

**Biodiversidad: Protección de
las especies y del biotopo**

**Abejas polinizadoras de
árboles del Nordeste de
Costa Rica:
Ecología, protección e
importancia silvicultural
de las Centridini**

**Biodiversidad: Protección de
las especies y del biotopo**

**Abejas polinizadoras de
árboles en el Noroeste de
Costa Rica:
Ecología, protección e
importancia silvicultural
de las Centridini**

Rainer Thiele

Eschborn 2002

Número de la serie: TÖB F- IV/7s

Publicado por la:	Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH Postfach 5180, D-65726 Eschborn República Federal de Alemania
Responsable:	Begleitprogramm Tropenökologie (TÖB) Programa de Apoyo Ecológico
Autores:	Rainer Thiele
Traducción:	David Díaz Prieto
Redacción:	Michaela Hammer
ISBN:	3-9801067-11-5
Precio:	€ 5,-
Producción:	TZ Verlagsgesellschaft mbH, 64380 Roßdorf, Alemania

© 2002 Todos los derechos reservados

Prefacio

Los ecosistemas tropicales son la base de la existencia de la mayor parte de la población mundial. Sin embargo, la destrucción y degradación crecientes de los recursos naturales en los países en desarrollo ponen en peligro los esfuerzos por alcanzar un desarrollo sostenible y combatir de manera eficaz la pobreza.

El Programa de Apoyo Ecológico (TOEB) tiene el propósito de contribuir, en el marco de la cooperación al desarrollo, a un análisis, aplicación y puesta en práctica más eficientes de los conocimientos y experiencias adquiridos en este ámbito.

El Programa de Apoyo Ecológico es un proyecto de carácter suprarregional realizado por la Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH por encargo del Ministerio Federal de Cooperación Económica y Desarrollo de la República Federal de Alemania (BMZ).

Este programa promueve, a petición, estudios de apoyo a los proyectos sobre temas relevantes de ecología tropical. Se trata de contribuir a desarrollar estrategias para la protección y el uso sostenible de los ecosistemas tropicales y de esta forma desarrollar instrumentos innovadores para una cooperación al desarrollo que tenga debidamente en cuenta los aspectos del medio ambiente.

Mediante la integración de los resultados de estudios científicos en las actividades de asesoramiento, el programa ayuda a los diferentes proyectos a poner en práctica acuerdos internacionales tales como el *Programa 21* y la *Convención sobre la Biodiversidad*, a los que el BMZ atribuye una importancia especial.

Un elemento importante del enfoque de este programa consiste en el estudio en conjunto por investigadores alemanes y locales de cuestiones orientada a la aplicación práctica. De esta forma el TOEB contribuye altamente al perfeccionamiento práctico de los expertos contraparte y a la ampliación de conocimientos específicos sobre ecología tropical en los países contraparte.

A través de su serie de publicaciones, el TOEB presenta de manera accesible los resultados y recomendaciones de los estudios de apoyo a los proyectos. Estas publicaciones están a disposición de todas las organizaciones e instituciones dedicadas a la cooperación al desarrollo, así como del público interesado en temas de política de protección ambiental y de desarrollo.

I. Hoven

Jefe de la sección

Protección del medio ambiente y de los recursos naturales, gestión de recursos forestales

Ministerio Federal de Cooperación Económica y Desarrollo (BMZ)

Dr. C. van Tuyll

Jefe de la división

Desarrollo rural

Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH

Índice de materias

INDICE DE TABLAS	III
INDICE DE FIGURAS	IV
RESUMEN.....	V
1 INTRODUCCIÓN.....	1
2 METODOLOGÍA.....	5
3 RESULTADOS	7
3.1 Espectro de los visitantes de los árboles	7
3.1.1 "Hipótesis de estacionalidad-sitio de anidación"	7
3.1.2 <i>Dipteryx panamensis</i> (Fabaceae)	8
3.1.3 <i>Dussia macropophyllata</i> (Fabaceae).....	11
3.2 Diferencias entre los espectros de los polinizadores de árboles del bosque primario y de árboles en hábitats con influencia antropógena	11
3.2.1 <i>Hymenolobium mesoamericanum</i> (Fabaceae).....	11
3.2.2 <i>Vochysia guatemalensis</i> (Vochysiaceae)	15
3.3 Distribución de los síndromes de polinización.....	18
3.4 Ecología de las abejas.....	20
3.4.1 Estudio por medio de trampas de anidación.....	20
3.4.2 Oligolectia y polilectia	23
3.4.3 Rango máximo de vuelo en condiciones "naturales"	25
3.4.4 Especialización en la relación Centridini-Malpighiaceae	28
4 IMPORTANCIA PRÁCTICA.....	33
4.1 Obtención de semillas de especies maderables.....	33
4.2 Protección de las especies.....	33
4.3 Biomonitorio/evaluación rápida	34

5	RECOMENDACIONES PARA SU APLICACIÓN.....	35
5.1	Recomendaciones generales	36
5.2	Plantaciones para la producción de semillas	37
5.2.1	Selección de los árboles semilleros.....	37
5.2.2	Protección de las plantas hospederas en plantaciones semilleras	38
5.2.3	Protección de sitios de anidación.....	43
5.2.4	Instrucciones para la construcción de trampas de anidación.....	44
5.2.5	Protección de las especies que anidan en el suelo	44
5.3	Recomendaciones para la certificación de plantaciones.....	45
5.4	Biomonitoreo/especies indicadoras	47
6	BIBLIOGRAFÍA.....	51
	GLOSARIO	53
	ANEXOS	55

Indice de tablas

Tabla 1: Géneros de los polinizadores más importantes de las especies arbóreas investigadas.....	19
Tabla 2: Cantidad de Anthophoridae capturadas en <i>Hiraea fagifolia</i> y <i>Stigmaphyllon lindenianum</i> durante tres períodos de floración	29
Tabla 3: Plantas productoras de aceite, néctar y polen, hospederas de las Centridini y especialmente apropiadas para el enriquecimiento de plantaciones	41
Tabla 4: Estacionalidad de las Centridini y Ericrocidini, basada en las sumas de las capturas efectuadas en las flores entre enero de 1997 y diciembre de 1999.....	55
Tabla 5: Estimación de la frecuencia relativa, estacionalidad y grado de peligro de extinción de algunas especies de Centridini del bosque pluvial (Sarapiquí) y del bosque seco (Guanacaste) de Costa Rica.	56
Tabla 6: Cantidad mensual de machos (m), hembras (h) y nidos (n) de las principales especies que anidan en madera de las tierras bajas caribeñas de Costa Rica.....	57

Indice de figuras

Fig. 1: Porcentaje de los taxa de abejas más frecuentes del espectro de los polinizadores de tres individuos de <i>Dipteryx panamensis</i> (Fabaceae).....	9
Fig. 2: Porcentaje de los taxa de abejas más frecuentes del espectro de los polinizadores de dos individuos de <i>Dussia macrophyllata</i> (Fabaceae).....	12
Fig. 3: Porcentaje de los taxa de abejas más frecuentes del espectro de los polinizadores de dos individuos de <i>Hymenolobium mesoamericanum</i> (Fabaceae).....	14
Fig. 4: Porcentaje de los taxa de abejas más frecuentes del espectro de los polinizadores de seis individuos de <i>Vochysia guatemalensis</i> (Vochysiaceae)	17
Fig. 5: Preferencia de las abejas que anidan en madera por árboles muertos frente a árboles vivos como hábitat de anidación.....	21
Fig. 6: Preferencia de altura de las especies de abejas que anidan en madera	23
Fig. 7: Esquema simplificado de la distribución espacial de los árboles VG1 y VG2, así como del árbol de referencia (VGa), para determinar el sitio de anidación y el „rango máximo de vuelo“ de <i>Centris flavifrons</i>	27

Resumen

En el presente estudio se identificaron los perfiles de los polinizadores de las especies arbóreas polinizadas por abejas y también se investigó la ecología de anidación y de alimentación de las abejas de la región del dosel.

Se emplearon sistemas de cuerdas para trepar a los árboles en período de floración de la región del dosel. En estos árboles se recolectaron abejas y se realizaron observaciones sobre su visita a las flores. Esta investigación se centró particularmente en el estudio de la relación entre los árboles de la región del dosel, productores de néctar y de floración masiva, y un grupo de abejas, la tribu Centridini (familia: Anthophoridae). En el transcurso de la investigación pudo demostrarse que las Centridini buscan su alimento casi exclusivamente en la parte superior del dosel, y que constituyen el agente polinizador más importante de este hábitat. Se emplearon trampas de anidación (listones con perforaciones) para determinar la estacionalidad de varias especies de las abejas que anidan en madera. Se demostró que dichas abejas prefieren como hábitat de anidación la región del dosel frente a las capas más bajas del bosque. También se pudo demostrar que los árboles muertos, aún en pie, son importantes como hábitat de anidación para las abejas que anidan en madera.

Se formulan recomendaciones con el fin de lograr una integración de aspectos ecológicos y de protección de las especies en la configuración de plantaciones de árboles maderables. Se hace un énfasis especial en la necesidad de enriquecer las plantaciones con lianas y especies arbóreas productoras de aceite. Se insiste particularmente en que los criterios para otorgar el “sello de calidad ecológica” a plantaciones de árboles maderables, deben incluir la presencia de lianas y de sotobosque

1 Introducción

Título del proyecto

de investigación: Polinización de árboles por abejas en un bosque pluvial tropical de las tierras bajas

Investigador: Biólogo Rainer Thiele

Tipo de Proyecto: Tesis doctoral

Institución alemana: Universidad de Tübingen,
Instituto de Zoología,
Prof. Dr. Wolf Engels

Institución local: Cooperación en los sectores forestal y maderero (COSEFORMA/SINAC-GTZ),
Dr. Eva Müller,
San José, Costa Rica

Análisis del problema:

La continua devastación y fragmentación a que se están sometiendo los bosques tropicales de América Latina no solo constituye un enorme obstáculo para la protección de las especies y de la naturaleza, sino también un problema cada vez mayor para la silvicultura de los países afectados.

Una de las principales tareas de la silvicultura en esas regiones consiste en el establecimiento de bosques secundarios y de plantaciones de especies maderables que sean aprovechables en las próximas décadas. Al mismo tiempo, son cada vez mayores las exigencias de llevar a cabo la planificación forestal bajo el punto de vista de la protección de las especies y de la naturaleza, puesto que al exterior de las superficies boscosas disminuye constantemente el espacio necesario para la supervivencia de especies animales y vegetales amenazadas.

Los especialistas forestales y quienes velan por la protección de las especies se ven confrontados con un problema común: el de la desaparición cada vez más rápida del porcentaje de árboles grandes con capacidad reproductiva que pueden servir, por una parte, para la protección de la naturaleza en las regiones afectadas y, por otra, para obtener semillas destinadas al establecimiento de futuras plantaciones y áreas boscosas aprovechables silviculturalmente.

La supervivencia, a largo plazo, de las especies de árboles tropicales no se consigue simplemente protegiendo su hábitat. Por el contrario de las especies arbóreas de los climas templados, dependientes, en su mayoría, de la polinización anemófila, la biología reproductiva de aprox. 97,5% de las especies arbóreas tropicales depende de agentes polinizadores animales (Bawa et al., 1998). Con el fin de proteger esta relación a largo término, es necesario comprender la biología de ambos grupos de organismos: tanto de los polinizadores, como de las especies arbóreas (Kearns et al., 1998). Para mejorar la protección y el manejo de las especies arbóreas tropicales es absolutamente necesario investigar la interacción entre éstas y sus polinizadores, y aplicar los conocimientos así obtenidos en medidas de protección tanto de las especies arbóreas, como de los polinizadores.

Debe tenerse en cuenta, además, que los estudios sobre la variabilidad genética que no integren los conocimientos sobre el comportamiento biológico de los principales polinizadores de las especies arbóreas tropicales, no poseen ningún valor científico. Si no se dispone de conocimientos fundamentales sobre el comportamiento de los polinizadores, no es posible explicar las fluctuaciones de la variabilidad genética de individuos o de poblaciones arbóreas. Solo es posible implementar medidas de protección y de manejo sostenible de las especies arbóreas tropicales, si se tiene un conocimiento preciso de las condiciones de vida y del comportamiento de sus polinizadores.

Objetivo:

El objetivo central del proyecto consiste en un análisis comparativo de los espectros de los agentes polinizadores de las especies arbóreas polinizadas por abejas y en la identificación de los polinizadores más importantes. Se presentarán también los fundamentos de la ecología de anidación y de alimentación de las abejas que actúan como polinizadores. Los datos obtenidos deberán estudiarse sistemáticamente para determinar su aplicabilidad, tanto desde el punto de vista de su contenido como de la metodología, en la planificación de proyectos forestales, en el biomonitoreo y en la planificación de medidas de protección de la naturaleza previstas dentro de las actividades de cooperación al desarrollo.

Resultados esperados:

1. Se han determinado los perfiles de los agentes polinizadores de las especies arbóreas más importantes del dosel, polinizadas por abejas (pluviselva de las tierras bajas caribeñas de Costa Rica).
2. Se han registrado las preferencias de hábitat y estacionalidad de las especies de abejas que anidan en madera.
3. Se ha identificado el tipo ecológico-floral de las especies arbóreas investigadas.
4. Se ha determinado, incluso en hábitats perturbados, el perfil de los polinizadores de individuos seleccionados de las especies arbóreas ya investigadas en el bosque primario.
5. Se ha registrado el mayor número posible de parámetros ecológicos de las especies de abejas que actúan con mayor frecuencia como polinizadores.
6. Se ha elaborado un catálogo de polen.
7. Se han caracterizado bioindicadores como instrumentos para el monitoreo de proyectos forestales y de medidas de protección de la naturaleza.

8. Se ha determinado en árboles particularmente seleccionados, el rango máximo de vuelo de algunas especies de abejas con el fin de sacar conclusiones sobre su capacidad para la polinización cruzada.

