapis parvula* Ogloblin an anthophorid bee with a metasomal scopa (Hymenoptera: Anthophoridae). *Pan-Pacific Entomologist*, 60, 155-162.
- Orfila, E. N., D'Alfonso, C., & Novara, L. (1995). Convolvulaceae. *Aportes Botanicos de Salta, Serie Flora*, 3(6), 1-87.

- Passarelli, L. M., & Rolleri, C. H. (2021). Polen de Commelinaceae y Pontederiaceae (Commelinales) de humedales rioplatenses (Argentina). *Botanica Complutensis*, 45, e75437.
- Patiny, S., Michez, D., & Danforth, B. N. (2008). Phylogenetic relationships and host-plant evolution within the basal clade of Halictidae (Hymenoptera, Apoidea). *Cladistics: The International Journal of the Willi Hennig Society*, 24(3), 255–269.
- Pellegrini, M. O. O., Horn, C. N., & Almeida, R. F. (2018). Total evidence phylogeny of Pontederiaceae (Commelinales) sheds light on the necessity of its recircumscription and synopsis of *Pontederia* L. *PhytoKeys*, 108, 25–83.
- Pick, R. A., & Schindwein, C. (2011). Pollen partitioning of three species of Convolvulaceae among oligolectic bees in the Caatinga of Brazil. *Plant Systematics and Evolution*, 293(1–4), 147–159.
- Pin, A. B., & Pallisé, J. S. (2004). *Guía ilustrada de los cactus del Paraguay*. Presidencia de la República, Secretaría del Ambiente.
- Platnick, N. I., & Cameron, H. D. (1977). Cladistic methods in textual, linguistic, and phylogenetic analysis. *Systematic Biology*, 26(4), 380–385.
- Praz, C. J., Müller, A., & Dorn, S. (2008). Specialized bees fail to develop on non-host pollen: Do plants chemically protect their pollen? *Ecology*, 89(3), 795–804.
- Ramello, P. J., Álvarez, L. J., Almada, V., & Lucia, M. (2021). The melittofauna and its floral associations in a natural riparian forest in Buenos Aires province, Argentina. *Journal of Apicultural Research*, 60(2), 241–254.
- Robertson, C. (1899). Flower visits of oligotropic bees. *Botanical Gazette*, 28(3), 215–215.
- Robertson, C. (1925). Heterotropic bees. *Ecology*, 6(4), 412–436.
- Roig-Alsina, A. H. (2008). A revision of the South American bee genus *Leptometriella* Roig-Alsina (Hymenoptera, Apidae, Emphorini). *Zootaxa*, 1688, 20–36.
- Romeiro, L. de A., da Silva, E. F., Vasconcelos, L. V., Lopes, K. da S., Carreira, L. M. M., & Guimarães, J. T. F. (2023). Pollen morphology of Convolvulaceae from southeastern Amazonian cangas and its relevance for interaction networks and paleoenvironmental studies. *Plants*, 12(2256).
- Roulston, T. H., & Cane, J. H. (2000). Pollen nutritional content and digestibility for animals. *Plant Systematics and Evolution*, 222(1–4), 187–209.
- Roulston, T. H., Cane, J. H., & Buchmann, S. L. (2000). What governs protein content of pollen: Pollinator preferences, pollen–pistil interactions, or phylogeny? *Ecological Monographs*, 70(4), 617–643.
- Rozen, J. G., Jr. (1963). Notes on the biology of *Nomadopsis*, with descriptions of four new species (Apoidea, Andrenidae). *American Museum Novitates*, 2142, 1–19.

- Santos, S. K., & Gimenes, M. (2016). The efficiency of bees in pollinating ephemeral flowers of *Jacquemontia bracteosa* (Convolvulaceae). *Iheringia. Série Zoologia*, 106, e2016025.
- Schlindwein, C., & Wittmann, D. (1995). Specialized solitary bees as effective pollinators of South Brazilian species of *Notocactus* and *Gymnocalycium* (Cactaceae). *Bradleya*, 1995(13), 25–34.
- Schlising, R. A. (1970). Sequence and timing of bee foraging in flowers of *Ipomoea* and *Aniseia* (Convolvulaceae). *Ecology*, 51(6), 1061–1067.
- Sedivy, C., Müller, A., & Dorn, S. (2011). Closely related pollen generalist bees differ in their ability to develop on the same pollen diet: Evidence for physiological adaptations to digest pollen. *Functional Ecology*, 25(3), 718–725.
- Sedivy, C., Praz, C. J., Müller, A., Widmer, A., & Dorn, S. (2008). Patterns of host-plant choice in bees of the genus *Chelostoma*: the constraint hypothesis of host-range evolution in bees. *Evolution*, 62(10), 2487–2507.
- Sipes, S. D., & Tepedino, V. J. (2005). Pollen-host specificity and evolutionary patterns of host switching in a clade of specialist bees (Apoidea: *Diadasia*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 86(4), 487–505.
- Sipes, S. D., & Wolf, P. G. (2001). Phylogenetic relationships within *Diadasia*, a group of specialist bees. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 19(1), 144–156.
- Steiner, J., Zillikens, A., Kamke, R., Feja, E. P., & Falkenberg, D. de B. (2010). Bees and melittophilous plants of secondary Atlantic Forest habitats at Santa Catarina Island, southern Brazil. *Oecologia Australis*, 14(1), 16–39.
- Thorp, R. W. (1979). Structural, behavioral, and physiological adaptations of bees (Apoidea) for collecting pollen. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 66(4), 788–812.
- Waser, N. M. (1986). Flower constancy: Definition, cause, and measurement. *The American Naturalist*, 127(5), 593–603.
- Wcislo, W. T., & Cane, J. H. (1996). Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. *Annual Review of Entomology*, 41(1), 257–286.
- Westrich, P. (1989). *The wild bees of Baden-Württemberg*. Eugen Ulmer.
- Williams, N. M. (2003). Use of novel pollen species by specialist and generalist solitary bees (Hymenoptera: Megachilidae). *Oecologia*, 134, 228–237.
- Vogel, S. (1990). History of the Malpighiaceae in the light of the pollination ecology. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 55(1), 130–142.

9.6. Anexo

Plantas huésped

Convolvulaceae: La familia incluye hierbas anuales o perennes, subarbustos erguidos, rastreros o volubles, y raramente árboles. Las inflorescencias son cimosas, con pocas o muchas flores, rara vez solitarias. Las flores son vistosas, perfectas o polígamas. La corola es gamopétala, con formas acampanada, infundibuliforme, hipocraterimorfa o subrotada, tubular en la base y ensanchada o con forma de trompeta en la parte superior. Los estambres, en número de 5, están insertos en el fondo del tubo corolino. El néctar se secreta en la base del tubo, y el polen se encuentra en anteras cerca de la parte superior del tubo de la corola o incluido dentro de este (Orfila et al., 1995; Schlising, 1970). Polen casi siempre binuclear, tricolpado a pantoporado (Chiarini & Ariza Espinar, 2006).

Familia formada por unos 50 géneros y algo más de 1800 especies distribuidas en las regiones tropicales y subtropicales de ambos hemisferios. Se señalan 12 géneros para la Argentina (Orfila et al., 1995; Chiarini & Ariza Espinar, 2006). Las Convolvulaceae se hallan emparentadas con Solanaceae, Boraginaceae y Polemoniaceae (Orfila et al., 1995).

Ipomoea L.: Flores solitarias o en cimas pauci- o multifloras. Estambres insertos en la base de la corola, desiguales, inclusos, a veces exsertos, filamentos filiformes con pelos glandulares. Polen siempre equinado, esférico, pantoporado (Orfila et al., 1995; Chiarini & Ariza Espinar, 2006; Romeiro et al., 2023).

Convolvulus L.: Flores solitarias o agrupadas en cimas pauci o plurifloras, axilares. Estambres inclusos, de distinta longitud. Polen tricolpado, elipsoide, exina punteada (Orfila et al., 1995; Chiarini & Ariza Espinar, 2006)

Jacquemontia Choisy: Inflorescencias cimosas axilares pauci o multifloras, raramente solitarias, pedúnculos pilosos o glabrescentes. Flores azules o blancas, pequeñas a medianas. Estambres 5, incluidos, algo desiguales. Polen dodecaédrico o elipsoidal, radialmente simétricos, circulares; 5- (4) colporados; (Orfila et al., 1995; Chiarini & Ariza Espinar, 2006; Romeiro et al., 2023)

Merremia Dennst. emend. Hallier f. Flores reunidas en inflorescencias cimosas o solitarias, dispuestas axilarmente. Corola blanca, raramente amarilla, con líneas oscuras en la parte media de los pétalos, acampanada o infundibuliforme. Estambres 5, inclusos, desiguales. Polen elipsoidal, 3 (6)-colpado; *M. aegyptia*, *M. dissecta* var. *edentata* y *M. macrocalyx* presentaron solo granos de polen del tipo 3-colpado en todos los materiales examinados (Chiarini & Ariza Espinar, 2006; Leite et al., 2005)

Aniseia Choisy: Hierbas volubles o rastreras. Flores solitarias o en dicasios paucifloros, largamente pedunculados; corola blanca o rosada, áreas mesopétalas ferrugíneo-pubescentes; estambres inclusos, con pelos glandulares en la base; anteras retorcidas helicoidalmente; polen elipsoidal, circulares, policolpado; (Chiarini & Ariza Espinar, 2006; Romeiro et al., 2023)

Bonamia Thouars: Lianas, arbustos, hierbas, enredaderas herbáceas o leñosas, generalmente perennes, Flores solitarias o en cimas dicasiales paucifloras o paniculiformes. corola campanulada o infundibuliforme, blanca o azulada. polen 3-colpado. (Chiarini & Ariza Espinar, 2006)

Cactaceae: Plantas perennes, terrestres, epífitas o trepadoras, generalmente con tallos gruesos y carnosos, verdes; columnares, globulares o comprimidos, articulados o no. Flores perfectas, con tépalos y estambres dispuestos espiraladamente; rotáceas, acampanadas, infundibuliformes, hipocraterimorfos o tubulosas; solitarias y sésiles, excepcionalmente en racimos y pedunculadas (Kiesling et al., 2011). Las características morfológicas del grano de polen varían dentro de esta familia. Por regla general el polen de los cactus se produce en mónades (simple), es de un tamaño medianamente grande (35-125 μ m), de esferoidal a subprolato y con 3-12 aperturas. La exina tiene la sexina claramente separada en columelas. El tectum puede ser perforado o reticulado y con frecuencia espinuloso. El polen de la subfamilia *Opuntioideae* es único dentro de los cactus ya que es poliporado; el resto de subfamilias poseen el polen tricolpado. (Pin & Pallisé, 2004).

Familia americana, con unos 200 géneros y 2000 especies; típicas de regiones áridas, pero también representadas en selvas tropicales y en zonas templado húmedas. Las dos áreas de mayor densidad de especies se encuentran sobre los trópicos. En la República Argentina está representada por unos 37 géneros, con alrededor de 210 especies, distribuidas en casi todas las provincias fitogeográficas, siendo especialmente notables en el dominio chaqueño: provincias del Chaco, del Espinal, de la Prepuna y del Monte (Kiesling et al., 2011)

Las plantas de la mayoría de las especies de *Notocactus* y *Gymnocalycium* tienen un cuerpo esférico. Las flores son de tamaño mediano y en forma de embudo. La pared interna del tubo floral a menudo está intensamente coloreada de rosa, naranja o rojo, y los pétalos son amarillos (la mayoría de las especies de *Notocactus*), rosados o blancos. Cada flor tiene un gran número de estambres (>300) y produce una gran cantidad de polen (Schlindwein & Wittmann 1995). *Opuntia* Mill.7: Flores solitarias, actinomorfas, rotáceas, hermafroditas; estambres numerosos e irritables. Polen reticulado (Kiesling et al., 2011)

Pontederiaceae: son hierbas acuáticas, flotantes o sumergidas, anuales o perennes, con rizomas o tallos estoloníferos rastreros o flotantes con aerénquima. Las inflorescencias son determinadas con el aspecto de racimos o espigas, a veces reducidas a una sola flor, terminal o lateral, sostenidas por una bráctea. Las flores son actinomorfas o moderadamente zigomorfas, de colores blanco, azul o púrpura, y generalmente con guías de néctar coloreadas, entomófilas (Passarelli & Rolleri, 2021). Tienen granos de polen heteropolares con simetría bilateral, disulcados, lisos, verrugosos o fosulados (Passarelli & Rolleri, 2021).

La familia está actualmente organizada en cuatro géneros (es decir, *Eichhornia* Kunth, *Heteranthera* Ruiz & Pavón, *Monochoria* C.Presl y *Pontederia* L.) y poseen 45 especies. Pontederiaceae tiene una distribución pantropical, con la región Neotropical como su centro de diversidad, donde se puede encontrar 70% de sus especies (Pellegrini et al., 2018). La familia Pontederiaceae es una de las pocas que presenta tristilo, una forma de heterostilia donde las plantas tienen tres morfologías florales diferentes. Estas incluyen: (1) flores con estilos largos y anteras a dos niveles por debajo de los estigmas, (2) flores con estilos medianos y anteras a niveles por encima y por debajo de los estigmas, y (3) flores con estilos cortos y anteras a dos niveles por encima de los estigmas. (Barrett 1977).

Malpighiaceae Juss.: Árboles, arbustos, enredaderas o hierbas. Flores perfectas, generalmente zigomorfas. Receptáculo floral cónico o plano. Pétalos 5, unguiculados, desiguales, el posterior generalmente erguido con uña más gruesa, amarillos, rosados o blancos, de prefloración casi siempre imbricada. Granos de polen colporados con exina reticulada o tectada o granos porados con o sin surcos vestigiales, con exina poco ornamentada, reticulada o tectada (Mulgura & Novara, 1992). Familia con alrededor de 70 géneros y más de 1200 especies, la mayoría de América tropical y subtropical. Solo un 15% de los taxa crecen en los trópicos del Viejo Mundo. Para la Argentina se han registrado 19 géneros y aproximadamente 44 especies que se extienden por el norte y centro del país, llegando una de ellas al norte de la Patagonia. (Mulgura & Novara, 1992).

**Capítulo VI: Adaptaciones morfológicas para
la recolección del polen en abejas del género
*Ancyloscelis***

10.1. Introducción

Las abejas han desarrollado una variedad de adaptaciones morfológicas y comportamentales para recolectar polen de sus flores huésped (Thorp, 2000), lo cual es crucial para su supervivencia y eficiencia como polinizadores. Estas adaptaciones varían significativamente entre las diferentes especies de abejas y son fundamentales para la polinización de una amplia gama de plantas (Sedivy et al., 2013).

Las abejas han desarrollado estructuras accesorias especializadas para extraer polen de ciertas flores. Las escopas están adaptadas en densidad y forma para manejar diversos tamaños y tipos de polen, mientras que las corbículas permiten el transporte eficiente de polen húmedo. Las abejas también se distinguen por sus pelos corporales ramificados, que junto con estructuras para el acicalamiento, facilitan la recolección y empaquetamiento del polen. Algunas especies han desarrollado adaptaciones específicas, como la adición de aceites a su dieta, lo que modifica sus estructuras de transporte. Los pelos especiales en los basitarsos anteriores y medios, y los dientes de los espolones tibiales posteriores, están modificados como estructuras para raspar aceite y manipularlo (Thorp, 1979)

El comportamiento de acicalamiento y manipulación del polen, junto con otras adaptaciones como la constancia individual y la polinización por zumbido (también llamado por sonicación), son cruciales para la adquisición y transporte de polen. Estos patrones de comportamiento y adaptaciones están sujetos a aprendizaje y pueden ser influenciados por factores externos y cambios estructurales y fisiológicos (Thorp, 1979).

10.1.1. Adaptaciones morfológicas

Las piezas bucales especializadas juegan un papel fundamental en las adaptaciones morfológicas. Mientras que la absorción de néctar es común y se facilita mediante adaptaciones en la probóscide, la recolección de polen requiere estructuras más específicas (Westerkamp, 1987; Sedivy et al., 2013). Los pelos modificados en las piezas bucales o patas delanteras de abejas hembra, que permiten extraer polen de flores tubulares con anteras ocultas, han sido reconocidos desde hace tiempo. Algunas abejas, como las del género *Osmia* y *Proterididae* (Megachilidae), tienen pelos ganchudos en los segmentos del palpo labial que les permiten recolectar polen de flores con anteras poricidas, como las de la familia Boraginaceae (Michener, 1944; Thorp, 1979; Müller, 1995). En especies como *Andrena*, se observan cerdas erectas con ganchos en las galeas y el prementum, facilitando la extracción del polen de flores específicas (Michener, 1944). De manera similar, las abejas del género *Euglossa* utilizan pelos en la base de la probóscide para extraer polen de flores tubulares (Michener et al., 1978).

La probóscide, generalmente asociada con la ingestión de néctar, también ha evolucionado para ayudar en la recolección de polen. Según Alves dos Santos & Wittmann (1999), algunas abejas de lengua larga, como las del género *Ancyloscelis*, utilizan sus probóscides para extraer polen de flores profundas. Estas abejas presentan pelos en gancho en sus piezas bucales, permitiéndoles recoger polen de anteras complicadas. Por ejemplo, *Melissodes apicata* usa los pelos ganchudos de su probóscide para recolectar polen de las flores tubulares estrechas de *Pontederia*, una adaptación compartida por algunas especies de *Ancyloscelis* (Alves dos Santos & Wittmann 1999). Las mandíbulas y estípites adaptados también son cruciales en algunas especies. Por ejemplo, las abejas del género *Hesperapis* poseen pelos especializados en las mandíbulas y estípites, lo que les ayuda a recolectar polen de flores de las familias Boraginaceae y Loasaceae (Thorp, 1979).

Otras adaptaciones son los pelos especiales en la cabeza y vientre de diversas abejas hembras para la extracción de polen de sus flores hospederas (Thorp, 2000). Las abejas halictidas del género *Rophites* poseen pelos modificados en la frente (entre las bases de las antenas y los ocelos) para extraer polen de flores nototribicas de Lamiaceae y Scrophulariaceae (Müller, 1995). El género *Pectinapis* muestra pelos en el clípeo adaptados para la remoción de polen, especialmente de *Salvia* y *Monarda* (Lamiaceae) (LaBerge (1989). Otros géneros con adaptaciones similares incluyen *Andrena*, *Panurginus*, *Trachusa*, *Anthophora*, *Habropoda*, *Xenoglossodes* y *Deltoptila*. Estas adaptaciones han surgido de manera independiente en diversos linajes de Apoidea (Thorp 2000). En la Argentina hay tres especies de *Megachile* con este tipo de adaptación (Roig Alsina, 2020).

Otra adaptación estructural notable descrita por Snelling & Stage (1995) se observa en las hembras de *Xeralictus* (Halictidae, Rophitinae). Estas abejas poseen un cepillo de pelos largos y rizados en las genas inferiores de su cabeza, que acumula polen de manera eficiente. Además, sus patas delanteras generan un sonido característico al raspar mientras forrajea en las flores de *Mentzelia* (Thorp, 2000).

10.1.2. Combinaciones de modificaciones estructurales y de comportamiento para liberar polen

Las hembras de *Leioproctus macmillani* (Colletidae) en Australia Occidental emplean una técnica única para extraer polen de *Astroloma xerophyllum*. Insertan sus tarsos delanteros en el tubo de la corola y, mediante una combinación de zumbido y bombeo alternado de las patas delanteras, extraen el polen del tubo, que luego es empaquetado en las escopas por las patas medias. Houston (1991) describe "cerdas largas y curvas" en el dorso de los tarsos delanteros que contrastan con las "setas densas y cortas" de la superficie interna (Thorp, 2000).

Müller (1995) documenta el uso de pelos en gancho en las patas delanteras de *Colletes nasutus* y en las partes bucales de *Andrena nasuta*, *Osmia pilicornis* y *Anthophora acervorum* para la recolección de polen en flores de Boraginaceae. Aunque *Osmia* y *Anthophora* no son oligolécticos, muestran una fuerte preferencia por Boraginaceae. Las *Anthophora* también utilizan estos pelos para recolectar polen de Primulaceae (Thorp, 2000).

Abejas megachílidas (Müller, 1996) con pelos faciales modificados frotan los pelos de la cara sobre las anteras, realizan “movimientos rápidos de ida y vuelta”. *Anthophora furcata* zumban las anteras mientras presionan su cabeza contra ellas, y *Rophites algirus* combina ambos comportamientos (Thorp, 2000).

Las hembras de *Panurginus atriceps* cepillan activamente sus cabezas contra los pelos desencadenantes de las anteras nototribicas de *Downingia cuspidata* en un movimiento de "balanceo" de arriba hacia abajo que resulta en el depósito del polen en la cara y el dorso del mesosoma. Estas abejas presentan setas clipeales rígidas y dirigidas hacia abajo que ayudan en la recolección del polen. El examen de *Habropoda laboriosa* muestra que los pelos del labro son más cortos y robustos que en otras especies de *Habropoda*, lo que sugiere una adaptación similar para la recolección de polen en flores de arándano (Thorp, 2000).

10.1.3. Adaptaciones comportamentales

Las abejas han desarrollado comportamientos especializados para la recolección de polen, siendo uno de los más destacados la sonicación floral. Esta adaptación conductual conspicua y generalizada, también conocida como zumbido, consiste en vibrar las anteras de las flores para liberar el polen, lo que facilita la cosecha del polen oculto en estambres que liberan su contenido a través de poros o hendiduras terminales. Este comportamiento es común en las abejas de las familias Halictidae, Colletidae y Apidae, aunque es menos frecuente en Andrenidae y casi inexistente en Megachilidae (Wcislo & Cane, 1996; Sedivy et al., 2013).

Además de la recolección vibratoria, las abejas exhiben muchas otras adaptaciones conductuales en su forrajeo que facilitan la recolección de polen. Estas adaptaciones incluyen la modificación del comportamiento de acicalamiento para empaquetar el polen y la técnica de humedecimiento del polen para superar los límites estructurales del tamaño de los granos de polen. Muchos de estos comportamientos implican algún grado de aprendizaje o modificación para adaptarse a situaciones específicas (Thorp, 1979).

Estas adaptaciones morfológicas y comportamentales de las abejas para la colecta de polen son un ejemplo notable de coevolución entre polinizadores y plantas. Permiten a las abejas no solo recolectar polen de manera eficiente, sino también desempeñar un papel crucial en la polinización

de diversas especies vegetales. Estas interacciones complejas subrayan la importancia de conservar tanto a las abejas como a sus hábitats florales para mantener la biodiversidad y la salud de los ecosistemas (Sedivy et al., 2013; Alves dos Santos & Wittmann, 1999).

En este capítulo, se pretende demostrar cómo ha evolucionado el desarrollo de adaptaciones especializadas en el género *Ancyloscelis* para la recolección de polen. Para lograrlo, se realizará un análisis filogenético que examine la covariación entre las características morfológicas de las distintas especies y las plantas de las cuales obtienen el polen.

10.2. *Materiales y métodos*

10.2.1. *Descripción de las estructuras asociadas al transporte de polen*

La descripción de las escopas de las hembras, las medidas, tomas de fotografía y descripciones se detallan en los capítulos II y III. También se registró la presencia de estructuras accesorias para la colecta de polen, como el aparato bucal de las hembras con pelos en forma de gancho. La descripción detallada de cada especie se amplía en los capítulos II y III.

10.2.2. *Descripción de características de las plantas huésped*

Las descripciones de las familias de plantas que utilizan las especies del género *Ancyloscelis* como huésped se encuentran detalladas en el anexo del capítulo V.

10.2.3. *Análisis de la evolución de adaptaciones morfológicas para la colecta de polen, mediante método de optimización*

El análisis de la evolución de las adaptaciones morfológicas para la recolección de polen se llevó a cabo utilizando el mismo método descrito en el capítulo V, cuya explicación detallada se encuentra en la sección de Materiales y Métodos de dicho capítulo. Por un lado, se realizó un mapeo de la presencia o ausencia de pelos en gancho en el aparato bucal de las hembras. Por otro lado, se llevó a cabo un segundo mapeo que abarca la distribución de estos pelos en gancho tanto en el aparato bucal como en otras partes del cuerpo.

10.3. Resultados

10.3.1. Características morfológicas de las especies de *Ancyloscelis*

Las especies del género *Ancyloscelis* se agrupan en dos categorías según las diferencias en su aparato bucal: un grupo con setas ganchudas y las restantes especies con setas simples o plumosas.