2 Metodología

Las investigaciones se realizaron en el nordeste de Costa Rica, en las instalaciones de la "Estación Biológica La Selva", perteneciente a la "Organización para Estudios Tropicales". El área de aprox. 1550 ha está clasificada como "bosque húmedo tropical de las tierras bajas", según el Sistema de Zonas de Vida de Holdridge, y se encuentra entre 37 y 150 m snm. La precipitación anual promedio es de 3962 mm. Entre septiembre de 1996 y noviembre de 2000, se realizó el inventario de las abejas visitantes de los árboles. Se investigaron por lo menos dos individuos por especie arbórea. Se tomaron por lo menos dos muestras por individuo en dos días diferentes. En los árboles de florecencia diurna, se capturaron abejas en el estrato superior de floración de la copa, entre las 10 y 11 horas de la mañana, durante por lo menos una hora.

Para la captura de las abejas se empleó una red de malla fina de atrapar insectos (abertura de malla de < 1 mm) atada a una vara extensible de aluminio de 7,5 m de extensión máxima. La red se batía rápidamente de un lado a otro sobre el estrato superior de floración durante 10 segundos en intervalos de 5 minutos. Las abejas presentes reaccionan en forma agresiva y vuelan por algunos segundos cerca a la red, pudiéndose así atraparlas de forma sencilla y estandarizada. Una vez capturadas, se mataban depositándolas en un frasco de cianuro y más tarde se preparaban. En la colección del autor se puede consultar el material de referencia sobre las especies de abejas mencionadas en este trabajo.

Bajo el tema correspondiente en cada uno de los capítulos se dan mayores informaciones sobre la metodología empleada.

3 Resultados

3.1 Espectro de los visitantes de los árboles

Los resultados obtenidos a partir de la captura de abejas y de las observaciones sobre el tipo de visitas a las flores llevadas a cabo durante tres años en el bosque pluvial de las tierras bajas costarricenses, produjeron gran cantidad de nuevos conocimientos sobre la ecología de floración de las especies del dosel polinizadas por abejas. En la mayoría de los casos se obtuvieron, por primera vez, conocimientos más precisos sobre la especie, el género e inclusive sobre la familia a que pertenecen los principales visitantes y polinizadores. Uno de los resultados más notables, sin embargo, provino del análisis comparativo de la composición de los espectros de los polinizadores de individuos arbóreos coespecíficos y heteroespecíficos.

3.1.1 "Hipótesis de estacionalidad-sitio de anidación"

La investigación sobre el espectro de visitantes no se concentró solamente en determinar los principales polinizadores de cada una de las especies arbóreas, sino en obtener resultados que permitan "pronosticar" los espectros de los polinizadores de las especies de árboles polinizadas por abejas. Con este fin se formuló la "hipótesis de estacionalidad-sitio de anidación", que se puede aplicar en particular a todas las especies arbóreas de un bosque polinizadas por abejas. Sin embargo, esta hipótesis sólo funciona dentro de un síndrome de polinización.

Esta hipótesis se estudió tomando como ejemplo las especies arbóreas productoras de néctar y de floración masiva (AMN), polinizadas principalmente por medianas hasta grandes Anthophoridae.

Según la "**hipótesis de estacionalidad–sitio de anidación**", en el bosque primario solo dos factores influyen la composición del espectro de los polinizadores de las especies arbóreas productoras de néctar y de floración masiva:

1. La distancia entre el árbol y los sitios de anidación de los potenciales polinizadores.
2. El solapamiento del período de floración de una determinada especie arbórea con la temporada (estación) de vuelo de los potenciales polinizadores.

La "hipótesis de estacionalidad-sitio de anidación" postula además que, frente a estos dos factores clave, las características específicas florales de una especie arbórea no tienen una influencia esencial sobre la composición del espectro de los polinizadores. Sin embargo, este enunciado solo se aplica a las especies AMN, tal como se menciona arriba. ¿Cómo se manifiesta el postulado de la "hipótesis de estacionalidad-sitio de anidación" aplicado a los datos de campo? El análisis de los espectros de los polinizadores de determinadas especies e individuos, presentados a continuación, indica que puede existir una mayor coincidencia entre dos individuos de árboles heteroespecíficos que entre dos individuos coespecíficos. Este es el caso del complejo específico de las AMN de La Selva, compuesto por tres especies de Fabaceae y una del género *Vochysia*. Los espectros de los polinizadores de estas especies se presentan a continuación.

La "hipótesis de estacionalidad-sitio de anidación" representa, en sí, el resultado más importante de este trabajo y se expone aquí a manera de introducción con el fin de permitir la comprensión de las relaciones causales entre los espectros de los polinizadores de árboles individuales.

3.1.2 *Dipteryx panamensis* (Fabaceae)

Dipteryx panamensis posee un período de floración relativamente prolongado que va de mediados de mayo hasta finales de agosto, por lo que presenta un

espectro variable de visitantes. Los árboles que florecen al principio o hacia el final del período de floración reciben, por lo general, un mayor número de abejas visitantes, que los árboles que están obligados a competir con otros individuos de la misma u otras especies arbóreas durante el período principal de floración. En la Fig. 1 se indica la medida en que puede variar la composición del espectro de los polinizadores dentro de la misma especie arbórea.

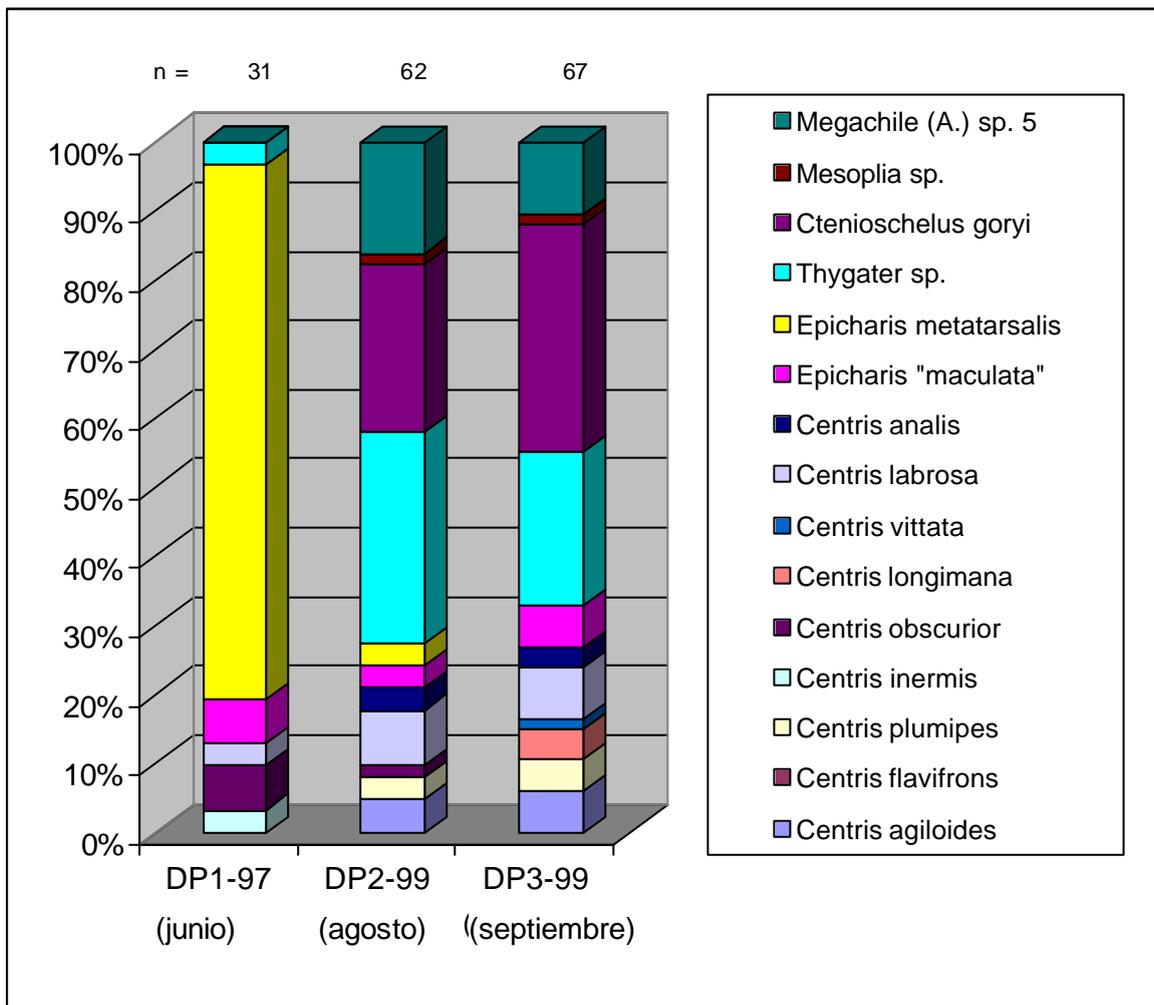


Fig. 1: Porcentaje de los taxa de abejas más frecuentes del espectro de los polinizadores de tres individuos de *Dipteryx panamensis* (Fabaceae)

En junio de 1977 se recolectaron abejas polinizadoras en el árbol DP1-97 y en agosto/septiembre de 1999 se investigaron los árboles DP2-99 y DP3-99. En la Fig. 1 se indican solamente las abejas visitantes que actúan como polinizadores. El número total de abejas capturadas supera el doble del número de abejas, indicado en la Fig. 1.

El polinizador dominante en DP1 es *Epicharis metatarsalis*. Se trata de una especie con una acentuada estacionalidad, cuyo número de individuos se reduce a cero a finales de julio/mediados de agosto. Las especies dominantes en DP2 y DP3 (con excepción de *Thygater* sp., que posee una baja efectividad de polinización) están constituidas por *Ctenioschelus goryi* y *Megachile* (A.) sp. 5; ambas especies juegan un papel secundario en el árbol DP1. Por lo tanto, el polinizador más importante de *Dipteryx panamensis* en La Selva en el mes de junio es diferente del polinizador en agosto o septiembre. Este resultado cobra una gran importancia con respecto a la evaluación del volumen de transporte de polen y de flujo genético en relación con individuos de floración temprana o tardía de *D. panamensis*. Cabe mencionar también que DP1 se encontraba en las cercanías de una gran colonia de *E. metatarsalis* en anidación y, por lo tanto, se puede suponer que de esta forma se incrementó el porcentaje de individuos de *E. metatarsalis*.

A pesar de que, en ambos árboles de floración tardía, *Ctenioschelus goryi* y *Megachile* (A.) sp. 5 constituyen los polinizadores dominantes, es muy probable que su actividad polinizadora sea menor (Thiele, 1995) que la de las grandes especies de *Centris*, como p.ej. *Centris agiloides* y *C. plumipes*. Aunque éstas se encuentran allí en número reducido, es posible que sean polinizadoras “más efectivas” (Thiele, 1995) que las dos especies cuantitativamente dominantes, por lo cual poseen una función importante en la biología de reproducción de *Dipteryx panamensis*.

3.1.3 *Dussia macrophyllata* (Fabaceae)

Dussia macrophyllata es otra de las especies cuyo espectro de visitantes pudo ser investigado durante varios meses. *D. macrophyllata*, contrariamente a *Dipteryx panamensis*, no posee un período largo y continuo de floración, sino dos períodos cortos: el primero tiene lugar en los meses de mayo/junio y el segundo en octubre/noviembre. A causa de su comportamiento de floración, constituye una especie especialmente apropiada para verificar en ella la "hipótesis de estacionalidad-sitio de anidación". En la Fig. 2 puede observarse claramente la diferencia que presenta el árbol DM1-97, investigado en mayo, frente a DM2-98 y DM2-99, investigados en septiembre y octubre respectivamente. El polinizador dominante en DM1 es la especie *Centris flavifrons* que posee una marcada estacionalidad, mientras que en ambas muestras del árbol DM2, la especie de abeja dominante es *Megachile* (A) sp. 5. Este hecho se explica con la reducción del número de individuos de las poblaciones de varias especies de *Centris* y *Epicharis* a mediados de octubre de cada año (véase la Tabla 4 del anexo). Si el árbol DM2 hubiese florecido en mayo de 1999, pudiera esperarse un espectro de polinizadores similar al de VG4, ya que ambos árboles se encuentran en el mismo sector del bosque, separados solo por unos 300 m.

3.2 Diferencias entre los espectros de los polinizadores de árboles del bosque primario y de árboles en hábitats con influencia antropógena

3.2.1 *Hymenolobium mesoamericanum* (Fabaceae)

H. mesoamericanum es una especie arbórea forestal muy prometedora de las tierras bajas caribeñas de Costa Rica. Esta especie alcanza diámetros de fuste de gran tamaño y se caracteriza por su crecimiento recto.