10.3.2. Grupo *ursinus*

Las especies de este grupo tienen setas ganchudas en las piezas bucales de las hembras (Figura VI 1), con excepción de *A. halictoides*, que no las presenta en el segundo segmento del palpo. *A. bonariensis* también posee pelos modificados en otras áreas de la cabeza y el cuerpo. Las especies miden entre 6,2 y 11 mm, y los machos, excepto *A. bonariensis*, presentan un tubérculo ventral frente a la coxa media. La pilosidad es amarillenta en las bandas apicales metasomales y en la escopa tibial de las hembras. En algunas especies los machos tienen una cobertura completa de pelo dorado.

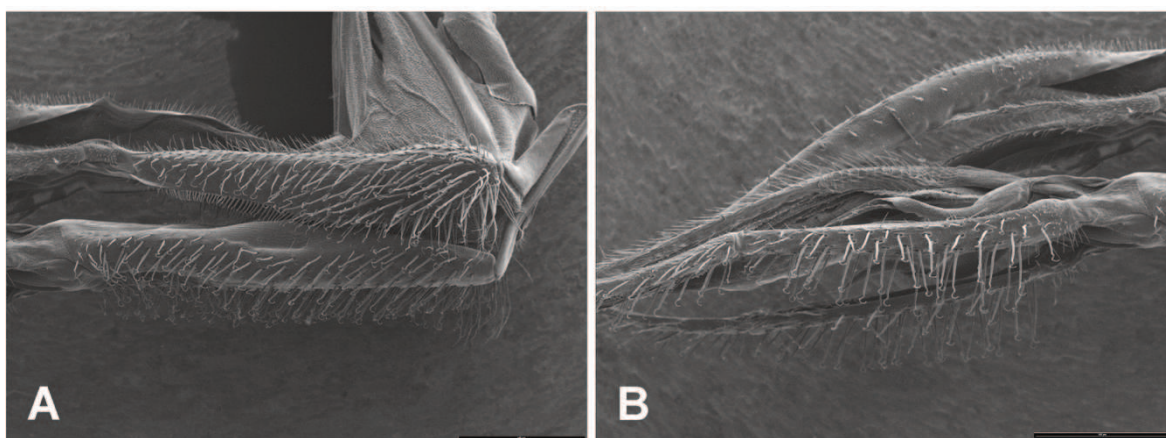


Figura VI 1: A–B, Piezas bucales de *A. bonariensis*. A. Setas en forma de gancho en el prementum y estipes. B. Setas en forma de gancho en los palpos labiales. Escala: 500 μm. Imágenes obtenidas con microscopio electrónico de barrido.

10.3.3. Especies con aparato bucal no modificado

Estas especies son de tamaño pequeño a mediano, de 4,2 a 9,5 mm. La probóscide carece de setas ganchudas, y los machos generalmente no tienen proyecciones frente a las coxas medias, con excepción de *A. romeroi* y *A. saltensis*, que tienen elevaciones tuberculiformes. La pilosidad varía de blanca a negra o grisácea, con bandas apicales metasomales blancas, generalmente interrumpidas en T1. La escopa tibial femenina tiene pelos negros dorsalmente y blancos ventralmente.

10.3.4. *Análisis de la evolución de adaptaciones morfológicas para la colecta de polen, mediante método de optimización*

El mapeo del carácter aparato bucal con pelos en gancho en las hembras (Figura VI.2) muestra que las especies del grupo *ursinus*, incluyendo *A. halictoides*, *A. frieseanus*, *A. bonariensis*, *A. duckei*, *A. holmbergi*, *A. mesopotamica* y *A. ursinus*, tienen pelos en ganchos en el aparato bucal, al igual que su ancestro. En el caso de *A. duckei*, esta característica no se ha confirmado debido a la falta de ejemplares femeninos. En contraste, las restantes especies como también las especies del grupo externo muestra una ausencia de pelos en gancho.

En la Figura VI.3 se observa la evolución de los pelos en gancho en el grupo *ursinus*. El ancestro es ambiguo, y existen dos hipótesis posibles. La primera sugiere que el ancestro era similar a *A. halictoides*, con pelos en gancho en el estipe, prementum y primer segmento del palpo labial. Posteriormente, hubo una ganancia de más pelos en gancho en el segundo segmento del palpo labial, ya que el resto de las especies de este grupo los tienen en esas mismas ubicaciones. Además, algunas especies como *A. bonariensis* poseen pelos modificados en otras partes del cuerpo, incluyendo el área hipostomal de la cabeza, los esternos del 1 al 4 y los trocánteres. La segunda hipótesis sugiere que el ancestro presentaba pelos en ganchos en el prementum, estipe y en el primer y segundo segmento del palpo labial y que hubo una pérdida de pelos en gancho en el segundo segmento del palpo labial como el caso de *A. halictoides*.

Las especies de *Ancyloscelis* que no presentan modificaciones en su aparato bucal, visitan flores de Convolvulaceae y Cactaceae, que tienen flores abiertas y accesibles. Estas abejas no requieren estructuras especializadas para la recolección de polen. En cambio, las especies del grupo *ursinus*, con adaptaciones en su aparato bucal, visitan exclusivamente flores de Pontederiaceae, cuyas flores tienen estambres a diferentes alturas dentro de la corola, un polimorfismo conocido como heterostilia. Los estambres cortos están ocultos en el tubo del perianto, y para acceder a ellos, los visitantes necesitan un aparato especializado para alcanzar estos estambres y recolectar polen de manera eficiente.

El polen recolectado por las especies con aparato bucal no modificado varía en su ornamentación; algunos granos de polen son reticulados, mientras que otros poseen espinas. Esta ornamentación complica su adhesión a los pelos especializados en las especies del grupo *ursinus*. A diferencia de esto, las abejas del grupo *ursinus* recolectan polen de plantas del género *Pontederia*, cuyo polen tiene ornamentaciones de verrugas o microverrugas, lo que facilita su adherencia a los pelos especializados de su aparato bucal. Cabe aclarar que en las abejas en general, la probóscide no

juega un papel importante como órgano de recolección de polen, sin embargo desempeña un papel fundamental para acceder a flores con características específicas, como en el caso que nos ocupa.

Los resultados muestran que el grupo *ursinus* presenta adaptaciones morfológicas especializadas para recolectar polen de sus plantas huésped. Los pelos en gancho de la probóscide de estas abejas están especialmente adaptados para recolectar polen de las anteras cortas, ubicadas en lo profundo de las flores y no fácilmente alcanzables por abejas sin probóscides especializadas. Estas adaptaciones morfológicas no solo facilitan la recolección de polen de anteras ocultas, sino que también confieren una ventaja competitiva a estas abejas sobre los visitantes que carecen de tales adaptaciones.

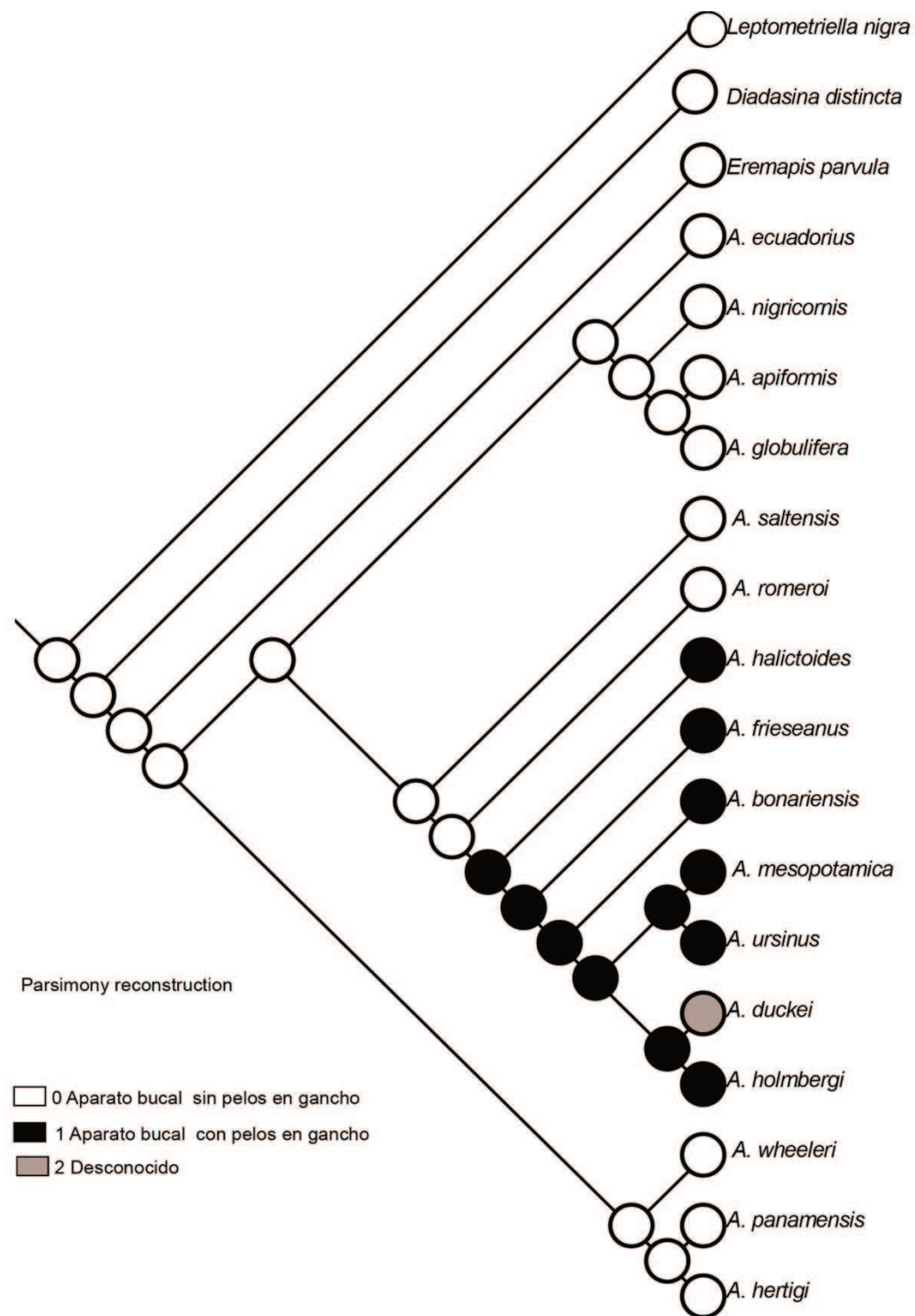
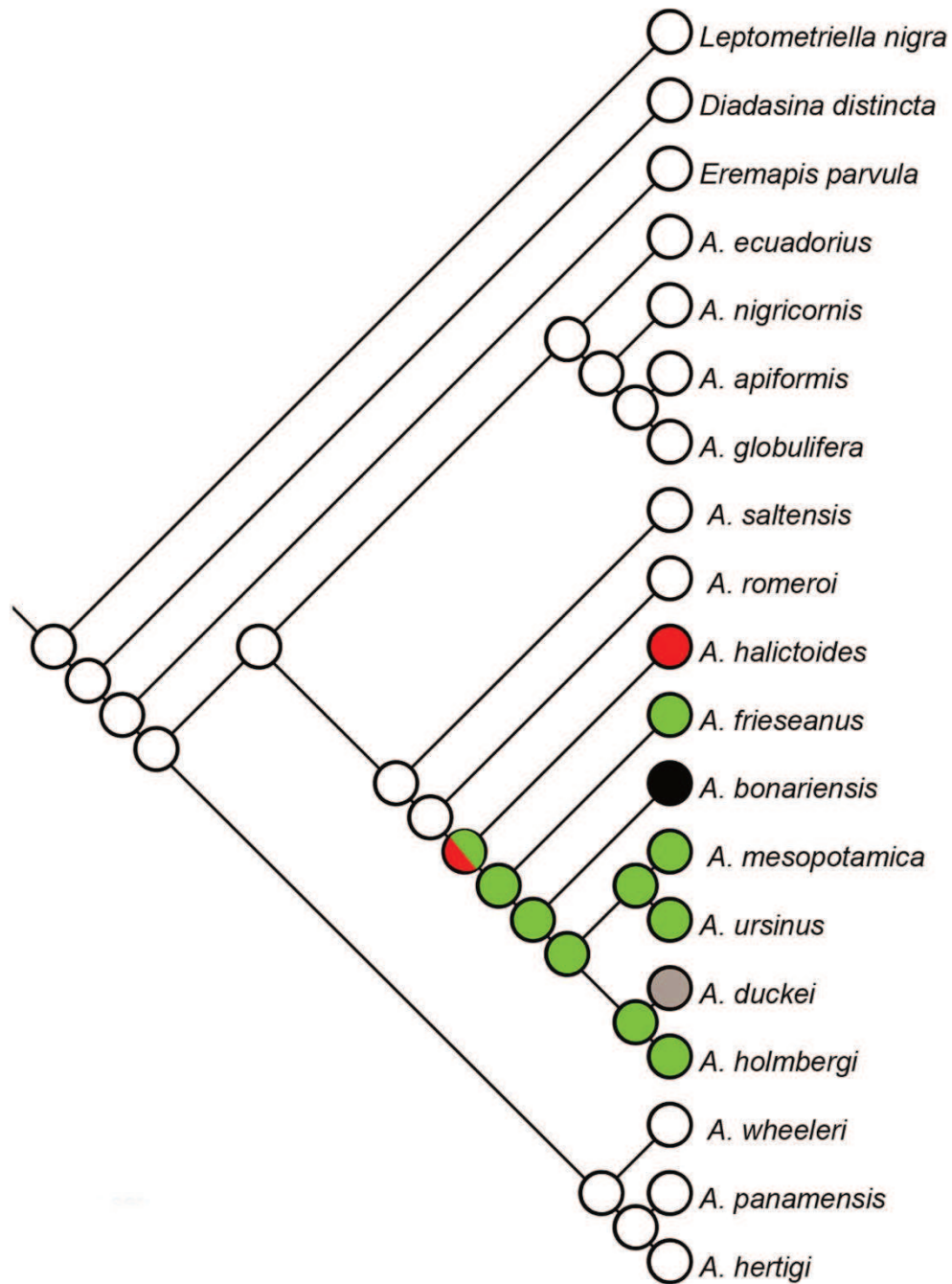


Figura VI 2. Reconstrucción de la evolución del aparato bucal con pelos en gancho en el género *Ancyloscelis*, basada en la filogenia obtenida en el capítulo III.



Parsimony reconstruction

- 0 Aparato bucal sin pelos en gancho
- 1 Aparato bucal con pelos en gancho en el prementum, estipe y primer segmento del palpo labial
- 2 Aparato bucal con pelos en gancho en el prementum, estipe y primer y segundo segmento del palpo labial
- 3 Aparato bucal con pelos en gancho en el primer y segundo segmento del palpo labial, prementum, estipes y esternos 1 a 4
- 4 Desconocido

Figura VI 3. Reconstrucción de la evolución de la aparición de pelos en gancho en el género *Ancyloscelis* sobre la filogenia obtenida en el capítulo III.

10.4. Discusión

Estos hallazgos respaldan la hipótesis de que la estructura de los pelos colectores de polen en las especies de *Ancyloscelis* está correlacionada con las características de las plantas de las cuales obtienen el polen.

Los pelos en forma de gancho en las piezas bucales, que son eficientes para extraer polen de anteras ubicadas en lo profundo de una corola estrecha, se encuentran en diversas especies de Apoidea no relacionadas (Peters, 1974; Michener et al., 1978; Thorp, 1979; Parker & Tepedino, 1982; Thorp, 2000). Laberge (1956) encontró numerosos pelos en forma de gancho en las galeas de *Melissodes apicata* y sugirió que eran una adaptación para extraer polen de flores tubulares y estrechas de *Pontederia*. Eickwort et al. (1986) estudiaron a *Dufourea novaeangliae* (Halictidae), oligolectica en flores de *Pontederia cordata*, y asumieron que las setas en las partes bucales se utilizan de manera similar para recolectar polen de los estambres más cortos en la corola. Como se muestra en los resultados, varias especies del grupo *Ancyloscelis* presentan estos pelos en gancho. Esta especialización en Pontederiaceae sugiere una convergencia morfológica adaptativa de todos estos taxones en respuesta a cómo la planta ofrece su polen. Según Michener (2000), los caracteres convergentes indican un comportamiento común o un desafío ambiental compartido. En este caso, el desafío es acceder a una fuente de polen oculta en lo profundo de una corola estrecha.

El polen es esencial para las plantas, ya que cada grano representa una oportunidad para la reproducción sexual y no debe ser desperdiciado por visitantes no polinizadores (Westerkamp, 1996). Por esta razón, algunas plantas han desarrollado mecanismos sofisticados para proteger y controlar la liberación de polen. En las Pontederiaceae trisilosas, las anteras cortas están ocultas estratégicamente para reducir la pérdida de polen causada por polinizadores no legítimos.

Las plantas de *Pontederia* dependen de polinizadores especializados para su reproducción. Estas flores presentan un sistema de polinización complejo, con tres tipos de flores que tienen diferentes longitudes de estilo y alturas de anteras (Alves-dos-Santos, 2002). Para una polinización legítima, el polen debe ser transferido entre los diferentes morfos florales de forma recíproca dentro de la población (Barrett, 1992). El polen de las anteras cortas es compatible con los estilos cortos de otras flores, y este intercambio también se aplica a los órganos de nivel medio y largo, asegurando que las partes del polinizador que tocan las anteras también toquen los estigmas en la siguiente flor.

Debido a la arquitectura floral de *Pontederia*, las anteras cortas y los estilos resultan difíciles de alcanzar y, por ende, de polinizar. Sin embargo, las probóscides de las abejas del grupo *ursinus* son especialmente eficientes en este aspecto, ya que pueden ingresar fácilmente en el tubo estrecho de la corola y contactar con los órganos cortos para extraer el polen. Estas probóscides actúan como dispositivos de polinización exclusivos y cruciales para estas plantas, particularmente en los morfos florales con estilos cortos. Estas adaptaciones especializadas en el aparato bucal, como se observa en las especies del grupo *ursinus*, sugieren una coevolución entre estas abejas y las plantas de *Pontederia*, subrayando la importancia de estas estructuras para una recolección eficiente de polen.

10.5. Bibliografia

- Alves Dos Santos, I. (2002). Flower-visiting bees and the breakdown of the tristylous breeding system of *Eichhornia azurea* (Swartz) Kunth (Pontederiaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 77(4), 499-507.
- Alves-dos-Santos, I., & Wittmann, D. (1999). The proboscis of the long-tongued *Ancyloscelis* bees (Anthophoridae/Apoidea), with remarks on flower visits and pollen collecting with the mouthparts. *Journal of the Kansas Entomological society*, 72, 277-288.
- Barrett, S. C. H. (1977). Tristylly in *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms (water hyacinth). *Biotropica*, 9, 230-238.
- Barrett, S. C. (1977). Tristylly in *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms (water hyacinth). *Biotropica*, 230-238.
- Barrett, S. C. H. (1992). Heterostylous genetic polymorphisms: Model systems for evolutionary analysis. In *Evolution and function of heterostyly* (pp. 1-29). Springer Berlin Heidelberg.
- Eickwort, G. C., Kukuk, P. F., & Wesley, F. R. (1986). The nesting biology of *Dufourea novaeangliae* (Hymenoptera: Halictidae) and the systematic position of the Dufoureae based on behavior and development. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 59(1), 103-120.
- Houston, T. F. (1991). Two new and unusual species of the bee genus *Leioproctus* Smith (Hymenoptera: Colletidae), with notes on their behaviour. *Records of the Western Australian Museum*, 15(1), 83-96.
- LaBerge, W. E. (1989) A revision of the bees of the genus *Andrena* of the Western Hemisphere. Part. XIII. Subgenera *Simandrena* and *Taeniandrena*. *Transactions of the American Entomological Society*, 115(1), 1-56.
- LaBerge, W. E. (1956). A revision of the bees of the genus *Melissodes* in North and Central America. Part I (Hymenoptera, Apidae). *University of Kansas Science Bulletin*, 37(18), 911-1099.
- Michener, C. D. (1944). Comparative external morphology, phylogeny, and a classification of the bees (Hymenoptera). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 82(6), 151-326.
- Michener, C. D. (2000). *The bees of the world* (Vol. 1). The John Hopkins University Press.
- Michener, C. D., Winston, M. L., & Jander, R. (1978). Pollen manipulation and related activities and structures in bees of the family Apidae. *The University of Kansas Science Bulletin*, 51(19), 575-591.
- Müller, A. (1995). Morphological specializations in Central European bees for the uptake of pollen from flowers with anthers hidden in narrow corolla tubes (Hymenoptera: Apoidea). *Entomologia Generalis*, 20(1-2), 43-57.

- Müller, A. (1996). Convergent evolution of morphological specializations in central European bee and honey wasp species as an adaptation to the uptake of pollen from notobribic flowers (Hymenoptera, Apoidea and Masaridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 57(3), 235–252.
- Parker, F. D., & Tepedino, V. J. (1982). A nest and pollen-collection records of *Osmia sculleni* Sandhouse, a bee with hooked hairs on the mouthparts (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 55(2), 329–334.
- Peters, D. S. (1974). Über die Untergattung *Haetosmia* Popov 1952 (Insecta: Hymenoptera: Megachilidae: *Osmia*). *Senckenbergiana Biologica*, 55, 77–89.
- Roig Alsina, A. (2020). *Joergensenella*, a new subgenus of Neotropical *Megachile* (Hymenoptera: Megachilidae), with a key to Argentinean *Megachile* with specialized facial pollen-harvesting hairs. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 22(1), 21–46.
- Sedivy, C., Dorn, S., Widmer, A., & Müller, A. (2013). Host range evolution in a selected group of osmiine bees (Hymenoptera: Megachilidae): the Boraginaceae-Fabaceae paradox. *Biological Journal of the Linnean Society*, 108(1), 35–54.
- Snelling, R. R., Stage, G. I. (1995). Systematics and biology of the bee genus *Xeralictus* (Hymenoptera: Halictidae, Rophitinae). *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County*, 451, 1–17.
- Thorp, R. W. (1979). Structural, behavioral, and physiological adaptations of bees (Apoidea) for collecting pollen. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 66(4), 788–812.
- Thorp, R. W. (2000). The collection of pollen by bees. In A. Dafni, M. Hesse, & E. Pacini (Eds.), *Pollen and pollination* (pp. 211–223). Springer.
- Wcislo, W. T., & Cane, J. H. (1996). Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. *Annual Review of Entomology*, 41(1), 257–286.
- Westerkamp, C. (1987). *Das Pollensammeln der sozialen Bienen in Bezug auf die Anpassungen der Blüten* (Doctoral dissertation). Johannes Gutenberg-Universität Mainz.
- Westerkamp, C. H. (1996). Pollen in bee-flower relations some considerations on melittophily. *Botanica Acta*, 109(4), 325–332.

**Capítulo VII: Otros Emphorini. *Melitoma*
*ameghinoi***

11.1. Introducción

El género *Melitoma* Lepeletier y Serville es miembro de la tribu Emphorini, una tribu de abejas restringida al hemisferio occidental (Michener, 2007). La integración del género *Melitoma* en esta investigación se debe a su pertenencia a la tribu Emphorini, que constituye el foco principal de este estudio. Su incorporación respondió a criterios logísticos, ya que durante las campañas de muestreo se seleccionaba el material disponible para su análisis. En este marco, el descubrimiento de nidos de *M. ameghinoi* permitió profundizar en su estudio.

Las especies de *Melitoma* se extienden desde los Estados Unidos hasta Argentina, se destaca que su mayor diversidad se encuentra en América del Sur (Moure et al., 2007). Un rasgo distintivo de estas abejas es su probóscide larga, que en reposo alcanza o supera las coxas medias del abdomen. Esta característica está adaptada a las corolas profundas de las flores que pertenecen a la familia Convolvulaceae, que son sus plantas huéspedes preferidas (Linsley et al., 1980; Bullock et al., 1991).

Las especies de *Melitoma* son abejas solitarias y excavadoras, que generalmente tienden a anidar en barrancas de arcillas duras, a menudo formando densas agregaciones. En la entrada de sus nidos, construyen una torreta característica compuesta por pequeños gránulos de barro (Linsley et al., 1980).