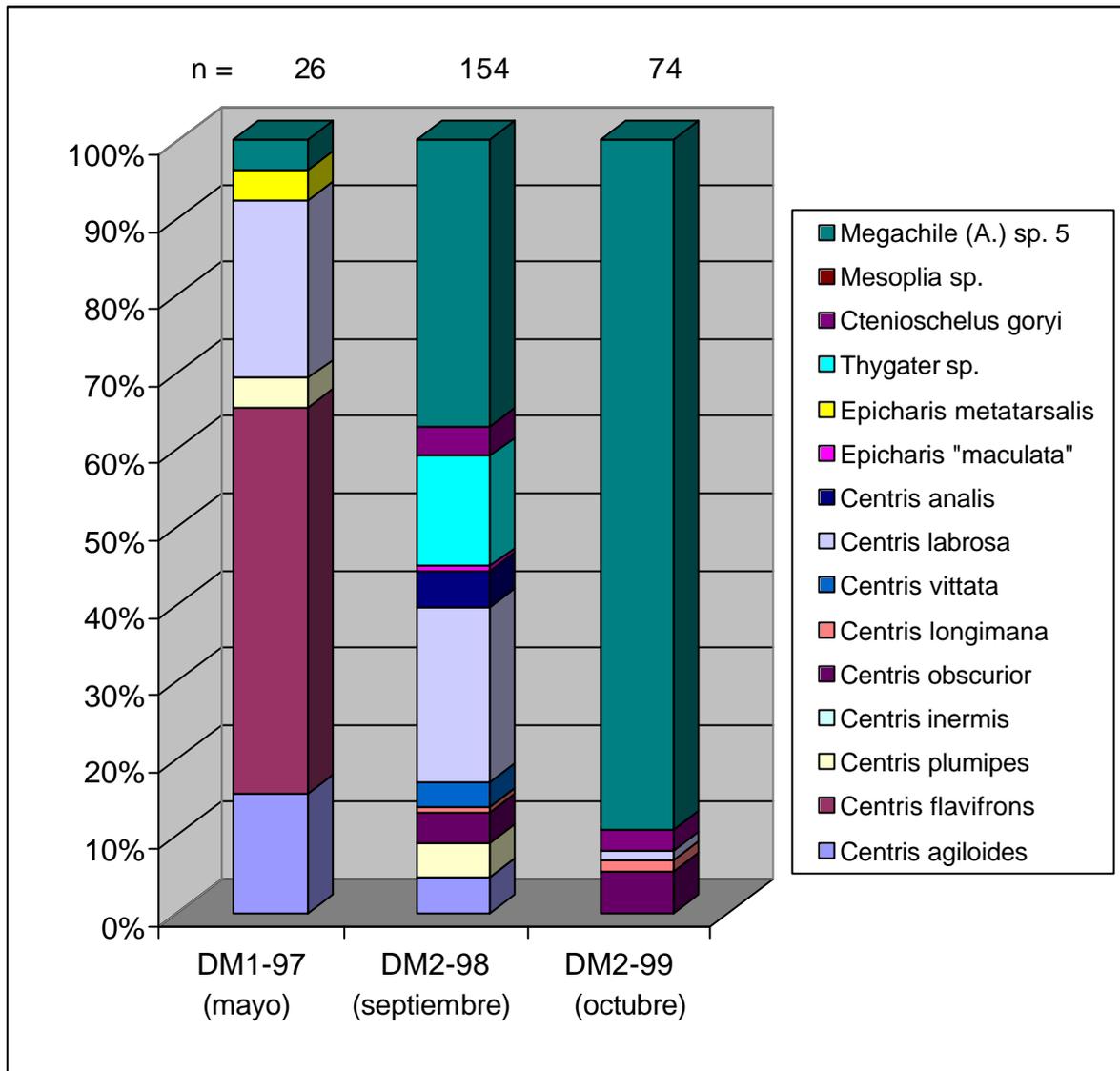


Fig. 2: Porcentaje de los taxa de abejas más frecuentes del espectro de los polinizadores de dos individuos de *Dussia macrophyllata* (Fabaceae). El árbol DM2 fue investigado en 1998 y en 1999.

Por lo regular se da una gran producción de semillas después del período principal de floración en junio/julio. Sin embargo, hay que tener en cuenta que *H. mesoamericanum* florea solo cada 2-4 años. En el pasado esta especie arbórea no se recomendaba, puesto que, a causa de la irregularidad de su comportamiento de floración y de la baja densidad relativa de sus árboles semilleros fuera de las áreas protegidas, es muy raro encontrarla en los viveros (O. Vargas, Organización para los Estudios Tropicales y P. González, Fundecor).

En ensayos del proyecto “Trials”, las semillas de esa especie mostraron muy buenas tasas de germinación (González y Quirós, 1993). Los datos sobre las tasas de incremento anuales en el bosque natural se encuentran en las publicaciones de Clark y Clark (1992, 1999). En esos estudios, *H. mesoamericanum* muestra mejores tasas de incremento anuales en la categoría diamétrica de 20 a 30 cm DAP que *Dipteryx panamensis*, *Lecythis ampla* y *Miconia guianensis*. Los árboles en una plantación privada de un campesino en Puerto Viejo de Sarapiquí (La Flaminea) mostraron muy buenas propiedades de crecimiento.

Debido a la gran importancia ecológica de *H. mesoamericanum*, a las características excepcionales de su madera y a su crecimiento, y también a causa del alto grado de amenaza de extinción en que se encuentra, debería dársele a esta especie arbórea -a pesar de su producción irregular de semillas- una mayor importancia en lo que se refiere a la reforestación con especies endémicas.

Desafortunadamente, a causa de las graves dificultades logísticas y problemas técnicos para trepar a los árboles, solo se lograron buenas capturas de polinizadores en dos individuos.

El árbol HM1-97, presentado en la Fig. 3, se encuentra en un bosque cerrado, mientras que HM2-99 se encuentra en un pastizal a unos 200 m del borde de un bosque secundario de aprox. 20 años de edad. Las observaciones realizadas en otros individuos de esta especie -a los que no se pudo llegar hasta la parte superior de la copa- completan, sin embargo, las investigaciones efectuadas, ya que no dejan la menor duda de que esta especie debe clasificarse dentro del grupo de las especies arbóreas que poseen el síndrome de polinización por Anthophoridae. Puesto que en los tres individuos “observados” dominaron las especies de grandes *Centris* y/o *Epicharis*, debe suponerse por lo tanto que la baja presencia de grandes Centridini en el árbol HM1-97 se debe a la carencia de sitios de anidación de estas abejas en el entorno directo del árbol. Este efecto es reforzado por la competencia extremadamente intensa que existe durante los meses de mayo

a julio entre los árboles productores de néctar y de floración masiva. Además, el árbol HM1 fue estudiado hacia el final de su período de floración, durante el cual tiene lugar un desplazamiento del espectro de visitantes hacia generalistas más frecuentes, tales como *C. obscurior*.

En tres individuos observados, dominaban las especies de grandes *Centris* y/o *Epicharis*. No cabe duda que también aquí es aplicable la "hipótesis de estacionalidad-sitio de anidación".

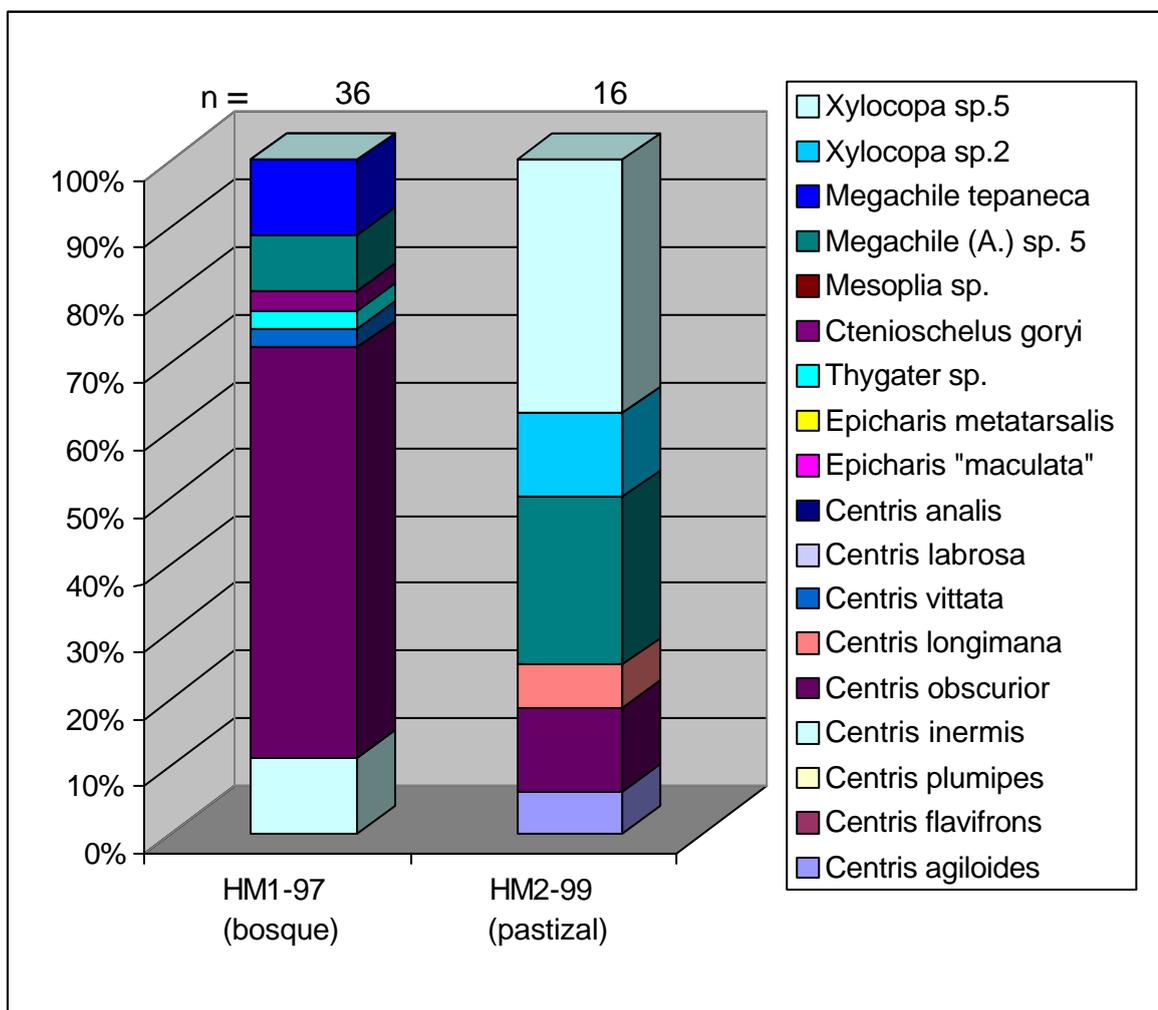


Fig. 3: Porcentaje de los taxa de abejas más frecuentes del espectro de los polinizadores de dos individuos de *Hymenolobium mesoamericanum* (Fabaceae). El árbol HM1 se encuentra en un bosque cerrado y HM2 se encuentra en un pastizal.

3.2.2 *Vochysia guatemalensis* (Vochysiaceae)

Durante el presente trabajo se examinó el espectro de los polinizadores de cinco individuos de *V. guatemalensis*. Se tomaron los datos existentes sobre el árbol VG1 del período de floración de 1997 y 1999. Además, en la Fig. 4 se incluyeron los datos sobre el árbol VGD de la tesis de licenciatura de R. Thiele (1995).

Descripción de los sitios de ubicación de los árboles:

- **VGD** se encuentra al borde del bosque, entre un rodal viejo, poco intervenido y un pastizal.
- **VG1, VG2 y VG4** se encuentran en bosques cerrados, parcialmente colindantes con bosques secundarios de mediana edad.
- **VG3** es un árbol aislado en el centro de un pastizal, pero está a solo 150 m del margen de un bosque cerrado de gran tamaño.
- **VG5** se encuentra en una isla pequeña de bosque remanente compuesta de árboles más jóvenes y rodeada de cultivos agrícolas y pastizales.

Los espectros de polinizadores obtenidos se diferencian claramente en solo un caso de la agrupación esperada según el tipo de hábitat. A pesar de claras diferencias de hábitat, VGD y VG4 muestran una mayor concordancia en cuanto al espectro de polinizadores, que VGD comparado con VG1 o VG2 lo cual debería esperarse debido a su similitud de hábitat. Con excepción de esta desviación, y a pesar del reducido número de árboles, se puede reconocer una agrupación de acuerdo con la similitud de hábitat. Existe una mayor concordancia entre el perfil de los polinizadores de los árboles VG1 y VG2 debido a su sitio de ubicación en el bosque cerrado, que entre éstos y cada uno de los dos árboles (VG3 y VG5) que se encuentran en hábitats extremadamente perturbados.

Para explicar la inesperada similitud entre los espectros de los polinizadores de VGD y VG4, se puede aplicar de nuevo la "hipótesis de estacionalidad-sitio de

anidación". Ambos espectros de polinizadores están caracterizados por la alta frecuencia relativa de *Centris agiloides*. Los dos árboles se caracterizan en su sitio por un elemento común: la cercanía a laderas empinadas y a taludes en el interior del correspondiente bosque asociado. Los hábitos de anidación de *C. agiloides* son completamente desconocidos. Sin embargo, existe la posibilidad de que *C. agiloides* tenga predilección por este tipo de terreno como hábitat de anidación, lo cual explicaría el más alto porcentaje de esta especie en el espectro de los polinizadores de los árboles VGD y VG4.

La presencia de *Centris flavifrons* en VG2-97 es otro resultado inesperado, por el contrario, en VG1-97 no pudo encontrarse ningún individuo de esa especie. Este fenómeno será discutido más detalladamente en el Cap. 3.4.3.

Una de las características que se pueden explicar fácilmente con las diferencias de hábitat, es la presencia frecuente de *Centris inermis* en los dos árboles del hábitat fuertemente perturbado. Es probable que *Centris inermis* sea un indicador de hábitats fuertemente perturbados, ya que en los bosques cerrados abunda muy poco.

El número de árboles investigados es desafortunadamente insuficiente para poder sacar conclusiones estadísticamente significantes sobre los efectos que tiene el hábitat en el espectro de los polinizadores. A pesar del pequeño número de árboles por grupo de hábitat, las tendencias mencionadas anteriormente son muy claras y deben ser corroboradas mediante más capturas

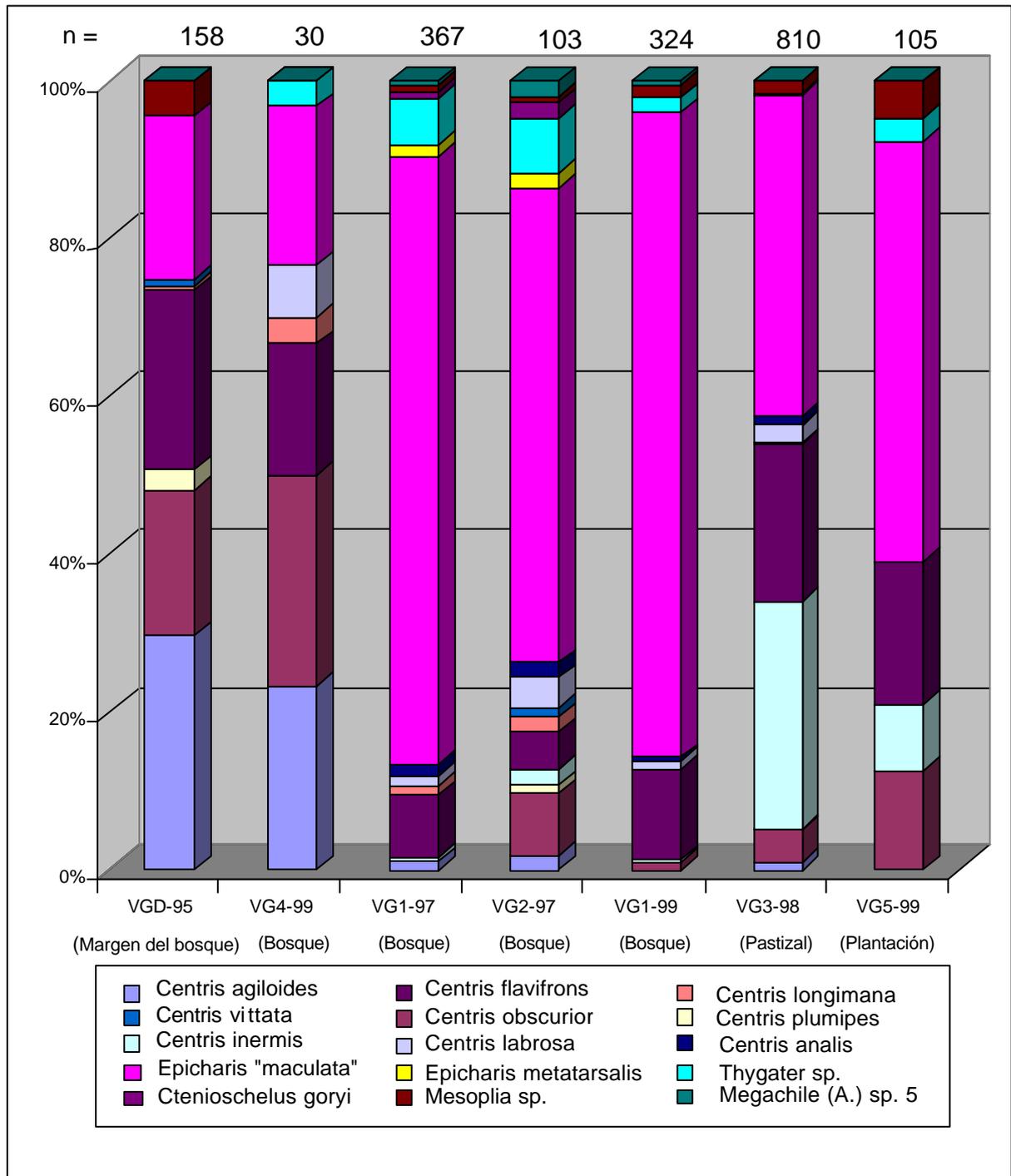


Fig. 4: Porcentaje de los taxa de abejas más frecuentes del espectro de los polinizadores de seis individuos de *Vochysia guatemalensis* (Vochysiaceae). El árbol VG1 fue estudiado en 1977 y 1999.

3.3 Distribución de los síndromes de polinización

En la Tabla 1 se presentan los polinizadores más importantes de especies arbóreas con el fin de dar una idea general de la distribución de los síndromes de polinización dentro del grupo de las especies de árboles de La Selva polinizadas por abejas. Puesto que algunos investigadores persisten en cuestionar la dominancia de las Centridini en el dosel de los bosques tropicales de las tierras bajas (Roubik, 1993), se hará referencia en este contexto a su importancia. Como se puede apreciar en la Tabla 1, particularmente las especies interesantes desde el punto de vista silvicultural son aquéllas polinizadas por las Centridini. Durante esta investigación pudo probarse que las Centridini se han especializado en buscar alimentos en la parte superior de las copas. De ello se deduce su importancia para la polinización especialmente de árboles emergentes y también de otras especies arbóreas del dosel, polinizadas por abejas.

Las Centridini están adaptadas en su modo de vida a las condiciones del dosel de los bosques tropicales y son por ello polinizadores importantes de los árboles aprovechados silviculturalmente.

Tabla 1: Géneros de los polinizadores más importantes de las especies arbóreas investigadas

Las especies de árboles polinizadas por Centridini están marcas con gris.

<u>Especie arbórea</u>	<u>Familia</u>	<u>Género de polin.</u>
Bravaisia integerrima	Acanthaceae	Melipona?
Tapirira myriantha	Anacardiaceae	Melipona?
Iriartea deltoidea	Arecaceae	Trigona
Bactris gasipaes	Arecaceae	Megalopta
Jacaranda copaia	Bignoniaceae	Centris/Epicharis
Andira inermis	Fabaceae	Megachile
Dipteryx panamensis	Fabaceae	Centris/Epicharis
Dussia macrophyllata	Fabaceae	Centris/Epicharis
Hymenolobium mesoamericanum	Fabaceae	Centris/Epicharis
Lonchocarpus oliganthes	Fabaceae	Megachile
Pterocarpus rohrii	Fabaceae	Megachile
Lecythis ampla	Lecythidaceae	Megachile
Eschweilera costaricensis	Lecythidaceae	Eulaema
Byrsonima crassifolia	Malpighiaceae	Epicharis
Byrsonima crispa	Malpighiaceae	Epicharis
Brosimum lactescens	Moraceae	Melipona
Cespedesia spathulata	Ochnaceae	Xylocopa
Genipa americana	Rubiaceae	Eufriesea
Apeiba membranacea	Tiliaceae	Epicharis
Goethalsia meiantha	Tiliaceae	Melipona?
Vitex cooperi	Verbenaceae	Melipona?
Vochysia ferruginea	Vochysiaceae	Centris/Epicharis
Vochysia guatemalensis	Vochysiaceae	Centris/Epicharis

3.4 Ecología de las abejas

3.4.1 Estudio por medio de trampas de anidación

El estudio basado en el empleo de trampas de anidación se incluyó después de haberse iniciado el programa de trabajo. Este estudio produjo interesantes resultados en cuanto a la biología general de las especies de abejas del bosque que anidan en madera y sirvió, al mismo tiempo, para probar con éxito el diseño de trampas de anidación. Estas trampas se colgaron respectivamente en 6 árboles muertos y en 6 árboles vivos a 1,5 m y 25 m de altura. El objetivo del estudio consistía en recolectar informaciones sobre la estacionalidad y las preferencias de hábitat de anidación de las abejas.

Todas las trampas se recogían a principios de mes, después de oscurecer y se examinaba la presencia de abejas y de nidos. De esta forma se hizo una evaluación de las preferencias de anidación de las abejas en las trampas. Si no se indica otra cosa, los valores numéricos dados en las figuras representan la totalidad de nidos y de abejas hembras y machos. Todo hueco de la trampa en el que hubiese una o más celdas de incubación, se consideraba como nido.

Como puede verse claramente en la Fig. 5, las abejas mostraron preferencia por las trampas de anidación colocadas en los árboles muertos. Tan solo en octubre de 1999 se registraron más datos en el hábitat “vivo”. Este hecho se debió a la alta cifra de nidos de una sola hembra de *Centris analis* y por lo tanto no indica ninguna tendencia general. Además, en la Fig. 5 se representa la estacionalidad de la población de abejas como totalidad. Puede reconocerse claramente un colapso de la población en diciembre y enero, seguido de un lento incremento en los meses siguientes. Para explicar este fenómeno aparecen dos causas que en forma separada o combinada pueden ser el factor que origina la variación de la población antes mencionada:

- (1) Se puede suponer que las fuertes lluvias de diciembre de cada año dificultan seriamente a las abejas la búsqueda de alimentos, lo cual lleva a una reducción de la reproductividad y a mayores tasas de mortalidad, y finalmente conduce a una disminución del número de individuos.
- (2) Durante los meses de diciembre a febrero la disponibilidad de flores con néctar es claramente menor que en los otros meses del año. Hasta qué punto las fuertes lluvias puedan ser las causantes del colapso total de la población es algo sobre lo que aún no hay certeza. Normalmente también se presentan fuertes lluvias en los meses de junio y julio, sin embargo, en este período hay una abundante oferta de alimentos. Como puede apreciarse en la Fig. 5, aumenta continuamente la población en los meses de junio y julio, a pesar de las fuertes lluvias.

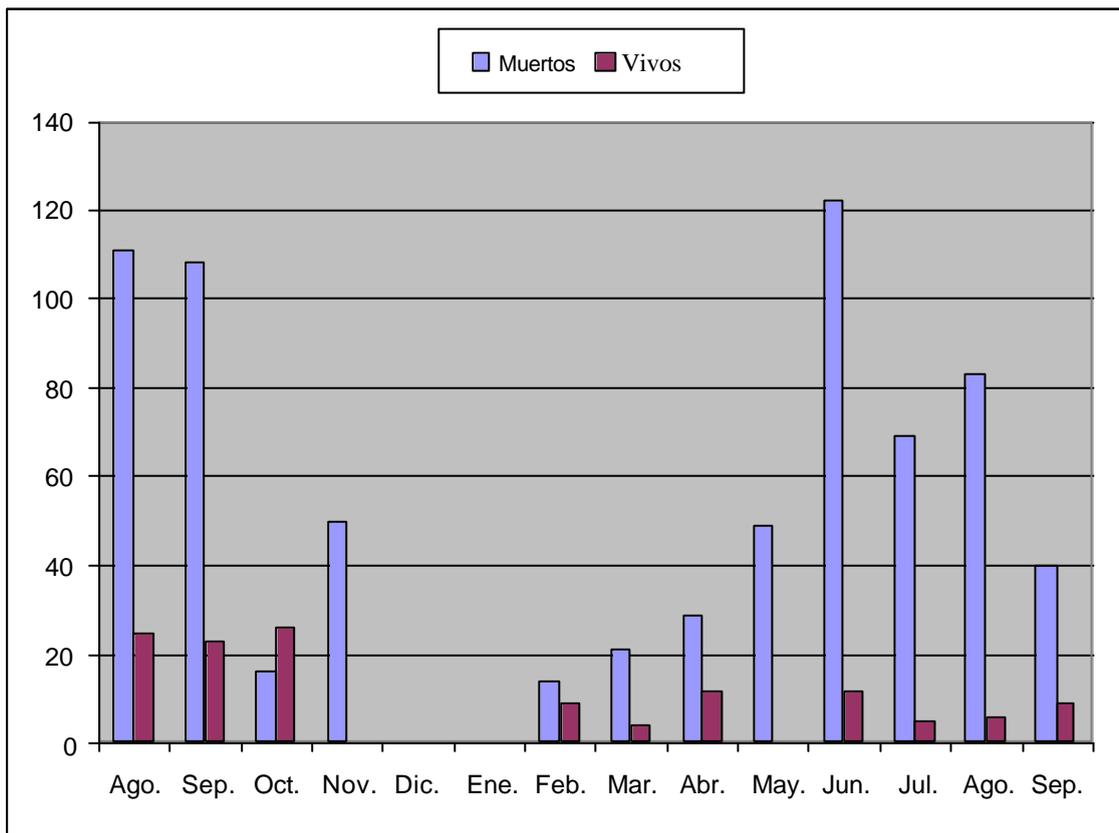


Fig. 5: Preferencia de las abejas que anidan en madera por árboles muertos frente a árboles vivos como hábitat de anidación. Los valores del eje Y indican el total de nidos de abejas machos y hembras en las trampas.

Aquí se prescinde de una presentación detallada de los resultados de la estacionalidad (véase la Tabla 4 del anexo) y de la proporción de hembras y machos de cada una de las especies. Sólo se menciona el hecho de que las dos especies de mayor tamaño *Centris vittata* y *C. difformis* presentan una estacionalidad más intensamente marcada que las dos especies de menor tamaño y más frecuentes *C. labrosa* y *C. analis*. La temporada principal de vuelo de *Centris vittata* y *C. difformis* va de junio a septiembre, mientras que *C. labrosa* y *C. analis* pueden ser encontradas durante todo el año.

En la Fig. 6 se muestra la preferencia de altura de las abejas que anidan en madera. En el análisis se incluyeron solamente las especies de abejas que alcanzaron por lo menos 10 puntos de datos. Los porcentajes y valores absolutos presentados en la Fig. 6, indican claramente, sin lugar a dudas, que las especies estudiadas prefieren como sitio de anidación el hábitat "superior" o hábitat del dosel. Tan solo *Centris labrosa* muestra una mayor tolerancia hacia el hábitat "inferior". Este resultado también ha sido confirmado por observaciones de campo: en tres casos se pudo observar a *C. labrosa* durante la búsqueda de huecos en troncos de árboles que le sirvieran para anidar y se encontraran cercanos al suelo.

De las otras especies de abejas que anidan en madera no se observó ninguna buscando huecos para anidar en las proximidades del suelo. Se supone que la preferencia generalizada por el hábitat "superior" se debe a la menor humedad del substrato del nido causada por la mayor radiación solar. Puesto que *Centris labrosa* no se encuentra en el bosque seco de Costa Rica, puede suponerse que se trata de una especie especialista del bosque pluvial, lo cual explica su mayor tolerancia hacia al hábitat de anidación inferior, comparativamente más húmedo.