La mayor parte de la información sobre el comportamiento de anidación de las abejas *Melitoma* proviene de estudios centrados principalmente en la especie ampliamente distribuida *M. segmentaria* (Fabricius) (literatura anterior resumida en Linsley et al., 1980; Filho et al., 1991; Camillo et al., 1993). En menor medida, se han investigado otros miembros de este género, como *M. marginella* (Cresson) (Linsley et al., 1980), *M. taurea* (Say) (Rau, 1929) y *M. grisella* (Cockerell & Porter) (Hungerford & Williams, 1912). Estas especies pertenecen a uno de los dos grupos reconocibles dentro del género (Roig-Alsina, 1999). Hasta ahora, no se dispone de información sobre la biología de anidación de las especies que forman el otro grupo, al cual pertenece *M. ameghinoi*. Nuestro estudio de esta última especie indica que su comportamiento de anidación difiere de lo que se ha documentado en el grupo de *M. segmentaria*.

El objetivo de esta contribución es proporcionar datos novedosos sobre los patrones de anidación, las relaciones florales, la taxonomía y la distribución de *M. ameghinoi*, una especie que, hasta la fecha, se conocía únicamente por su material tipo, descrito por Holmberg (1903) hace más de un siglo.

11.2. *Materiales y métodos*

11.2.1. *Sitio de nidificación*

Se encontraron nidos de *Melitoma ameghinoi* a una distancia de 12 km al noreste de Resistencia (27.396667°S, 58.857778°O), a lo largo de un camino de tierra que conduce a Isla del Cerrito, en la provincia de Chaco, Argentina. Estos hallazgos se produjeron el 10 de enero de 2018 y el 15 de marzo de 2019. La zona está fuertemente influenciada por la cercanía del río Paraná y experimenta inundaciones periódicas. El clima en este sitio es subtropical, con una temperatura media anual de 21,6°C y una precipitación promedio anual de 1200 mm, según datos del Servicio Meteorológico Nacional de Argentina. La vegetación en el área comprende pastizales altos, zonas bajas con masas de plantas acuáticas, que incluyen camalotes, así como parches de bosque ribereño intercalados (Figura VII 1(a,b)).

Para identificar los nidos de *Melitoma*, se realizaron búsquedas inspeccionando agujeros y torretas en el suelo (Figura VII 2). Estos nidos se identificaron cubriendo las entradas con vasos de plástico invertidos y capturando a la abeja propietaria del nido. A pesar de que los nidos se encontraban en terreno descubierto, varias plantas cercanas estaban floreciendo, incluyendo varias especies de *Ipomoea*.

11.2.2. *Captura de ejemplares en la vegetación*

Para estudiar la vegetación en detalle, se realizó un análisis a lo largo de una transecta de 200 metros de longitud y 20 metros de ancho, limitada por cuerpos de agua en ambos lados del camino. Se inspeccionaron todas las plantas en flor durante períodos de 5 minutos en cada parche. Se capturaron las abejas que visitaban las flores utilizando redes entomológicas y se tomaron muestras de plantas. La transecta fue recorrida varias veces, sumando un total de 3 horas. Se visitaron otras dos localidades en busca de ejemplares de *Melitoma*: Monte Alto en Resistencia (27.441389°S, 58.915278°O), e Isla del Cerrito (27.296389°S, 58.619444°O), todas en la provincia de Chaco, en marzo de 2016 y octubre de 2017. Los ejemplares capturados se sacrificaron con acetato de etilo y se transportaron al laboratorio en frascos individuales. Finalmente, los ejemplares se depositaron en el Museo Argentino de Ciencias Naturales de Buenos Aires (MACN).

11.2.3. *Análisis polínico de las provisiones*

Se realizó el análisis polínico de las provisiones halladas en las celdas para evaluar las plantas huésped de *M. ameghinoi*. Se recuperó una sola masa de polen, pero como la mayoría de las celdas excavadas tenían pupas o ya estaban desocupadas, fue posible estudiar el contenido de polen de las heces. Las heces se disponían formando una fina capa que cubría completamente el revestimiento interno de la celda. Para extraerlo, en el laboratorio, se raspó con cuidado la superficie interna de cada celda, transfiriendo el material obtenido a un tubo que contenía agua destilada y se homogeneizó (este procedimiento se repitió para cada celda individualmente). Después de decantar el sedimento y añadir 5 ml de una solución al 10% de hidróxido de potasio (KOH), se colocó el sedimento en un baño de agua caliente y se agitó suavemente con una varilla de vidrio durante 5 minutos. Posteriormente, la muestra se centrifugó y se sometió a varios lavados. Se tomaron tres gotas de esta preparación y se aplicó la tinción con fucsina siguiendo el método de Wodehouse (1935) a cada portaobjetos. Se analizaron 8 celdas en total. En cada caso, se procedió a identificar y contar todo el polen presente en el portaobjetos, siendo el número de granos de polen de entre 300 y 700 por portaobjetos. Se realizaron dos portaobjetos por cada celda. El análisis de la masa de polen siguió un procedimiento similar. Además, se extrajeron las cargas de polen de las escopas de los especímenes utilizando una aguja de disección. Se analizaron 9 especímenes con cargas escopales, el polen de cada escopa se dispuso en un portaobjetos de microscopio y se tiñó con fucsina, siguiendo el método de Wodehouse (1935). Se realizaron conteos totales en cada portaobjetos.

Las identificaciones de los tipos polínicos se llevaron a cabo mediante la comparación con preparados hechos a partir de muestras recolectadas en el campo, ilustraciones de polen disponibles en línea y con la asistencia del Dr. Favio Vossler del Laboratorio de Palinología (CICyTTP-Conicet) en Diamante, Entre Ríos, Argentina.



Figura VII.1. Hábitat de *Melitoma ameghinoi*. **a.** Camino de tierra donde se encontraron nidos. **b.** Cuerpos de agua cerca del camino de tierra.

11.3. Resultados

11.3.1. Nidificación

Los nidos se encontraron en suelo arcilloso extremadamente duro y en terreno plano. En enero de 2018, se hallaron tres nidos situados en estrecha proximidad, formando un triángulo con lados de 7–14–21 cm, en un área con escasa vegetación (Figura VII 2(a)). Cada uno de estos nidos albergaba una hembra de *M. ameghinoi* que entraba y salía de manera constante, y dos de ellas fueron capturadas. El mismo sitio fue revisado en marzo de 2019, encontrando agrupaciones de dos a ocho nidos a lo largo de una transecta de 200 metros. Los nidos dentro de cada agrupación estaban muy cercanos entre sí. En total, se excavaron tres nidos en 2018 y tres en 2019. No se encontraron túmulos alrededor de las entradas. En 2018, dos de los nidos excavados se abrían directamente a la superficie, y el tercero contaba con una torreta vertical hecha de pellets de barro (altura de la torreta: 14.7 mm; diámetro: 6.5 mm; grosor de la pared: 0.6 mm). El nido con la torreta era probablemente de construcción reciente, dado que no se encontraron celdas asociadas al túnel. La mayoría de los nidos observados en 2019 presentaban torretas curvas (Figura VII 2(b)).

Los nidos constaban de túneles principales rectos, perpendiculares al suelo, con longitudes de 10 a 16 cm y diámetros de 4-6 mm. Estos túneles principales parecían haber sido excavados directamente en la arcilla, ya que no se observaron paredes construidas. Las celdas se encontraban inmediatamente debajo de una capa superior de arcilla, en un sustrato más suave con una cantidad significativa de materia orgánica. De los nidos excavados con éxito, dos contenían tres celdas cada uno, y uno tenía cuatro celdas. La mayoría de las celdas estaban orientadas verticalmente, a excepción de una que se encontraba ligeramente inclinada. Los túneles laterales que conducían a las celdas no eran discernibles en el sustrato. Cuatro de las celdas se encontraban ocupadas: dos contenían pupas, una albergaba una bola de polen y dos resultaron dañadas durante la excavación. Una celda intacta fue llevada al laboratorio, y unos días después emergió una hembra de *M. ameghinoi*. Las celdas se encontraban próximas entre sí y dispuestas de forma individual (Figura VII 3). Algunas de ellas pudieron ser recuperadas en perfecto estado, mientras que otras quedaron adheridas al sustrato y se rompieron durante la excavación. Todas las celdas presentaban paredes de construcción gruesa, con un grosor de 1,2 a 1,9 mm ($n = 6$), rugosas e irregulares en el exterior, pero completamente suaves y brillantes en el interior. Bajo el microscopio, se podía distinguir una fina capa interna de 0,05 a 0,08 mm de espesor, impregnada por un recubrimiento brillante. Este recubrimiento actuaba como impermeable, ya que una gota de agua permaneció sin ser absorbida durante tres minutos y medio. Las celdas presentaban una forma ovoide (Figura VII 4(a)), no simétrica, pero con el cuello ligeramente curvado hacia un lado. Las medidas externas de las celdas eran las siguientes: longitud total de 16,8 a 18,0 mm, ancho máximo de 10,6 a 11,0

mm ($n = 4$). En cuanto a las dimensiones internas, la longitud (desde la base del cierre hasta el fondo) era de 11,7 a 14,26 mm ($n = 2$), el ancho máximo era de 7,3 a 10,2 mm ($n = 3$), y el ancho a nivel del cuello oscilaba entre 5,4 y 8,4 mm ($n = 4$). Las tapas de las celdas tenían un espesor de 0,8 a 1,04 mm ($n = 2$) y un diámetro de 5,4 a 6,0 mm ($n = 2$). La tapa que se recuperó intacta presentaba un espiral grueso y estaba conectada de manera irregular en el centro (Figura VII 4(b)).

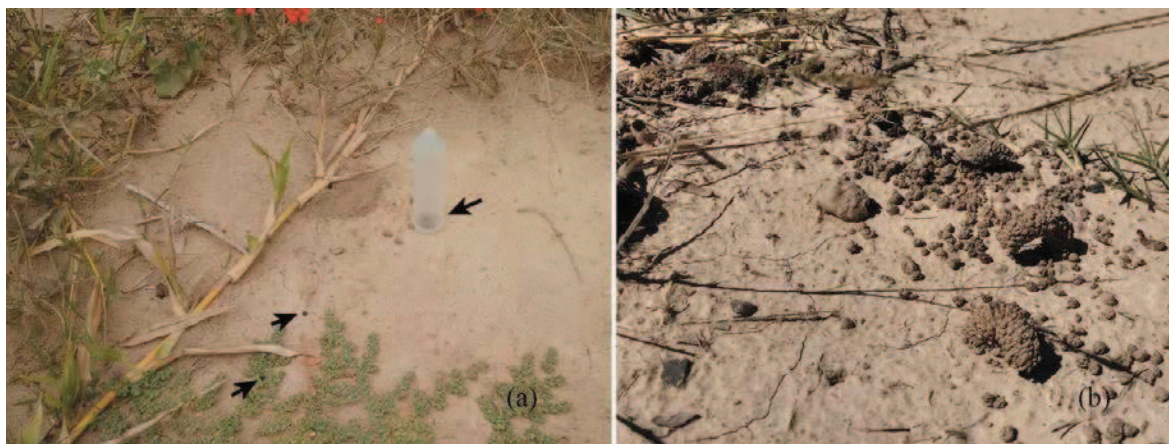


Figura VII 2. a. Área de anidación de *Melitoma ameghinoi* (flechas apuntan a entradas de nido). b. Clúster de nidos de *M. ameghinoi* con torretas curvas.

11.3.2. Análisis de polen

El polen presente en las celdas y en las escopas fue principalmente de especies de *Ipomoea*. Este polen se caracteriza por ser esferoidal con simetría radial, pantopórado, con una exina equinada y un diámetro que variaba entre 70 y 100 μm (Figura VII 5(a–c)). Se examinaron las heces de siete celdas. La mayoría del polen digerido se mantuvo intacto, con la exina en buen estado de conservación. De las tres celdas en un nido, todas presentaban un 100% de polen de *Ipomoea*. De las cuatro celdas en el segundo nido, dos también contenían un 100% de polen de *Ipomoea*. La tercera celda tenía un 99,54% de polen de *Ipomoea*, un 0,45% de polen de *Convolvulus* y un solo grano de *Poaceae*. La cuarta celda tenía un 98,5% de polen de *Ipomoea* y un 1,5% de polen de *Convolvulus*. Se procedió al análisis de la única bola de polen recuperada en una de las celda del nido 4, que constaba casi en su totalidad de polen de *Ipomoea*, a excepción de un solo grano de *Poaceae*.

El polen encontrado en las escopas fue evaluado en nueve especímenes, ocho de ellos recolectados en Monte Alto y un espécimen de Asunción, Paraguay, perteneciente a la colección MACN. Siete de los ejemplares de Monte Alto contenían un 100% de polen de *Ipomoea* (con una media del 84; error estándar $\pm 11,4$), mientras que un espécimen presentaba un 95,6% de polen de *Ipomoea* y tres granos de un tipo de polen desconocido. El ejemplar de Paraguay tenía una carga pura de polen de *Ipomoea*.