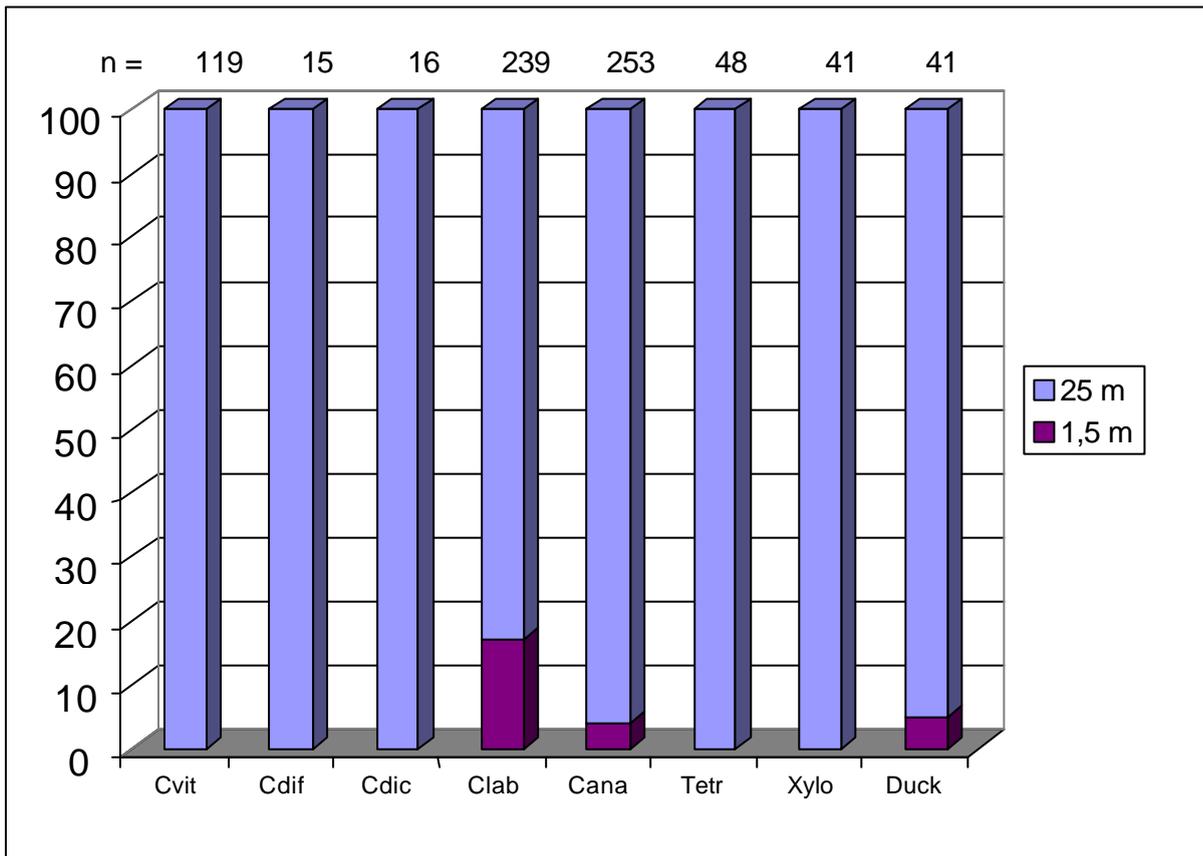


Fig. 6: Preferencia de altura de las especies de abejas que anidan en madera.

Las trampas de anidación se colgaron a una altura de 25 m y 1,5 m.

Cvit = *Centris vittata*, Cdif = *Centris difformis*,

Cdic = *Centris dichrotricha*, Clab = *Centris labrosa*,

Cana = *Centris analis*, Tetr = *Tetrapedia maura*,

Xylo = *Xylocopa* sp., Duck = *Duckeanthidium* sp..

Las especies de La Selva que anidan en madera ocupan la zona superior de árboles muertos aún en pie y tienen una clara predilección por ese microhábitat frente a la zona inferior.

3.4.2 Oligolectia y polilectia

Se dispone de muy pocos conocimientos relativos al espectro de plantas proveedoras de polen de las especies de abejas tropicales. Particularmente el grupo de las Anthophoridae no ha sido prácticamente investigado sobre este aspecto.

Las abejas oligolécticas recolectan solo pocas (1-10) clases de polen de un género o familia de plantas. Por su parte, las abejas polilécticas tienen necesidades alimenticias generalmente muy poco específicas, y por lo tanto visitan un espectro bastante amplio de plantas hospederas.

En comparación con las latitudes templadas, en las cuales las abejas oligolécticas representan la mayor parte de la fauna apícola, es mucho menor la proporción de estas abejas en la zona tropical. No sorprende entonces la carencia de datos sobre el espectro de plantas de polen de las Centridini, que habitan principalmente en la zona del dosel de los bosques pluviales.

De las aprox. 270 muestras de polen, tomadas de los nidos (o de las patas traseras de las hembras recolectoras) de especies de *Centris* y de *Epicharis*, solamente se han podido analizar detalladamente hasta el momento las muestras de una especie, *Epicharis metatarsalis*. Los resultados de este análisis fueron sorprendentes, ya que en cada una de las 80 muestras, del 99,3 al 100% del polen encontrado era de *Abeiba membranaceae* (Tilliaceae). La otra especie cuyo polen se encontró en la muestras era la liana *Machaerium floribundum* (Fabaceae), la cual muy probablemente solo sirve como fuente de néctar. En las celdillas de incubación se encuentra casi siempre polen de plantas hospederas proveedoras de néctar. Mientras la proporción de este polen sea mínima, se puede considerar como impureza.

Este resultado tiene un fuerte significado, ya que las muestras provienen de un total de 80 abejas hembras diferentes, que fueron capturadas en cuatro colonias de anidación distintas. Se trata, además, de la primera prueba de la existencia de oligolectia dentro del grupo de las Centridini tropicales y, por otra parte, el alto grado de pureza permite inferir un considerable grado de especialización.

Los análisis preliminares de polen indican que por lo menos una de las especies de Centridini del bosque pluvial es un especialista en la búsqueda de alimentos (oligoléctica) y que probablemente también pueden ser identificadas como oligoléticas otras especies de este grupo de importantes polinizadores.

Durante un estudio piloto se analizaron mediante muestreos al azar tanto la especie como la cantidad de los tipos de polen de plantas productoras de néctar, captados pasivamente durante la recolección de néctar. Los resultados de este análisis provisional demostraron que, para satisfacer sus requerimientos de azúcar, las Centridini visitan un gran número de diferentes lianas y epífitas de la región de la copa, cuyas especies más importantes pertenecen a las familias de las Fabaceae, Bignoniaceae, Solanaceae, Polygalaceae, Melastomataceae y Sapindaceae. El porcentaje de lianas resultó inesperadamente alto en comparación con las especies arboriformes entre las hospederas proveedoras de néctar.

3.4.3 Rango máximo de vuelo en condiciones “naturales”

La mayoría de las especies arbóreas del dosel de los bosques pluviales de las tierras bajas de la costa atlántica se caracteriza por tener un sistema sexual autoincompatible (Bawa et al., 1985). Las especies arbóreas autoincompatibles con una baja densidad de individuos se ven obligadas a atraer polinizadores, capaces de desplazarse largas distancias para lograr la polinización con polen de un individuo coespecífico.

En esta investigación se había previsto originalmente demostrar, empleando materias colorantes fluorescentes, los movimientos de los polinizadores entre árboles coespecíficos y de esta forma determinar el rango máximo o promedio de vuelo de las abejas polinizadoras. Sin embargo, a causa de problemas logísticos no pudo llevarse a cabo esta demostración. Por lo tanto, se trató de estimar las eventuales distancias máximas de vuelo comparando el espectro de los poliniza-

dores de individuos arbóreos por separado. De acuerdo con estudios anteriores (Frankie et al., 1976, Janzen, 1971) se sabe que diferentes especies de abejas recorren distancias hasta de 7 km entre árboles de la misma especie o, incluso, hasta de 23 km, en caso que sean retiradas a la fuerza de su nido y después tengan que regresar a éste. Sin embargo, a causa de su enfoque (diseño) experimental, estos dos estudios son difícilmente aplicables a la situación de un bosque primario. Por consiguiente, en la presente investigación, se aplicaron métodos indirectos (ver arriba) para tratar de sacar conclusiones sobre el “rango máximo de vuelo” (RMV) de los principales polinizadores en condiciones naturales.

En el caso de *Centris agiloides* pudieron hacerse muy valiosas observaciones. Como puede verse en la Fig. 4, en el árbol VG1-99 no pudo capturarse ningún individuo de *Centris agiloides*, sin embargo, *Centris agiloides* fue el polinizador dominante del árbol VG4-99 que florece al mismo tiempo. Los dos árboles se encuentran en el mismo bosque, separados por solo 2400 m. El bosque no está interrumpido por pastizales ni claros. Se puede suponer que en las cercanías del árbol VG4-99 se encontraba una población de *C. agiloides* que, a causa de una suficiente disponibilidad de néctar en los alrededores del árbol VG4, probablemente no necesitó extender su radio de vuelo hasta el árbol VG1-99.

Aún más extrema era la situación en los árboles VG1-97 y VG2-97, que en bosque continuo están separados solo por 400 m. A pesar de mayor cantidad de capturas en el árbol VG1-97 y del solapamiento total de los días en los que fueron realizadas las capturas, *Centris flavifrons*, una de las grandes Centridini, solamente se pudo capturar en el árbol VG2-97. Para calcular el RMV de *Centris flavifrons* deben cumplirse dos condiciones:

1. Que las abejas vuelen siempre a partir de su nido o su sitio de reposo hacia el individuo de un AMN (VG2) que se encuentre más próximo.

2. Que se conozca la distancia al próximo árbol coespecífico (VGa), situado en dirección opuesta a VG1 (véase la Fig. 7).

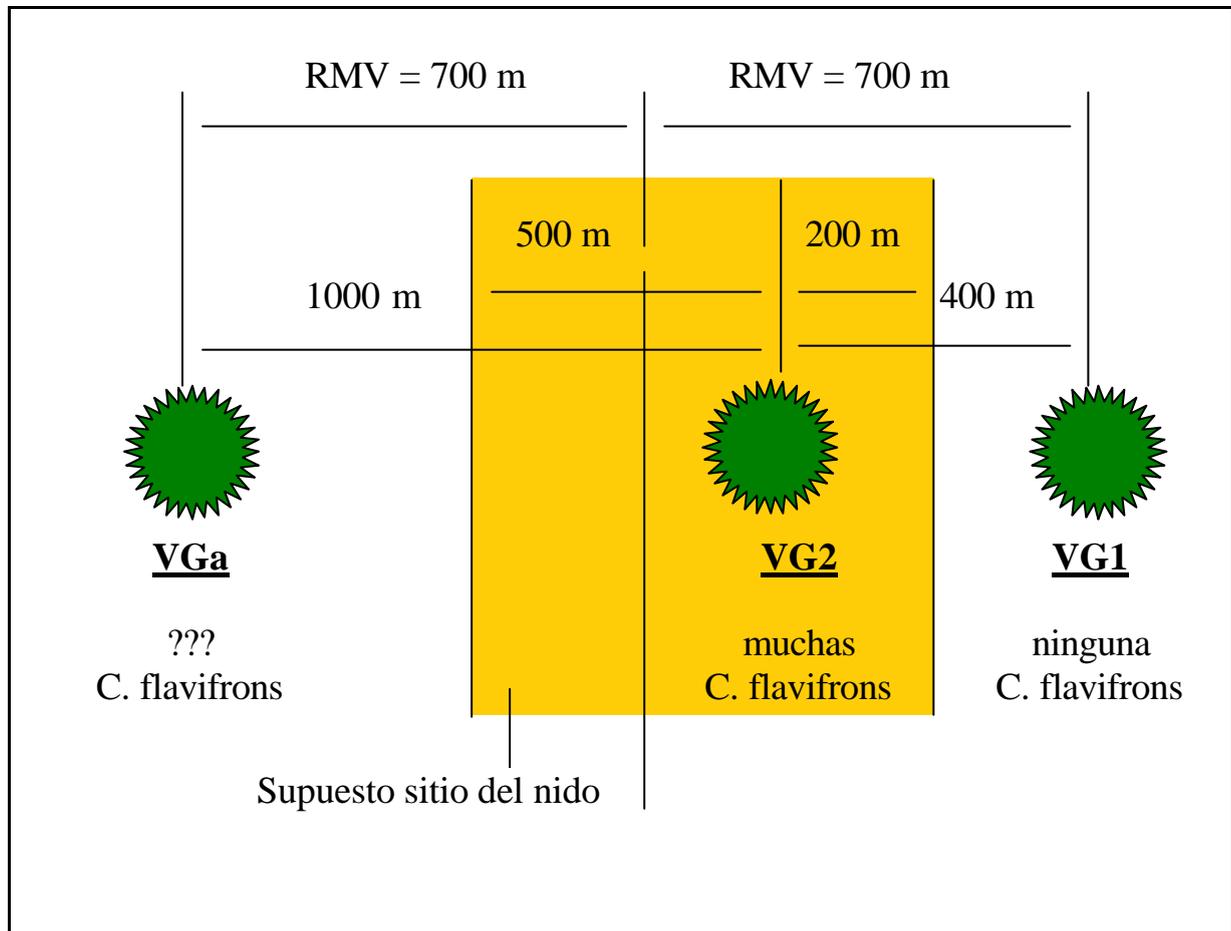


Fig. 7: Esquema simplificado de la distribución espacial de los árboles VG1 y VG2, así como del árbol de referencia (VGa), para determinar el sitio de anidación y el „rango máximo de vuelo“ de *Centris flavifrons*.

Para calcular el RMV de *C. flavifrons*, simplemente se divide por dos la distancia entre los dos árboles que se encuentran en los extremos: VG1 y VGa. El rango máximo de vuelo equivale por consiguiente a 700 m (véase la Fig. 7). Esto se puede comprobar fácilmente desplazando el supuesto sitio de anidación hacia la derecha o hacia la izquierda de la línea central. En ambos casos se obtiene un RMV menor, puesto que la distancia al próximo árbol sin *C. flavifrons* representa el RMV de esta especie de abejas.

El mismo resultado se obtiene al sumar las distancias máximas posibles entre VG1 y el sitio supuesto del nido, en dirección hacia los árboles exteriores (200 m + 500 m, véase la Fig. 7). De acuerdo con los resultados sobre el espectro de los polinizadores (Capítulo 1) es posible suponer que el RMV efectivo en el bosque primario, existiendo suficiente oferta de alimentos, puede ser de aprox. 500 m o menos.

Se constata un rango máximo de vuelo de 700 m de las especies grandes de abejas del bosque primario. En investigaciones posteriores es posible que se obtengan valores de RMV aún menores, de aprox. 500 m.

3.4.4 Especialización en la relación Centridini-Malpighiaceae

Las dos especies de Malpighiaceae *Hiraea fagifolia* y *Stigmaphyllon lindenianum* son lianas de la región del dosel y como muchas otras especies de esta familia, dependen para su polinización exclusivamente de las Anthophoridae. Ambas especies producen aceite en tejidos glandulares especiales de diferentes órganos florales. Este aceite es recolectado por las abejas hembras que lo utilizan para alimentar sus larvas y a veces también para la construcción de nidos. Durante la recolección de aceite, el polen de las anteras se adhiere al costado ventral del tórax y así puede ser transportado hacia otra flor.

En La Selva fue posible encontrar estas dos especies de lianas en la copa del mismo árbol. Este hecho permitió llevar a cabo una comparación directa del espectro de visitantes, sin que fuese necesario tomar en consideración que las diferencias locales microespaciales en la composición de las especies de la sociedad apícola pudiesen ser la causa de diferencias en el espectro de visitantes.

Tabla 2: Cantidad de Anthophoridae capturadas en *Hiraea fagifolia* y *Stigmaphyllon lindenianum* durante tres períodos de floración.
Las especies importantes están en negrita.

	H. fagifolia			S. lindenianum		
	Dic. 96	Jul. 97	Ago. 98	Feb. 97	Sep. 97	Mar. 98
Epicharis "maculata"	6	12	5	0	0	0
Epicharis lunulata	0	0	0	4	4	1
Centris difformis	0	0	0	0	2	0
Centris longimana	0	0	0	1	2	0
Centris inermis	0	0	0	1	0	0
Centris analis	0	0	1	0	2	1
Centris labrosa	0	0	0	3	28	6
Tetrapedia maura	0	0	0	1	0	0
Paratetrapedia (X) sp.1	0	0	0	1	0	0
Paratetrapedia apicalis	0	1	0	0	0	3
Paratetrapedia (P) sp.6	0	1	0	1	0	2
Paratetrapedia (L) sp.13	0	0	0	0	1	0
Paratetrapedia (L) sp.14	0	1	0	0	0	0
Monoeca sp.6	0	2	0	0	0	1

En la bibliografía existente no se encuentran estudios que den indicaciones sobre las preferencias de aceite o de oligolectia (especialización en pocas especies de polen) de las Anthophoridae. Los espectros de visitantes presentados en la Tabla 2 permiten sacar dos conclusiones:

O bien existen diferentes preferencias de las abejas por los aceites de diferente composición química de las Malpighiaceae, o/y existen diferencias morfológico-anatómicas en la manera de presentar el aceite y diferencias correspondientes

en cuanto al comportamiento de recolección de las abejas. Ambos aspectos podrían ser factores que llevarían a una diferenciación del espectro de visitantes dentro de las Malpighiaceae productoras de aceite.

Se pudieron descartar diferencias en la estacionalidad de las abejas como causantes de las diferencias en el espectro de visitantes con otros métodos (capturas en otras plantas hospederas, trampas de anidación). Por ejemplo, durante la fase de floración de *Hiraea fagifolia* se pudo constatar la presencia de *Epicharis lunulata* en otras plantas hospederas del lugar, pero no en *H. fagifolia*.

Desafortunadamente durante el proyecto no fue posible llevar a cabo análisis de aceite con métodos de laboratorio, sin embargo se lograron establecer diferencias anatómicas en la estructura de las flores de ambas lianas.

Stigmaphyllon lindenianum posee las glándulas en el cáliz, típicas de las Malpighiaceae productoras de aceite y su funcionamiento se parece al de la flor de una *Byrsonima*. Por el contrario, *Hiraea fagifolia* no posee las glándulas oleíferas típicas de las Malpighiaceae en la parte exterior de los sépalos del cáliz. Entre el 4°. y 5°. , a veces también entre el 3°. y 4°. sépalo se encuentra una protuberancia del tejido del sépalo parecida a la sombrilla de un hongo y recubierta con una película de fluido. No se sabe exactamente, si se trata de un nectario o de un tejido productor de aceite. El tejido dorsal de las anteras y las puntas de los flecos del 5°. pétalo producen aceite.

Aunque aún no se sabe exactamente si el tejido glandular de las tres distintas estructuras florales de *H. fagifolia* produce efectivamente aceite, se puede suponer que es algo altamente probable debido a la frecuencia de visitas de las Anthophoridae.

Las diferencias encontradas en la estructura floral junto con las respectivas diferencias del espectro de visitantes, son las primeras pruebas de que en la relación Malpighiaceae-Anthophoridae tuvieron lugar adaptaciones y especializaciones

diferentes, que a su vez llevaron a una división de la familia desde el punto de vista de la ecología floral, suministrando de este hecho valiosas informaciones sobre la ecología de las Anthophoridae.

Sin depender del lugar de la planta, se constataron diferencias en el espectro de visitantes entre diferentes especies oleíferas de Malpighiaceae . Esto significa que las Centridini tropicales necesitan diferentes plantas hospederas para proveerse del aceite requerido para la alimentación de las larvas y construcción de nidos.

4 Importancia práctica

4.1 Obtención de semillas de especies maderables

Los resultados de las investigaciones sobre el espectro de los polinizadores demuestran que la fase de floración ejerce una fuerte influencia sobre la composición de dicho espectro. Este efecto repercute sobre la variabilidad genética de las semillas de los árboles, debido a distintos patrones de comportamiento de los diversos grupos de polinizadores.

Por lo tanto, al seleccionar árboles semilleros, es absolutamente necesario, a fin de alcanzar la más alta variabilidad genética posible de las semillas, tener no solamente en cuenta la forma de crecimiento de un árbol dado, sino también su comportamiento de floración y el espectro correlativo de los polinizadores.

4.2 Protección de las especies

En el transcurso de esta investigación se clasificaron las especies de abejas de la familia de las Anthophoridae en cuatro grados de acuerdo con el peligro de extinción en que se encuentran y se identificaron especies indicadoras. Esta clasificación resulta muy apropiada para realizar en el futuro análisis de calidad de bosques secundarios y de bosques remanentes, así como para poder efectuar un análisis diferencial de calidad del hábitat respectivo (véase el Cap. 5.4).

Los resultados de este estudio demostraron que los nidos en trampas de madera constituyen un instrumento muy útil para la protección y la conservación de las especies de abejas que anidan en madera. Por lo menos dos de estas especies se encuentran seriamente en peligro de extinción.

También se identificaron especies arbóreas con espectros de polinizadores muy limitados cuya protección y conservación requieren una especial atención.

4.3 Biomonitorio/evaluación rápida

Vochysia guatemalensis es una especie arbórea muy común en Centroamérica y es altamente tolerante hacia los hábitats con perturbación antropógena. *Vochysia guatemalensis* representa sin lugar a dudas la especie arbórea más apropiada para los objetivos del monitoreo biológico. La recolección de insectos en la periferia de copas de 50 a 60 m de altura de los árboles del bosque pluvial implica un entrenamiento muy intensivo y una experiencia de varios años, por lo tanto, se trata de un método que para el biomonitorio o para equipos de evaluación rápida tiene una aplicación es relativamente limitada. La especie de Malpighiaceae *Byrsonima crassifolia*, cultivada en muchas partes, representa una excepción.

Las trampas de anidación demostraron ser un instrumento muy práctico para el monitoreo de un pequeño complejo de especies con algunas especies vulnerables. Se pueden suministrar informaciones precisas sobre la utilización de las trampas de anidación como instrumento de monitoreo.

Durante esta investigación se pudo identificar el grado de peligro de extinción en el que se encuentran determinadas especies de Centridini. La identificación de especies vulnerables provee una base adicional para el biomonitorio.

5 Recomendaciones para su aplicación

La importancia que, para la agroforestería, puede tener la integración de la investigación ecológica sobre las interacciones entre las plantas y sus polinizadores se puede ilustrar claramente con el ejemplo siguiente del Estado de Utah, EUA (Buchmann y Nabham, 1996). La interacción altamente productiva entre las abejas alkali y el cultivo de alfalfa es conocida por los granjeros de la región desde la década de 1940 y ha sido fomentada de forma selectiva con el fin de lograr una mayor producción de semillas de alfalfa.

A partir de los años 40, mediante el arado y el drenaje excesivo de las parcelas se destruyeron muchos hábitats de anidación de las abejas alkali. Durante de los años 50 y 60 con la utilización a gran escala de pesticidas, se continuó diezmando la población de estas abejas. La eliminación de las abejas alkali continuó progresivamente hasta entrados los años 70, llegando hasta el punto en que incluso las abejas meleras, que son algo más resistentes, ya no pudieron compensar la pérdida de rendimiento de los polinizadores. De tal forma que en 1973, sólo en el Estado de Washington se produjo una pérdida de ingresos de 287.000 dólares, por escasez de semillas de alfalfa, a causa de la falta de polinización apícola.

Esta señal de alarma dio lugar a la creación asociaciones con el fin de proteger las abejas alkali de manera sostenible. Estas actividades tuvieron una forma relativamente limitada a causa de la buena salud de las poblaciones de abejas meleras.

Tan solo a mediados de la década de los años 80, después de que el ácaro Varroa y las abejas mieleras africanizadas diezmaran la población de abejas mieleras locales, tuvo lugar un cambio de actitud entre los granjeros productores de alfalfa.

En un estudio de los hermanos Southwick (Southwick and Southwick, 1989, 1992) en que se trató de pronosticar las pérdidas de la economía agrícola de los Estados Unidos en el caso de que la población de abejas mieleras continuara

su ritmo de disminución, afirman los autores que en el caso de que la extinción de las abejas mieleras no se compensara con una reactivación de las poblaciones de abejas salvajes, se producirían pérdidas por un valor de 315 millones de dólares anuales. Según el estudio, se necesitaría invertir solamente 40,5 millones de dólares por año para aumentar la población de abejas silvestres y utilizarlas como polinizadores. Fomentar las abejas silvestres como sustituto de las abejas mieleras en vías de extinción podría aportar a los productores de alfalfa y a los consumidores estadounidenses un ahorro de 275 millones de dólares anuales.

5.1 Recomendaciones generales

Con el objeto de fomentar la sostenibilidad económica de las medidas forestales, deberían aplicarse algunos lineamientos básicos que conduzcan a una disponibilidad y conservación de un hábitat de abejas silvestres en las parcelas forestales correspondientes. Particularmente en lo que concierne la protección de las plantas hospederas y del hábitat de anidación. Independientemente del tipo de superficie forestal, deben observarse los siguientes puntos:

1. Siempre que sea posible se deben emplear especies arbóreas nativas para la reforestación.
2. Deben evitarse monocultivos de grandes extensiones. Entre más grande sea la superficie forestal, mayor cantidad de especies arbóreas se deben plantar.
3. El sotobosque y las lianas se deben proteger lo más pronto y donde sea posible.
4. Los árboles secos en pie, en la medida de lo posible, no deberían tumbarse, a fin de que sirvan de hábitat de anidación a abejas, avispas y a muchas especies de aves amenazadas.

A continuación se tratarán más detalladamente los puntos mencionados anteriormente.

5.2 Plantaciones para la producción de semillas

5.2.1 Selección de los árboles semilleros

Mediante el ejemplo de *Dipteryx panamensis* se explicará brevemente por qué, para seleccionar un árbol semillero, es necesario tener en cuenta el período de floración de cada uno de los individuos de la especie.

Dipteryx panamensis posee un período de floración relativamente largo que va de mediados de mayo a finales de agosto. Como se muestra en el Cap. 3.1.1, el espectro de los polinizadores varía de acuerdo con el sitio y el período de floración. Sin embargo, independientemente de estas diferencias, se da una gran variación en la densidad de los polinizadores por árbol durante los diferentes meses del período de floración. Es así como los individuos de *D. Panamensis*, que florecen primero, poseen en promedio una mayor densidad de polinizadores, que los individuos que florecen en el período principal de floración en el mes de julio. La densidad de árboles en floración durante el mes de julio es tan grande, que la población de polinizadores se distribuye por casi todos los árboles del bosque, con la consecuencia de que en cada árbol solo se encuentran pocos individuos de cada especie de abejas. Esto produce una reducción del desplazamiento de los polinizadores entre los individuos de la misma especie arbórea, ya que existe un exceso de oferta de alimentos.

Por consiguiente, esta reducción del desplazamiento de los polinizadores conduce a una disminución del flujo de polen y por ende del flujo de material genético, lo que, a su vez, repercute en una menor variabilidad genética de las semillas.

Al seleccionar los árboles semilleros debe considerarse el comportamiento particular de floración de cada individuo. Se debe dar preferencia a los individuos de una especie dada que florezcan al principio o al final del período de floración, frente a los individuos que lo hagan durante el período principal de floración.

Además del comportamiento de floración, deben tenerse en cuenta los árboles coespecíficos que se encuentren en el entorno directo del árbol semillero. Si en este entorno se encuentran uno o más individuos jóvenes de la misma especie, lo más probable es que se trate de descendientes del árbol en cuestión. En el caso de que varios individuos del grupo familiar así creado florezcan al mismo tiempo, puede suponerse que las semillas de éstos presentan poca variabilidad genética.

Los individuos aislados que se encuentran a mayor distancia de sus coespecíficos probablemente producen semillas con más variabilidad genética que los individuos en cuya vecindad directa se encuentra un gran número de árboles de la misma especie (Chase et al., 1996). La presencia frecuente de manchas monoespecíficas de *Vochysia guatemalensis* en bosques secundarios jóvenes y de mediana edad constituye un ejemplo típico de la situación anteriormente descrita. Es de suponerse que la mayoría de las especies arbóreas de rápido crecimiento y más bien sin requerimientos específicos de sitio tiendan a crear grupos emparentados. En tales casos, como regla general, se debería tratar de recolectar semillas de árboles que estén ampliamente separados unos de otros para así obtener semillas de una mayor variabilidad genética.

5.2.2 Protección de las plantas hospederas en plantaciones semilleras

Por diferentes razones relacionadas causalmente, es imprescindible proteger las plantas hospederas de abejas en las plantaciones semilleras:

1. Si no se dispone de plantas hospederas no es posible establecer en una plantación semillera una población local de abejas salvajes.
2. Una población de abejas arraigada al sitio o a la plantación conduce a una producción de semillas mayor y más estable.
3. Una población de abejas estable genera una mayor tasa de inmigración y emigración de abejas de y hacia los bosques vecinos y con ello produce un flujo natural de material genético.

Una de las medidas más importantes para obtener la mayor diversidad posible de plantas hospederas en las plantaciones, consiste en evitar el establecimiento de monocultivos de grandes extensiones.

A continuación se proponen algunos lineamientos para alcanzar dicho objetivo.

Las plantaciones **mayores de 0,5 ha**, que se han de emplear como semilleros, deben componerse de la mayor variedad posible de especies arbóreas o, por lo menos, de tres distintas.

Es importante, en este tipo de plantaciones, tener en cuenta el comportamiento de floración de las plantas hospederas con el fin de poder proveer de néctar y aceite durante el mayor tiempo posible a lo largo del año a las abejas polinizadoras.