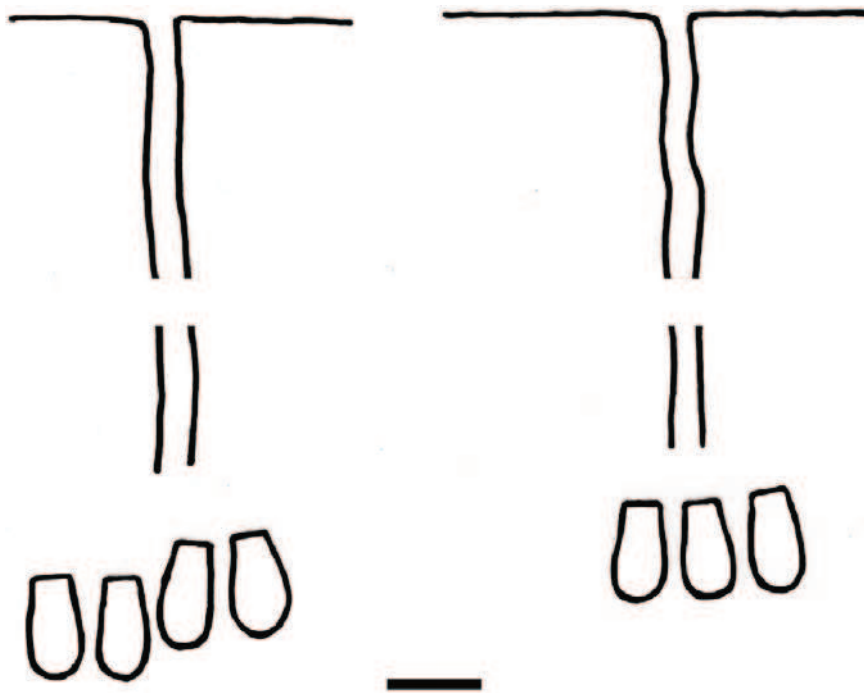


Figura VII 3. Diagrama de la sección longitudinal de los nidos de *Melitoma ameghinoi*. Escala: 1 cm. Imagen obtenida a través de ilustración.

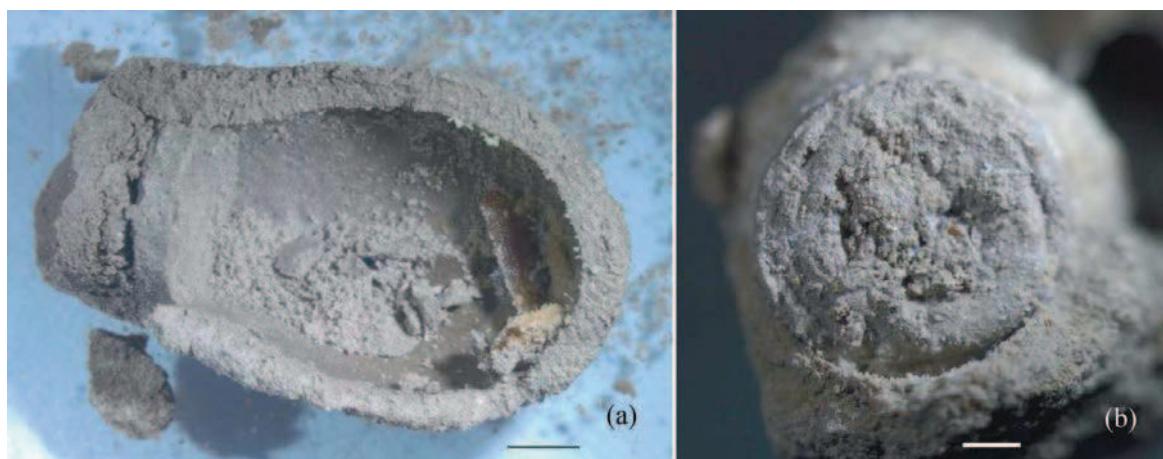


Figura VII 4. a. Sección longitudinal de la celda. b. Cierre de la celda del nido 2, vista exterior. Escalas, a: 2 mm; b: 1 mm. Imágenes obtenidas con lupa.



Figura VII 5. a. Polen de *Ipomoea cairica* de escopa. b. Polen de *Ipomoea cairica* de nido. c. Polen de *Ipomoea sp.* de nido. Escala: 25 μ m. Imágenes obtenidas con microscopio óptico.

11.3.3. Observaciones sobre el terreno

El estudio realizado en marzo de 2019 en la zona de anidación (camino de tierra que conduce a Isla del Cerrito) reveló la presencia de 17 especies de plantas en floración: *Ipomoea purpurea*, *I. chiliantha*, *I. cairica* (Convolvulaceae); *Aeschynomene sp.*, *Dolichopsis paraguariensis*, *Macroptilium erythroloma*, *Vigna adenantha* (Fabaceae); *Hyptis mutabilis* (Lamiaceae); *Glandularia peruviana*, *Verbena litoralis* (Verbenaceae); *Ludwigia sp.* (Onagraceae); *Sida rhombifolia* (Malvaceae); *Funastrum clausum* (Apocynaceae); *Bidens sp.*, *Urolepis hecatantha* (Asteraceae); *Commelina erecta* (Commelinaceae); y *Solanum sp.* (Solanaceae). Entre estas, *Melitoma ameghinoi* visitó exclusivamente las especies del género *Ipomoea*. *Melissodes sp.* también visitó *I. purpurea*, *Melitoma sp. 1* fue observada en *I. chiliantha* y en *I. cairica*, y *Melitoma sp. 2* se registró en *I. cairica*.

También se realizaron observaciones de visitas de *M. ameghinoi* en Monte Alto e Isla del Cerrito. En la primera localidad las abejas visitaron *Ipomea cairica* e *Ipomoea carnea ssp. fistulosa*. Ambos sexos visitaron las flores, y las hembras recogieron polen de ambas especies de *Ipomea*. En la última localidad las abejas visitaron *Ipomoea cairica*.

11.3.4. Relevamiento bibliográfico

Se ha llevado a cabo un extenso relevamiento de todos los trabajos publicados que contienen información sobre las fuentes de polen para las especies de *Melitoma*. Este relevamiento se encuentra recopilado en la tabla VII-1.

11.3.5. *Sistemática*

Melitoma ameghinoi (Holmberg)

Energoponus ameghinoi Holmberg, 1903: 407-408 (Lectotipo masculino de Argentina, Formosa, Monteagudo, 24-III-1885, E L.) Holmberg, MACN, presente designación).

Melitoma ameghinoi Roig-Alsina, 1999:9. Citada por Moure et al., 2007: p. 153.

11.3.6. *Código de barras*

Los códigos de barras genéticos (DNA barcodes) son secuencias cortas de una región estandarizada del genoma, que pueden utilizarse para la identificación de especies.

En esta tesis se realizó código de barras a cinco especies (Código de barras número bold: ADL9292), y sus secuencias están disponibles públicamente en línea (proyecto AVS, <http://www.boldsystems.org>).

11.3.7. *Diagnosis*

Melitoma ameghinoi se distingue con facilidad gracias a su distintivo patrón de color, que se caracteriza por la presencia de un tono amarillo dorado en la cabeza y el tórax, así como por anchas bandas de pelo amarillo en los tergos metasomales (Figura VII 6 (a,b)). Estas bandas ocupan más del 50% del área de los tergos 2-4 en las hembras y los tergos 2-5 en los machos. Aunque este patrón de color es común en muchas especies del género *Ptilothrix*, resulta inusual en el género *Melitoma*. La única otra especie de *Melitoma* que presenta bandas de pelo amarillo en los tergos metasomales es *M. ipomoearum*, pero en este caso, las bandas se limitan al tercio apical de los tergos. Además, la forma y la vestidura del séptimo esterno metasomal del macho es diagnóstico para *M. ameghinoi* (Figura VII 7)

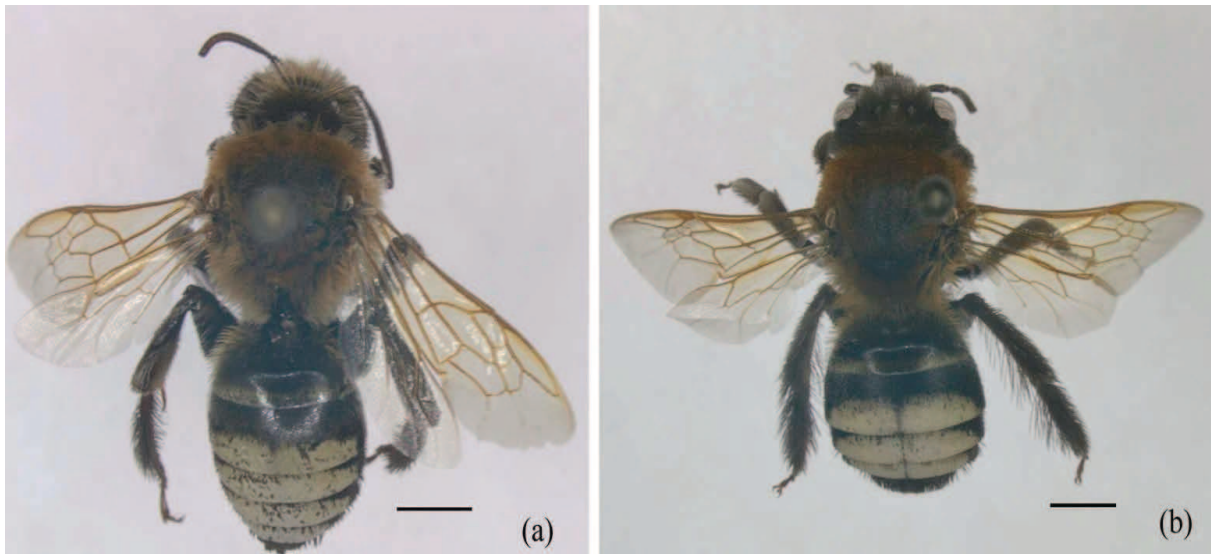


Figura VII 6. *Melitoma ameghinoi* del Chaco. a, macho; b, hembra. Escala: 2 mm. Imágenes obtenidas con lupa.



Figura VII 7. *Melitoma ameghinoi* macho, séptimo esterno metasomal. Escala: 0, 5 mm. . Imagen obtenida con lupa.

11.3.8. *Relaciones de M. ameghinoi*

Dentro del género *Melitoma*, se pueden identificar dos grupos de especies claramente distinguibles. Uno de ellos engloba a *M. segmentaria*, una especie con una amplia distribución que abarca desde Estados Unidos hasta Argentina, y otras especies ampliamente reconocidas en Norteamérica, Centroamérica y Sudamérica. Estas incluyen a *M. taurea*, *M. grisella*, *M. marginella* y *M. nudipes* (Burmeister), así como dos especies recientemente descritas en Sudamérica que presentan notables modificaciones en los tarsos posteriores de los machos: *M. torquata* Roig-Alsina y *M. fulviscopis* Roig-Alsina.

Estas especies comparten características distintivas, como un primer flagelómero alargado tanto en machos como en hembras, una sutura epistomal apenas visible en el margen superior del clípeo, áreas de la superficie posterior del pronoto y el margen anterior del escudo lisas y brillantes, y un séptimo esterno metasomal en los machos que se presenta sin incisiones. Todas estas características se consideran sinapomorfías que respaldan la formación de un clado denominado grupo *segmentaria*.

Por otro lado, el segundo grupo, que incluye especies como *M. ameghinoi*, *M. osmioides* (Ducke) y *M. ipomoearum* Ducke, junto con algunas especies no descritas, muestran rasgos plesiomórficos alternativos. El grupo de *M. ameghinoi* podría presentar una estructura parafilética y, posiblemente, representar las ramas más tempranas en la filogenia de *Melitoma*. Sin embargo, en el contexto de las características de los machos, dos rasgos específicos sugieren una estrecha relación entre estas especies: una protuberancia preapical en el margen inferior externo del fémur posterior y la forma del sexto esterno metasomal, que exhibe una proyección apical mediana de aspecto ligeramente cuadrado. Estos dos caracteres respaldarían la idea de que el grupo *M. ameghinoi* podría formar un clado monofilético.