Por lo tanto una mezcla de *Vochysia guatemalensis* y *Dipteryx panamensis* es más apropiada que una combinación de *D. panamensis* y *Hymenolobium mesoamericanum*. Con la primera combinación las abejas dispondrían de néctar durante los meses de marzo a agosto, mientras que con la segunda combinación de *Dipteryx* e *Hymenolobium* la disponibilidad de néctar iría solo de mayo a agosto, a causa del solapamiento de los períodos de floración.

Para lograr que las plantaciones semilleras también sean un hábitat favorable a las especies de abejas polinizadoras más importantes, deben introducirse plantas hospederas que les sirvan como fuente de aceite, néctar y polen.

Las plantaciones semilleras de **1 a 3 ha** deberían incluir por lo menos una planta hospedera productora de aceite y tres hospederas diferentes productoras de néctar. Como hospederos productores de néctar pueden tomarse los mismos árboles plantados o bien lianas adicionales (véase la Tabla 3). Las parcelas forestales inmediatamente vecinas deben complementarse en cuanto a sus espectros de plantas hospederas, es decir que se deben utilizar diferentes plantas productoras de néctar y de aceite.

Las grandes plantaciones (3 a 25 ha) productoras de semillas deberían incluir por lo menos dos plantas hospederas productoras de aceite distintas y un total de 10 diferentes especies de hospederas productoras de néctar (véase la Tabla 3). Las plantaciones deberían contener *Stigmaphyllon lindenianum* y *Byrsonima crispera* (liana + árbol) como hospederas productoras de aceite o bien una combinación de *Stigmaphyllon lindenianum* y *Hiraea fagifolia* (liana + liana). En las plantaciones de este tamaño, por lo menos dos de los diez hospederos productores de néctar deberían pertenecer a una especie maderable o a una especie de plantas hospederas de abejas.

En las áreas forestales mayores de 25 ha debería excluirse del aprovechamiento una parcela cuyo tamaño corresponda al 4 ó 5% de la superficie total de la plantación. Esta así denominada "parcela de bosque primario" debería contener especies arbóreas no utilizadas en la plantación y, una vez dichas especies arbóreas complementarias se hayan establecido con éxito, no deberían perturbarse en absoluto. En ningún caso se deberá podar el sotobosque, ni retirar las lianas.

Con la composición de la "parcela de bosque primario" se debería complementar la selección de especies usadas en la plantación, de manera que se produzca una asociación de especies lo más similar posible al bosque primario.

Tabla 3: Plantas productoras de aceite, néctar y polen, hospederas de las Centridini y especialmente apropiadas para el enriquecimiento de plantaciones.

B: Bignoniaceae, C: Convolvulaceae, F: Fabaceae,

M: Malpighiaceae, P: Polygalaceae, V: Vochysiaceae.

<u>Lianas productoras de aceite</u>	<u>Árboles productores de aceite</u>
<i>Hiraea fagifolia</i> (M)	<i>Byrsonima crassifolia</i> (M)
<i>Stigmaphyllon lindenianum</i> (M)	<i>Byrsonima crispera</i> (M)
<u>Lianas productoras de néctar</u>	<u>Árboles productores de néctar</u>
<i>Anemopaegma orbiculatum</i> (B)	<i>Jacaranda copaia</i> (B)
<i>Arrabidaea verrucosa</i> (B)	<i>Tabebuia</i> spp. (B)
<i>Callichlamys latifolia</i> (B)	<i>Dipteryx panamensis</i> (F)
<i>Ipomoea</i> spp. (C)	<i>Dussia macrophyllata</i> (F)
<i>Maripa nicaraguensis</i> (C)	<i>Hymenolobium mesoamericanum</i> (F)
<i>Calopogonium coeruleum</i> (F)	<i>Vochysia guatemalensis</i> (V)
<i>Machaerium floribundum</i> (F)	
<i>Vigna caracalla</i> (F)	<u>Árboles productores de polen</u>
<i>Vigna vexillata</i> (F)	<i>Apeiba membranacea</i> (M)
<i>Securidaca diversifolia</i> (P)	

En **plantaciones mayores de 25 ha** productoras de semillas, debería enriquecerse un 15% de la superficie total con plantas hospederas. En el área enriquecida debe evitarse la eliminación del sotobosque una vez establecidas las especies maderables (de 4 a 5 años). Los estratos de hierbas y arbustos en las plantaciones, son indispensables para la conservación de las especies polinizadoras Apidae, principalmente Euglossini.

Las Euglossini son importantes polinizadoras y, en parte exclusivas, de especies maderables como *Genipa americana*, *Eschweilera calyculata* y posiblemente también de *Lecythis ampla*.

En las plantaciones que no están conectadas con superficies de bosque natural, la "parcela de bosque primario" debería estar ubicada, en lo posible, en el centro de la plantación. Si una plantación colinda con un bosque natural, se debería establecer la parcela al lado opuesto colindante con dicho bosque.

Siempre que sea posible, deberá evitarse el desmonte del estrato arbustivo.

En las plantaciones forestales mayores de 25 ha utilizadas como productoras de semillas, debería dejarse sin aprovechar un 5% del área total en el centro de la plantación y aprox. un 15% de la plantación debería ser enriquecido con especies hospederas de abejas polinizadoras. Siempre que sea posible, deberá evitarse la eliminación del estrato arbustivo.

No es necesario sembrar obligatoriamente plantas hospederas. En muchos casos se obtienen en forma natural plantas hospederas tratando con cuidado las plantas existentes al llevar a cabo "trabajos de mantenimiento". Por esta razón es imprescindible conocer bien las especies de lianas anteriormente mencionadas, lo que se puede lograr sin mayores esfuerzos. El establecimiento de "jardines de lianas" en los viveros podría servir para fomentar las existencias de lianas en una plantación y, al mismo tiempo, difundir conocimientos sobre las especies. Dichos jardines de lianas, junto con un asesoramiento cualificado, servirían no solamente para ayudar a fomentar la comprensión de las relaciones ecológicas existentes entre abejas, árboles y lianas, sino también para hacerse cargo de la distribución de semillas o estacas de lianas.

Las lianas y plantas del sotobosque juegan un papel importante en las plantaciones, no solo en cuanto a la protección y la reproducción de especies de abejas

polinizadoras, sino también como base de subsistencia de numerosas especies de pájaros, mamíferos e insectos.

Por lo tanto, una plantación que disponga de lianas o de un sotobosque puede, a pesar del limitado número de especies, desempeñar una función muy importante para la protección de las especies. Un diseño ecológico de las plantaciones es de gran valor particularmente en aquellos lugares en que las plantaciones tienen la función de pequeños corredores biológicos entre rodales de bosques naturales.

5.2.3 Protección de sitios de anidación

Desafortunadamente no se tienen conocimientos sobre el comportamiento de anidación de casi la mitad de las especies de Centridini en las tierras bajas caribeñas. Especialmente sobre las especies que anidan en el suelo y las que utilizan distintos substratos en la región del dosel. Por esta razón es importante tener en cuenta y aplicar los resultados obtenidos en este estudio.

En este trabajo ha demostrado claramente el inestimable valor que tienen los árboles muertos (aún en pie) para la biología de la reproducción de las especies que hacen su nido en madera, mencionadas en la Fig. 6. Por este motivo se recomienda, siempre que sea posible, no tumbar los árboles muertos, sino dejarlos en pie tanto tiempo como sea posible para que dichas abejas los utilicen para sus nidos. Un árbol muerto ofrece de cien a mil veces más huecos para anidar que una trampa de anidación con solo unas 80 perforaciones. Si se calcula el costo de tiempo y mano de obra que implica la producción de estas trampas, se puede apreciar fácilmente el valor material que posee un árbol muerto en pie.

Se deben emplear trampas de anidación en aquellas plantaciones que no tengan contacto directo con bosques naturales o remanentes de bosques naturales y que tampoco dispongan de árboles muertos en pie. Las trampas de anidación utilizadas en este estudio se pueden fabricar y colgar con relativa facilidad.

5.2.4 Instrucciones para la construcción de trampas de anidación

Para las trampas de anidación se utilizó madera de *Hyeronima alchorneoides*, como alternativa se recurrió también a *Lecythis ampla*. La madera de *Pentaclethra macroloba* no debe utilizarse a causa de sus propiedades de insecticida. También se puede experimentar con otros tipos de madera.

Se deben cortar los listones de las siguientes dimensiones: 70 cm de largo por 10 cm de altura y 4,5 cm de ancho. En cada uno de los listones empleados en el estudio se taladraron 80 huecos de cuatro diámetros diferentes (4x20): 6,5 mm, 8 mm, 10,5 mm y 12,5 mm. Es posible prescindir del diámetro más pequeño, si las trampas se emplean para fomentar poblaciones de abejas en las plantaciones, ya que *Centris analis* no desempeña un papel importante como polinizador de las especies arbóreas mencionadas en este estudio y además no se encuentra entre las especies en peligro de extinción.

Por lo tanto, las trampas de anidación solo deberán tener huecos de los tres diámetros mayores, en este caso 26 perforaciones por cada uno.

Por regla general, las trampas de anidación se deben colgar en la parte superior del dosel de la plantación y de manera que queden expuestas al sol. Para este efecto son muy apropiados los árboles viejos muertos, postes de transmisión, balcones de edificios y otros sitios altos expuestos al sol.

5.2.5 Protección de las especies que anidan en el suelo

Desafortunadamente se sabe muy poco sobre la biología de anidación de las especies apícolas que anidan en el suelo de los bosques pluviales de las tierras bajas, sin embargo, se pueden deducir algunos principios de carácter general para la protección del hábitat de anidación de las especies más frecuentes.

Una de las grandes Centridini de La Selva, *Epicharis metatarsalis*, prefiere las plantaciones en las cercanías de los ríos, siempre y cuando éstas se mantengan

libres de sotobosque. El hábitat de anidación preferido de *E. metatarsalis* parecen ser los terrenos planos con suelos arcillosos muy poco arenosos. Puesto que, desde el punto de vista ecológico, el sotobosque en las plantaciones forestales es un factor favorable, se debería eliminar tan solo donde realmente haya colonias de *E. metatarsalis*.

Como regla general, los sitios de anidación de las especies de abejas que anidan en el suelo se deberían señalar y delimitar espacialmente con una cinta de marcación. Se debe evitar absolutamente cualquier tipo de perturbación, sobre todo el acceso al área de anidación. Si se protegen y cuidan regularmente los sitios de anidación a nivel del suelo, se garantizará así un abastecimiento duradero de valiosos "polinizadores de árboles".

5.3 Recomendaciones para la certificación de plantaciones

Los Principios y criterios de sostenibilidad para el manejo del bosque natural y de plantaciones forestales (Decreto Ejecutivo No. 27388-MINAE, publicado en La Gaceta No. 212, 2.11.1998) del gobierno de Costa Rica ya contienen, en forma similar, algunas de las recomendaciones dadas en este estudio.

En el "Principio No. 10, Plantaciones Forestales", se recomienda plantar el 5% del área total efectiva con especies arbóreas nativas. Sin embargo, de acuerdo con los argumentos expuestos y desde el punto de vista ecológico, sería deseable alcanzar un porcentaje de especies arbóreas nativas de por lo menos un 50%.

En el Capítulo 10.4 de los principios del FSC (Principios y criterios para el manejo forestal, Forest Stewardship Council, A.C.), se indica solamente que debe darse "preferencia" a las especies nativas.

En el "Principio No. 10, Plantaciones Forestales" también se hace énfasis en la recomendación expresada en este estudio de establecer una "parcela de bosque natural". Según éste, al menos un 5% del área total dedicada a la plantación debe

mantenerse "para la conservación y/o recuperación de la cubierta vegetal". Esta recomendación también está contenida en los Principios Internacionales del Forest Stewardship Council (FSC) y es absolutamente necesario ponerla en práctica.

Debido a su carácter voluntario, las recomendaciones antes mencionadas, de emplear especies arbóreas nativas y de establecer "parcelas de bosque natural" en las plantaciones, se han puesto en práctica, hasta el momento, en forma muy reducida.

Un instrumento apropiado para lograr la aplicación de esas recomendaciones sería su inclusión en el sistema de "Pagos de Servicios Ambientales". Actualmente los propietarios de tierras obtienen del Estado costarricense un total de aprox. 550 dólares por cada hectárea reforestada y por un período de cinco años. Los recursos necesarios para esta medida provienen en su mayoría del impuesto a la gasolina.

Actualmente el pago de estos dineros **no implica** el cumplimiento de los criterios e indicadores contenidos en el "Principio 10", a pesar de que tanto para el Estado y como para la sociedad civil es importante que el establecimiento y manejo de las plantaciones forestales estén sometidos a criterios de sostenibilidad. Puesto que las solicitudes de financiamiento en la actualidad sobrepasan ampliamente los recursos disponibles, sería un buen instrumento introducir la obligatoriedad del cumplimiento de estos criterios e indicadores para lograr que se apliquen las recomendaciones mencionadas.

Con el fin de asegurar la sostenibilidad ecológica, se propone estipular, en los criterios e indicadores nacionales e internacionales para el manejo sostenible de plantaciones, la introducción de lianas y plantas productoras de aceite así como la conservación de plantas del estrato herbáceo y arbustivo.

5.4 Biomonitordeo/especies indicadoras

Como ya se mencionó en el Cap. 4.3, a causa de las grandes dificultades logísticas que implican el trabajo en las copas de los árboles, solo se recomienda, con reservas, el empleo de los árboles de la región del dosel como instrumentos de monitoreo. No obstante, una de las especies arbóreas investigadas alcanza poca altura de manera que se pueden emplear mallas atadas a varas largas para analizar los árboles desde el suelo. Se trata de la especie Malpighiaceae *Byrsonima crassifolia* (Nance), que existe en muchas partes de Costa Rica en estado silvestre o cultivada. *B. crassifolia* es visitada intensamente por las hembras Centridini recolectoras de aceite. A causa de la alta densidad de abejas y de la amplia difusión del árbol, constituye *B. crassifolia* un instrumento excelente para realizar inventarios en el marco del biomonitordeo.