Este análisis de las relaciones filogenéticas se basa en estudios morfológicos previos realizados por Roig-Alsina (1994), así como en datos adicionales que, aunque no han sido publicados, contribuyen a comprender la evolución de los géneros de Emphorini. El continuo estudio de estas características y relaciones filogenéticas proporcionará una visión más completa de la evolución y la historia de *Melitoma* y sus relaciones con otros géneros relacionados.

Material tipo

En el MACN se conservan tres machos sintipos, todos en mal estado, procedentes de la colección Holmberg. A todos les falta la cabeza y están dañados por los andrénidos. El que se encuentra en mejor estado, con la mayoría de las patas y un metasoma completo, se selecciona como lectotipo y se etiqueta en consecuencia. El tergo metasomal 7, los esternos 7-8 y las genitalias están disectados y conservados en un tubo, fijados con el espécimen. Los tres ejemplares están etiquetados como "Monteagudo/III-24-1885/símbolo masculino, E.L.H.".

Distribución

La especie se encuentra en las provincias de Chaco y Formosa, Argentina, y en Asunción, Paraguay (Figura VII 8).

Material estudiado

Argentina Chaco. 1M Barranqueras, 15.IV.2016 A. Schaller (MACN); 1H Barranqueras, 19. IV.2016 A. Schaller (MACN); 1M Barranqueras, 17.IV.2016 A. Schaller (MACN); 1 M, 1H Barranqueras, 23.IV.2016, A. Schaller (MACN); 1 M, Barranqueras, 24.IV.2016, A. Schaller (MACN); 1 M, Barranqueras, 9.XI.2017, A. Schaller (MACN); 1 H, Isla del Cerrito, 20.X.2016, A. Schaller (MACN); 1 M, Isla del Cerrito, 10.I.2018, A. Schaller (MACN); 2 M, 8 H, Zona Monte Alto, Resistencia Chaco, 29.X.2016, A. Schaller (MACN); 1 H, 1 M Zona Monte Alto, Resistencia Chaco, 29.XII.2016, A. Schaller (MACN); 5 H, 2 M, camino a la Isla del Cerrito, 11.I.2018, 15/19. III.2019, A. Schaller (MACN); 1 H, Colonia Popular 13.XI.2018, A. Schaller (MACN); Formosa: 1 M, Monteagudo (MACN); 1 M, 1 H, Laguna Oca, I.2008, G. Galvani (MACN); Paraguay: 2 M, Asunción, octubre (MACN); 1 M, 1 H, Asunción, abril, G. Galvani (MACN)

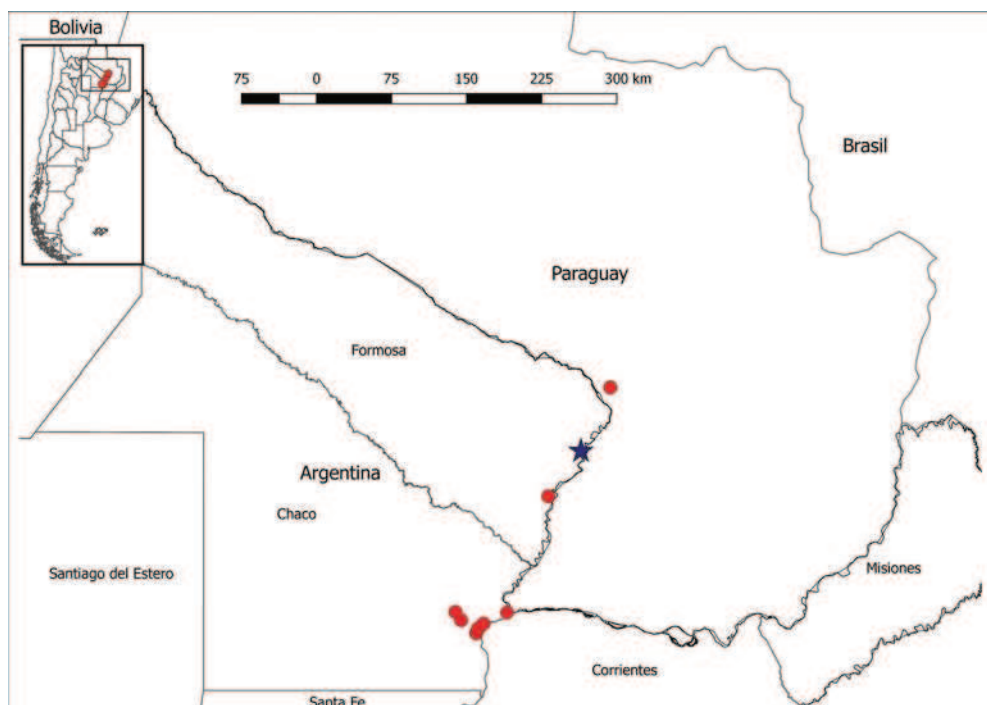


Figura VII 8. Distribución de *Melitoma ameghinoi* en Argentina y Paraguay. Localidad tipo (estrella) y los nuevos registros (puntos).

Tabla VII 1. Especies de *Melitoma*, plantas huéspedes, tipo de recurso recolectado, lugar de estudio y fuentes bibliográficas para las asociaciones de huéspedes.

<i>Melitoma</i>	Planta huésped	Recurso recolectado	País	Fuente
<i>ameghinoi</i>	<i>Ipomoea cairica</i> <i>Ipomoea carnea</i> subsp. <i>fistulosa</i> <i>Ipomoea chiliantha</i> <i>Ipomoea purpurea</i>	polen polen polen polen	Argentina Argentina Argentina Argentina	*presente estudio presente estudio *presente estudio *presente estudio
<i>grisella</i>	<i>Ipomoea leptophylla</i>	polen	México	Linsley, 1980
<i>marginella</i>	<i>Ipomoea wolcottiana</i>	néctar y polen	México	Bullock et al., 1987
	<i>Ipomoea pedicellaris</i> , <i>I. clavata</i> , <i>I. wolcottiana</i> , <i>I. nil</i> , <i>I. muricata</i> , and <i>I. trifida</i>	néctar y polen	México	Bullock et al., 1991
<i>osmioides</i>	<i>Ipomoea bahiensis</i>	polen	Brasil	Pick & Schlindwein 2011.
<i>segmentaria</i>	<i>Ipomoea bahiensis</i>	Polen polen	Brasil Brasil	Pick & Schlindwein 2011. Araujo et al., 2018
	<i>Ipomoea cairica</i> and <i>I. nil</i>	polen	Brasil	Maimoni-Rodella & Yanagizawa 2007
	<i>Ipomoea cairica</i>	polen	Brasil	Camillo et al., 1993
	<i>Ipomoea carnea</i>	néctar y polen	Costa Rica	Keeler, 1975
	<i>Ipomoea aserifolia</i> and <i>I. eriocalyx</i>	polen y néctar	Brasil	Paz & Pigozzo, 2013
	<i>I. carnea</i> subsp. <i>fistulosa</i>	polen y néctar	Brasil	Paz et al., 2013
	<i>Ipomoea acuminata</i>	polen	Brasil	Terada et al., 2005
	<i>I. longifolia</i> and <i>I. pringlei</i>	polen y néctar	México	Linsley et al., 1956
<i>taurea</i>	<i>Ipomoea pandurata</i>	polen	USA	Stucky & Beckmann, 1982
	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	polen	USA, Mexico	Devall & Thien, 1989

11.4. Discusión

Este trabajo contribuye sustancialmente al conocimiento de la especie y es el primer registro del tipo de nidificación de *M. ameghinoi*. Se obtuvo el primer registro de nidificación de *M. ameghinoi*, lo que representa un aporte significativo al conocimiento de la especie. Los nidos se encontraron en suelo árido, duro y arcilloso. Contrariamente a otras especies de *Melitoma* que se sabe que anidan en barrancas u otras superficies verticales o inclinadas (Linsley et al., 1980; Rozen, 1984), los nidos se encontraron en suelo horizontal. Linsley et al. (1980) mencionan algunas excepciones de *M. segmentaria* y *M. taurea* que anidan en superficies planas o casi planas, pero en todos estos casos los nidos estaban protegidos por un techo o vegetación. Los nidos de *M. ameghinoi* se encontraron en una zona abierta, cerca de un camino de tierra. Como en otras especies de *Melitoma*, los nidos estaban cerca de masas de agua, donde las abejas recogen agua para ablandar la arcilla y construir la torreta y las celdillas.

La presencia de una torreta en la entrada del nido, lisa por dentro y rugosa por fuera, es común a muchas abejas emphorinas. Se conocen torrecillas para *Ptilothrix* (Hazeldine, 1997a), *Diadasina* (Hazeldine, 1997b), *Alepidosceles* (Cilla, 2002), *Diadasia* (Stephen et al., 1969) y *Melitoma* (Linsley et al., 1980). Dentro de *Melitoma* se conocen torretas para *M. segmentaria* (Filho et al., 1991; Camillo et al., 1993; obs. personales), *M. taurea* (Rau, 1929), *M. grisella* (Hungerford & Williams, 1912), y *M. marginella* (Linsley et al., 1980). En todas estas especies de *Melitoma* la torreta es curvada, a veces plana sobre la superficie, y suele tener una hendidura longitudinal distintiva. Las torrecillas de *M. ameghinoi* son cortas, suelen apuntar hacia arriba durante un corto trecho y luego se arquean fuertemente, con la entrada dirigida hacia la superficie del suelo (Figura VII 2(b)). En algunos casos las torretas son cortas y rectas, con la entrada apuntando hacia arriba. Como en otras Emphorini, las celdas de *M. ameghinoi* están construidas con barro, siendo desprendibles del sustrato cuando se excavan. La forma y medidas de las celdas y su orientación vertical son similares a las de otras especies de *Melitoma* (Michener & Lange, 1958; Linsley et al., 1980). Los nidos son poco profundos, como en la mayoría de las Emphorini.

Los análisis del contenido de las celdillas y de la carga polínica de los especímenes, así como las observaciones sobre el terreno, indican que *M. ameghinoi* recoge casi exclusivamente polen de especies de *Ipomoea* en los lugares estudiados. En unas pocas celdas se encontró polen de *Convolvulus* sp., pero en muy baja proporción (0,45-1,5%). Estos valores están muy por debajo del 5-10% de contaminación sugerido por Cane y Sipes (2006). Según el léxico ideado por estos autores, puede decirse que *M. ameghinoi* es oligoléctica estrecha. Esta condición, la recolección de polen únicamente de un único género de planta huésped, en este caso de *Ipomoea*, está presente en todas las especies de *Melitoma* para las que se conocen plantas huésped (Tabla VII 1). La oligolectía en *Melitoma* es la condición plesiomórfica para todo el género.

La uniformidad en la asociación de plantas huéspedes de las especies de *Melitoma* contrasta con la de otros dos grandes géneros de abejas de la tribu Emphorini, *Diadasia* Patton y *Ptilothrix* Smith. Se sabe que las especies de *Diadasia* se especializan en cinco familias de plantas diferentes, con varios cambios de huéspedes preferidos en su historia evolutiva (Sipes & Tepedino, 2005), mientras que se sabe que las especies de *Ptilothrix* se especializan en Convolvulaceae, Malvaceae, Onagraceae y Cactaceae.

La conservada especificidad de huésped de *Melitoma* puede explicarse en parte por la abundancia de los huéspedes de polen utilizados por estas abejas. Las especies de *Ipomoea* son abundantes y tienen un periodo de floración prolongado, convirtiéndose en un recurso predecible que favorece la especialización (Wcislo & Cane, 1996; Minckley et al., 1999). Las especies de *Ipomoea* en flor siempre se encontraron durante las visitas a la zona de estudio desde octubre (primavera) hasta abril (principios de otoño).

La especialización morfológica de las piezas bucales puede ser otro factor implicado en el mantenimiento de la oligolectía en estas abejas. Existe una correlación entre la longitud de sus piezas bucales y la profundidad de las corolas de sus huéspedes. Aunque las piezas bucales largas se utilizan para la captación de néctar, no para la recolección de polen (Wcislo & Cane, 1996; Michener, 2007), el balance energético de las especies de *Melitoma* se vería beneficiado por la obtención de polen y néctar del mismo huésped, y por tanto favorecería la oligolectía.

La elección del huésped también puede estar relacionada con limitaciones fisiológicas en la digestión del polen. Varias abejas especializadas presentaron dificultades para desarrollarse en polen no huésped, lo que sugiere que están adaptadas a la química de sus huéspedes (Praz et al., 2008; Mueller & Kuhlmann, 2008; Sedivy et al., 2013). Otros factores que pueden limitar el cambio de huésped en las abejas oligolécticas son sus capacidades cognitivas relacionadas con el olfato y la visión (Sedivy et al., 2008; Simpson, 2009; Sedivy et al., 2013). Futuras investigaciones podrían revelar si la forma y la química de las flores y el polen intervienen en el mantenimiento de la oligolectía en las especies de *Melitoma*.

11.5. Bibliografía

- Araujo, L. S., Medina, A. M., & Gimenes, M. (2018). Pollination efficiency on *Ipomoea bahiensis* (Convolvulaceae): morphological and behavioural aspects of floral visitors. *Iheringia, Série Zoologia*, 108, 1–5.
- Bullock, S. H., Ayala, R., Baker, I., & Baker, H. G. (1987). Reproductive biology of the tree *Ipomoea wolcottiana* (Convolvulaceae). *Madroño*, 34(4), 304–314.
- Bullock, S. H., Ayala, R., Rodríguez González, G., Palacios Chávez, R., Ramos Zamora, D., Quiroz García, D. I., & Sánchez, M. (1991). Nest provision and pollen foraging in three Mexican species of solitary bees (Hymenoptera, Apoidea). *Pan-Pacific Entomologist*, 67(3), 171–176.
- Camillo, E., Garófalo, C. A., & Serrano, J. C. (1993). Hábitos de nidificação de *Melitoma segmentaria*, *Centris collaris*, *Centris fuscata* e *Paratetrapedia gigantea* (Hymenoptera, Anthophoridae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 37(1), 145–156.
- Cane, J. H., & Sipes, S. (2006). Characterizing floral specialization among bees: Analytical methods and a revised lexicon for oligolecty. In M. Waser & J. Ollerton (Eds.), *Plant-pollinator interactions: From specialization to generalization* (pp. 99–122). The University of Chicago Press.
- Cilla, G. (2002). Arquitectura de nidos y comportamiento de nidificación de la abeja *Alepidosceles filitarsis* (Vachal) (Apidae, Emphorini). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie*, 4(1), 95–98.
- Devall, M. S., & Thien, L. B. (1989). Factors influencing the reproductive success of *Ipomoea pes-caprae* (Convolvulaceae) around the Gulf of Mexico. *American Journal of Botany*, 76(12), 1821–1831.
- Filho, G. F., Ramos, M. A., & Oliveira, A. G. (1991). Contribuição à biologia de *Melitoma segmentaria* (Anthophoridae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 7(3), 217–221.
- Hazeldine, P. L. (1997a). Comportamiento de nidificación de cuatro especies de *Ptilothrix* Smith (Apidae, Emphorini). *Physis*, 54, 27–41.
- Hazeldine, P. L. (1997b). Comportamiento de nidificación de *Diadasina distincta* (Hymenoptera: Apidae). *Revista de la Sociedad Entomologica Argentina*, 56(1-4), 125–139.
- Holmberg, E. L. (1903). Delectus Hymenopterologicus Argentinus. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, 9, 377–517.
- Hungerford, H. B., & Williams, F. X. (1912). Biological notes on some Kansas Hymenoptera. *Entomol News*, 23(6), 241–260.
- Keeler, K. H. (1975). *Ipomoea carnea* Jacq. (Convolvulaceae) in Costa Rica. *Brenesia*, 5, 1–6.

- Linsley, E. G., MacSwain, J. W., & Michener, C. D. (1980). Nesting biology and associates of *Melitoma* (Hymenoptera, Anthophoridae). *University of California Publications in Entomology*, 90, 1–45.
- Linsley, E. G., MacSwain, J. W., & Smith, R. F. (1956). Biological observations on *Ptilothrix sumichrasti* (Cresson) and some related groups of emphorine bees (Hymenoptera, Anthophoridae). *Bulletin Southern California Academy of Sciences*, 55(2), 83–101.
- Maimoni-Rodella, R. C. S., & Yanagizawa, Y. A. N. P. (2007). Floral biology and breeding system of three *Ipomoea* weeds. *Planta Daninha*, 25(1), 35–42.
- Michener, C. D. (2007). *The bees of the world* (2nd ed.). Johns Hopkins University Press.
- Michener, C. D., & Lange, R. B. (1958). Observations on the ethology of Neotropical anthophorine bees (Hymenoptera: Apoidea). *University of Kansas Science Bulletin*, 39(3), 69–96.
- Minckley, R. L., Cane, J. H., Kervin, L., & Roulston, T. H. (1999). Spatial predictability and resource specialization of bees (Hymenoptera: Apoidea) at a superabundant, widespread resource. *Biological Journal of the Linnean Society*, 67(1), 119–147.
- Moure, J. S., Urban, D., & Melo, G. A. R. (2007). *Catalogue of bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical region*. Sociedade Brasileira de Entomologia.
- Mueller, A., & Kuhlmann, M. (2008). Pollen hosts of western palaeartic bees of the genus *Colletes* (Hymenoptera: Colletidae): the Asteraceae paradox. *Biological Journal of the Linnean Society*, 95(4), 719–733.
- Paz, J. R. L., Gimenes, M., & Pigozzo, C. M. (2013). Three diurnal patterns of anthesis in *Ipomoea carnea* subsp. *fistulosa* (Convolvulaceae): Implications for temporal, behavioral and morphological characteristics of pollinators?. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 208(2), 138–146.
- Paz, J. R. L., & Pigozzo, C. M. (2013). Guilda de visitantes florais de quatro espécies simpátricas de Convolvulaceae: composição e comportamento. *Acta Biológica Paranaense*, 42(1–2), 7–27.
- Pick, R. A., & Schlindwein, C. (2011). Pollen partitioning of three species of Convolvulaceae among oligolectic bees in the Caatinga of Brazil. *Plant Systematics and Evolution*, 293(1–4), 147–159. <https://doi.org/10.1007/s00606-011-0432-4>
- Praz, C. J., Müller, A., & Dorn, S. (2008). Specialized bees fail to develop on non-host pollen: Do plants chemically protect their pollen? *Ecology*, 89(3), 795–804.
- Rau, P. (1929). The biology and behavior of mining bees, *Anthophora abrupta* and *Entechnia taurea*. *Psyche*, 36(1), 155–181.

- Roig-Alsina, A. (1994). *Meliphilopsis*, a new genus of emphorine bees, and notes on the relationships among the genera of Emphorina (Insecta: Hymenoptera: Apoidea: Apidae). *Reichenbachia*, 30, 181-188
- Roig-Alsina, A. (1999). Sinopsis genérica de la tribu Emphorini, con la descripción de tres nuevos géneros (Hymenoptera, Apidae). *Physis*, 56(130 – 131), 17–25.
- Rozen, J. G. (1984). Comparative nesting biology of the bee tribe Exomalopsini (Apoidea, Anthophoridae). *American Museum Novitates*, 2798, 1-37.
- Sedivy, C., Dorn, S., Widmer, A., & Müller, A. (2013). Host range evolution in a selected group of osmiine bees (Hymenoptera: Megachilidae): the Boraginaceae-Fabaceae paradox. *Biological Journal of the Linnean Society*, 108(1), 35-54.
- Sedivy, C., Praz, C. J., Müller, A., Widmer, A., & Dorn, S. (2008). Patterns of host-plant choice in bees of the genus *Chelostoma*: the constraint hypothesis of host-range evolution in bees. *Evolution*, 62(10), 2487–2507
- Simpson, M. D. (2009). *An evaluation of Hibiscus moscheutos ssp. lasiocarpus and Ipomoea pandurata as host plants of the specialist bee, Ptilothrix bombiformis (Apoidea: Emphorini) and the role of floral scent chemistry in host-selection* [PhD Thesis, Southern Illinois University Carbondale]. Southern Illinois University Carbondale.
- Sipes, S. D., & Tepedino, V. J. (2005). Pollen-host specificity and evolutionary patterns of host switching in a clade of specialist bees (Apoidea: *Diadasia*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 86(4), 487-505.
- Stephen, W. P., Bohart, G. E., & Torchio, P. F. (1969). *The biology and external morphology of bees. With a synopsis of the genera of Northwestern America*. Agricultural Experiment Station, Oregon State University.
- Stucky, J. M., & Beckmann, R. L. (1982). Pollination biology, self-incompatibility, and sterility in *Ipomoea pandurata* (L.) GFW Meyer (Convolvulaceae). *American Journal of Botany*, 69(6), 1022-1031.
- Terada, Y., Taniguchi, A. P., Ruvolo-Takasusuki, M. C. C., & de Toledo, V. D. A. A. (2005). Floral biology of four *Ipomoea* (Tubiflorae: Convolvulaceae) species. *Acta Scientiarum. Animal Sciences*, 27(1), 137-143.
- Wcislo, W. T., & Cane, J. H. (1996). Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. *Annual Review of Entomology*, 41(1), 257-286.
- Wodehouse, R. P. (1935). *Pollen grains*. McGraw-Hill.

12. Conclusiones finales

Esta tesis ha abordado el estudio de la filogenia, preferencias polínicas y adaptaciones morfológicas de las abejas del género *Ancyloscelis*, con el fin de comprender sus relaciones evolutivas con las plantas de las cuales recolectan polen. Los estudios fueron realizados combinando análisis filogenéticos basados en caracteres morfológicos y estudios de comportamiento alimentarios, lo que permitió corroborar los resultados a través de múltiples enfoques. A modo de cierre, se presentan las siguientes conclusiones que sintetizan los aportes realizados por esta investigación doctoral.

1. **Relaciones filogenéticas:** El análisis filogenético del género *Ancyloscelis* ha demostrado que este grupo forma un clado monofilético bien definido, lo que confirma que todas las especies comparten un ancestro común. Se identificaron cuatro clados principales respaldados por sinapomorfías no homoplásticas, lo que permite una comprensión más precisa de las relaciones evolutivas dentro del género.
2. **Comportamiento y preferencias polínicas:** Las especies de *Ancyloscelis* muestran un comportamiento especializado en la recolección de polen, principalmente de las familias Convolvulaceae, Pontederiaceae, y Cactaceae. La mayoría de las especies son oligoléticas estrechas, recolectando polen de un solo género de plantas. Sin embargo, *Ancyloscelis apiformis* y *Ancyloscelis romeroi* presentan un comportamiento oligolético ecléctico, abarcando varios géneros de plantas de diferentes familias, lo que sugiere una evolución hacia la diversificación en sus preferencias de plantas huésped.
3. **Asociación abeja-planta:** El análisis evolutivo de las preferencias de plantas huésped sugiere que el ancestro del género *Ancyloscelis* estaba asociado con la familia Convolvulaceae. Este rasgo oligolético ancestral ha perdurado en varias especies, mientras que, en el grupo de especies con setas ganchudas en la probóscide, las preferencias han cambiado hacia otra familia de plantas, las Pontederiaceae. Estos hallazgos confirman la hipótesis de que la oligolectía es la condición plesiomórfica en el género.
4. **Covariación morfológica y adaptaciones:** El estudio de las características morfológicas de las especies de *Ancyloscelis* muestra una clara correlación entre la estructura de los pelos colectores de polen y las características de las plantas huésped. Las especies asociadas con Pontederiaceae han desarrollado adaptaciones morfológicas especializadas, como setas ganchudas en la probóscide, lo que facilita la recolección de polen en flores de anteras ocultas. En contraste, las especies que recolectan polen de Convolvulaceae y Cactaceae presentan una morfología más generalista, sin adaptaciones específicas, lo que confirma la hipótesis de que

la estructura de los pelos colectores está directamente relacionada con las características de las plantas de las cuales obtienen el polen.

5. **Otros Emphorini. *Melitoma ameghinoi*:** Este estudio aporta información inédita sobre *Melitoma ameghinoi*, al documentar por primera vez su comportamiento de nidificación y sus preferencias tróficas. La localización de nidos en suelos horizontales y abiertos, la estructura de las torretas y la construcción de las celdas revelan adaptaciones particulares dentro del género. La confirmación de una oligolectía estrecha hacia *Ipomoea* resalta la especialización trófica de la especie y su dependencia de estos recursos florales, lo que tiene implicaciones ecológicas y de conservación. Estos resultados amplían el conocimiento sobre la biología de *M. ameghinoi* y contribuyen a la comprensión de la evolución de las interacciones planta-polinizador en las Emphorini.