Byrsonima crassifolia (Malpighiaceae) representa una especie arbórea supremamente valiosa para el biomonitordeo. Una integración con éxito de esta especie, frecuentemente cultivada como árbol de jardín y como especie suplementaria en plantaciones agroforestales, puede servir para sustituir métodos de inventariar considerablemente más costosos.

Al trabajar con *Byrsonima crassifolia* como instrumento de monitoreo, se debería prestar especialmente atención a la presencia de *Centris longimana*, *C. rubella*, *Centris sp. A*, *Centris agiloides* y *Epicharis lunulata*.

Si en una muestra de por lo menos 25 abejas por árbol no aparece ninguna de estas especies, es una indicación de que el ecosistema está fuertemente perturbado. Por el contrario, especies tales como *Epicharis maculata*, *Centris obscurior* y *C. inermis* se encuentran también regularmente en sitios con fuerte perturbación antropógena.

Solo se podrá llevar a cabo una clasificación detallada de la calidad del hábitat después de terminados los estudios en curso. Sin embargo, puede suponerse que con la "antropogenización" creciente del hábitat las especies desaparecerán en el orden siguiente: *C. sp. A*, *C. rubella*, *E. lunulata*, *C. agiloides*, *C. longimana* (por consiguiente, frente a cambios ambientales *C. sp. A* es la especie más sensible y *C. longimana* la más tolerante).

En el caso de que se empleen trampas de anidación como instrumento para analizar la calidad de áreas de bosque natural o de plantaciones en las tierras bajas caribeñas de Costa Rica, es necesario tener en cuenta las indicaciones dadas en el Cap. 5.2.3 sobre la elección del lugar de ubicación. Las muestras deberían tomarse durante todo un año.

A continuación se da un ejemplo sencillo de un análisis de hábitat, basado en dos especies indicadoras.

Al interpretar los resultados de un análisis de hábitat, se parte de la suposición de que en los hábitats antropógenos o fuertemente perturbados disminuye la frecuencia relativa de abejas del bosque pluvial. Esto se debe probablemente a la "desección" del hábitat producida por el incremento de radiación solar en las proximidades del suelo. Al mismo tiempo, aumentan las especies cuya área de distribución llega hasta el bosque seco.

Las especies *Centris difformis* y *Centris labrosa* constituyen las especies indicadoras más importantes de las tierras bajas caribeñas.

En el caso de que ninguna de estas dos especies aparezcan en los resultados de un análisis, puede concluirse que se está ante un hábitat muy fuertemente perturbado.

Si solamente aparece un reducido número de *C. labrosa*, pero no se encuentra *C. difformis*, se trata probablemente de un hábitat fuertemente perturbado.

Un hábitat moderadamente perturbado tendrá probablemente del 30% al 50% de la cifra de *C. labrosa* de un bosque primario (véase Tabla 6), pero no aparecerá ningún individuo de *C. difformis*.

Una proporción de aproximadamente 60% a 100% de *C. labrosa* y de uno a dos individuos de *C. difformis*, indica que se trata un hábitat sano con buena diversidad.

Este es un ejemplo sencillo de un análisis de hábitat. Si se desean emplear métodos más detallados es necesario consultar las publicaciones científicas que resulten del presente estudio.

En la Tabla 5 del Anexo se presentan la frecuencia relativa y la estacionalidad de las Centridini del bosque seco y del bosque pluvial de Costa Rica. El grado de peligro de extinción de determinadas especies de Centridini, resulta de su frecuencia in situ y del tamaño del área de distribución en el país. Si una especie es fuertemente estacional (+), se incrementa su peligro de extinción.

Solamente en muestreos de gran envergadura pueden servir como buenas indicadores de la calidad del hábitat las especies que se encuentran en alto peligro de extinción. Por lo demás, se deben llevar a cabo análisis de muestras basándose en la abundancia relativa de las especies más frecuentes. Como se mostró en el ejemplo de *Centris inermis* (Cap. 3.2.2), por lo general las especies frecuentes también pueden ser buenos indicadores a causa de su especificidad de hábitat.

6 Bibliografía

- BAWA, K.S., D.R PERRY and J.H. BEACH, 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany*, 72 : 331-345.
- BUCHMANN, S.L. and G.P. NABHAM. 1966. *The Forgotten Pollinators*. Washington: Island Press.
- CHASE, M.R.C.M., R. KESSELI and K.S. BAWA. 1996. Distant gene flow in tropical trees. *Nature*, 383 : 398-399.
- CLARK, D.A. and D.B. CLARK, 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs*, 62 : 315-344.
- FRANKIE, G.W., P.A. OPLER and K.S. BAWA. 1976. Foraging behaviour of solitary bees: Implications for outcrossing of a neotropical forest tree species. *Journal of Ecology*, 64 : 1049-1057.
- GONZÁLEZ, E. y G. QUIRÓS. 1993. Germinación de semillas de doce especies arbóreas del bosque tropical húmedo. *Brenesia*, 30-40 : 119-124.
- JANZEN, D.H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science*, 171 : 203-205.
- KEARNS, C.A., D.W. INOUE, and N.M. WASER. 1998. Endangered Mutualisms : The conservation of plant-pollinator interactions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 29 : 83-112.
- PERRY, D.R. 1983. Access methods, observations, pollination biology, beeforaging behaviour, and bee community structure within a neotropical wet forest canopy. PhD Thesis University of California, Los Angeles.
- ROUBIK, D.W. 1993. Tropical pollinators in the canopy and understory : Field data and theory for stratum « preferences ». *Journal of Insect Behaviour*, 6 : 659-673.

SOUTHWICK, E.E. and L. SOUTHWICK. 1989. A comment on value of honey bees as pollinators of U.S. crops. *American Bee Journal*, 129 : 805-807.

SOUTHWICK, E.E. and L. SOUTHWICK. 1992. Economic value of honey bees (Hymenoptera : Apidae). *Journal of Economic Entomology*, 85(3) : 621-633.

THIELE, R. 1995. Blütenökologie und Reproduktionsbiologie in der Gattung *Vochysia*. Diplomarbeit, Universität Tübingen.

Glosario

Anthophoridae	familia de abejas solitarias, que no forman colonias sociales con división del trabajo y diferentes castas (por el contrario de las abejas meleras)
DAP	diámetro a la altura del pecho
Canopy	del inglés: dosel, zona de las copas
Centridini	tribu de la familia Anthophoridae. <i>Centris</i> y <i>Epicharis</i> son los géneros considerados como Centridini en este estudio. Las especies de ambos géneros están adaptadas especialmente a la vida en la región del dosel de los bosques tropicales.
Coespecífico	perteneciente a la misma especie
AMN	árboles o especies arbóreas productores de néctar y de floración masiva
RMV	“rango máximo de vuelo” en condiciones naturales. Indica el alcance máximo de vuelo de una especie apícola en el bosque natural
Oligolectia	abejas están especializadas en determinados alimentos, solo recolectan entre 1 y 10 clases de polen
Polilectia	abejas recolectan más de 10 diferentes clases de polen, por lo general un número mayor. Por lo tanto se trata de generalistas.
Equipos de evaluación rápida	grupos de expertos de diferentes organizaciones que investigan la biodiversidad de áreas naturales fuertemente amenazadas (Conservation International)

Anexos

Tabla 4: Estacionalidad de las Centridini y Ericrocidini, basada en las sumas de las capturas efectuadas en las flores entre enero de 1997 y diciembre de 1999.

	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic
<i>Centris rubella</i>	0	0	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0
<i>Centris vidua</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Centris agiloides</i>	0	0	6	15	7	0	1	10	4	0	0	0
<i>Centris (M.) species A</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Centris flavifrons</i>	0	0	8	36	34	0	0	0	0	0	0	0
<i>Centris plumipes</i>	0	0	1	1	1	0	0	9	3	0	0	0
<i>Centris inermis</i>	0	1	4	252	20	5	4	0	0	0	0	0
<i>Centris obscurior</i>	0	1	32	176	61	4	30	2	5	4	0	0
<i>Centris longimana</i>	0	1	6	1	6	1	1	4	4	1	0	0
<i>Centris vittata</i>	0	0	1	1	0	0	1	4	6	0	0	0
<i>Centris dichrotricha</i>	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0
<i>Centris labrosa</i>	0	3	15	29	13	7	2	34	44	1	1	0
<i>Centris difformis</i>	0	0	2	2	0	0	0	1	2	0	0	0
<i>Centris analis</i>	0	0	4	17	4	0	1	14	5	0	0	0
<i>Centris bicornuta</i>	0	0	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Epicharis "maculata"</i>	1	0	252	749	190	58	14	13	0	0	0	0
<i>Epicharis metatarsalis</i>	0	0	7	0	1	38	6	2	0	0	0	0
<i>Epicharis minima</i>	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0
<i>Epicharis lunulata</i>	0	4	1	1	2	2	0	0	4	0	0	5
<i>Epicharis rustica</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Thygater sp.</i>	0	1	18	22	5	1	1	38	18	0	0	0
<i>Ctenioschelus goryi</i>	0	0	4	1	0	2	1	29	14	2	0	0
<i>Mesoplia sp.</i>	0	0	3	18	9	0	0	2	0	0	0	0
<i>Mesocheira sp.</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aglaomelissa duckei</i>	0	0	0	0	0	0	0	5	2	0	4	0
<i>Monoeca sp.</i>	0	2	2	0	0	0	2	1	0	0	0	0

Tabla 5: Estimación de la frecuencia relativa, estacionalidad y grado de peligro de extinción de algunas especies de Centridini del bosque pluvial (Sarapiquí) y del bosque seco (Guanacaste) de Costa Rica.

4 = fuertemente amenazada, 3 = amenazada, 2 = amenaza a largo plazo posible, 1 = situación estable
 0 = posiblemente secuencial a cultivos, ++ = frecuente, + = menos frecuente, - = no fue encontrada
 D = marcada, M = modesta, S = débil, ? = desconocida

	Sarapiquí	Guanacaste	Estacionalidad	Nivel de amenaza
<i>Centris analis</i>	+	++	S	1
<i>Centris bicornuta</i>	+	++	D	1
<i>Centris labrosa</i>	++	-	S	2
<i>Centris difformis</i>	+	-	S	3
<i>Centris longimana</i>	++	-	S	2
<i>Centris vidua</i>	+	-	D	4
<i>Centris agiloides</i>	++	-	M	2
<i>Centris species A</i>	+	-	D	4
<i>Centris plumipes</i>	++	-	M	2
<i>Centris vittata</i>	+	+	S	2
<i>Centris dichrotricha</i>	+	+	?	2
<i>Centris trigonoides</i>	-	+	?	3
<i>Centris nitida</i>	-	+	?	3
<i>Centris flavifrons</i>	++	+	M	2
<i>Centris inermis</i>	++	++	M	0
<i>Centris obscurior</i>	++	+	M	1
<i>Centris aethyctera</i>	-	+	?	3
<i>Centris adani</i>	-	++	?	2
<i>Centris rubella</i>	+	-	M	4
<i>Centris lutea</i>	-	++	?	2
<i>Epicharis bova</i>	+	-	?	3
<i>Epicharis elegans</i>	-	+	?	3
<i>Epicharis rustica</i>	+	+	?	2
<i>Epicharis metatarsalis</i>	++	-	D	3
<i>Epicharis lunulata</i>	+	+	S	2
<i>Epicharis "maculata"</i>	++	+	M	1
<i>Epicharis minima</i>	+	-	D (?)	4

Tabla 6: Cantidad mensual de machos (m), hembras (h) y nidos (n) de las principales especies que anidan en madera de las tierras bajas caribeñas de Costa Rica.

Resultados de "trampas de anidación" colocadas en 5 árboles muertos aún en pie desde agosto de 1998 a julio de 1999.

Especie	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Sum
<i>C. vittata</i> m	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	10
<i>C. vittata</i> w	5	6	0	1	0	0	0	0	0	2	7	2	23
<i>C. vittata</i> N	12	16	0	0	0	0	0	0	0	3	17	4	52
<i>C. difformis</i> m	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	5	1	8
<i>C. difformis</i> w	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>C. difformis</i> N	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2
<i>C. dichrotricha</i> m	2	3	0	1	0	0	0	0	0	0	9	1	16
<i>C. dichrotricha</i> w	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. dichrotricha</i> N	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. labrosa</i> m	19	14	4	11	0	0	0	10	9	12	32	13	124
<i>C. labrosa</i> w	4	5	0	0	0	0	1	0	0	0	2	7	19
<i>C. labrosa</i> N	7	3	2	3	0	0	4	1	8	2	0	1	31
<i>C. analis</i> m	2	7	2	14	0	0	0	3	0	1	9	5	43
<i>C. analis</i> w	9	2	1	3	0	0	1	1	1	3	3	10	34
<i>C. analis</i> N	25	33	7	9	0	0	0	0	1	3	18	10	106
<i>C. bicornuta</i> m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. bicornuta</i> w	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. bicornuta</i> N	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Tetrapedia maura</i> m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tetrapedia maura</i> w	2	0	0	0	0	0	3	0	3	4	0	2	14
<i>Tetrapedia maura</i> N	2	0	0	0	0	0	2	0	3	4	3	1	15
<i>Xylocopa</i> sp.1 m	3	5	0	0	0	0	2	0	0	1	2	2	15
<i>Xylocopa</i> sp.1 w	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	3	7
<i>Xylocopa</i> sp.1 N	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	3



*Deutsche Gesellschaft für
Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH*

Begleitprogramm Tropenökologie (TÖB)

Programa de apoyo ecológico

Postfach 5180

D-65726 Eschborn

República Federal de Alemania

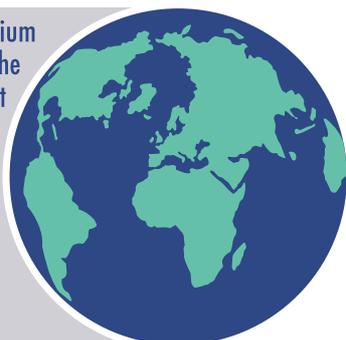
Fax +49-(0)6196-79-6190

E-Mail: TOEB@gtz.de

Internet: <http://www.gtz.de/toeb>



Bundesministerium
für wirtschaftliche
Zusammenarbeit
und Entwicklung



Im Auftrag des Bundesministeriums für
wirtschaftliche Zusammenarbeit und Entwicklung (BMZ)