UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Influencia de la fragmentación del paisaje en los recursos florales empleados por dos especies de abejas sin aguijón

Marco Antonio Prado Gutiérrez

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Agrarias, Departamento de Ciencias Forestales
Maestría en Bosques y Conservación Ambiental
Medellín, Colombia
2019

Influencia de la fragmentación del paisaje en los recursos florales empleados por dos especies de abejas sin aguijón

Marco Antonio Prado Gutiérrez

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

Magister en Bosques y Conservación Ambiental

Director (a):

Ligia Estela Urrego Giraldo, Ph.D
Profesora Titular

Línea de Investigación:

Desarrollo alternativo para el aprovechamiento de bosques y de la biodiversidad

Grupo de Investigación:

OCEANICOS - Grupo de Oceanografía e Ingeniería Costera de la Universidad Nacional

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agrarias, Departamento de Ciencias Forestales

Maestría en Bosques y Conservación Ambiental

Medellín, Colombia

2020

Agradecimientos

Se agradece a la Corporación Autónoma Regional CORNARE, quien conjunto a ISAGEN y EPM, se creó el convenio con la Universidad Nacional de Colombia, para desarrollar el proyecto titulado “Identificación de las relaciones que establecen las abejas *Melipona eburnea* y *Tetragonisca angustula* con la flora local y con microorganismos asociados a la miel, su calidad físico-química y la variación temporal de las mieles asociada a las variables climáticas de los municipios de San Carlos y San Rafael”. A los propietarios de las diferentes zonas en estudio, por su apoyo y disposición durante la fase de campo. Especialmente, agradezco a mi directora de tesis Ligia Estela Urrego, por todo su tiempo y apoyo incondicional, junto a quien he crecido profesionalmente. Y a María Cristina Vargas y Carolina Álvarez por su colaboración en el monitoreo de las colmenas.

Resumen

La intensificación de procesos de cambio de cobertura vegetal, acompañados de un incremento de la fragmentación y reducción de parches boscosos, son sin duda uno de los factores que han llevado a los ecosistemas a un estado crítico, comprometiendo múltiples interacciones ecológicas, de importancia tanto natural como socio-económicas y de los servicios ecosistémicos que prestan. La polinización es sin duda uno de dichos servicios ecosistémicos, que a nivel global ha presentado un decline en respuesta a la intervención antrópica, con una mayor y creciente preocupación en la interrelación abeja-planta. Por esto, se evalúa la respuesta de dos especies de abejas sin aguijón (Hymenoptera: Apidae: Meliponini): *Tetragonisca angustula* (Latreille, 1811) y *Melipona costaricensis* (Cockerell, 1919), a efectos de cambios de cobertura vegetal y procesos de fragmentación, tanto a una escala temporal como espacial. La variación estacional fue analizada durante 15 meses, con el monitoreo melitopalinológico mensual, de seis colmenas por especie, instaladas en tres ambientes con grados de intervención antrópica contrastantes: bosque, rastrojo, y pastos, ubicados en la Cordillera Central Colombiana. El ambiente con perturbación intermedia (rastrojo), presentó la mayor riqueza de taxa acumuladas para ambas especies, (con 33 y 40 tipos polínicos para *Melipona costaricensis* y *Tetragonisca angustula*, respectivamente), en respuesta a la diversidad floral presentada en este sitio. Ambas especies presentaron una alta preferencia, direccionada a especies de las familias Melastomataceae, Sapindaceae, Peraceae y Asteraceae. Resaltando la primera de éstas, con *Miconia minutiflora* (Bonpl. DC, 1828) y *Miconia prasina* ((Sw.) DC., 1828), las cuales fueron las más representativas, con una alternancia en su utilización entre la época seca y húmeda. También, a lo largo del muestro, se resaltan otras especies como *Clethra* sp. (Clethraceae), *Pera arbórea* (Mutis, 1784), *Ilex laureola* (Triana, 1872) y *Vochysia ferruginea* (Mart., 1826). Para *Melipona costaricensis*, la mayor riqueza polínica en la miel se presentó en los meses con menor precipitación, cuando se presentó el mayor número de especies florecidas, en respuesta al efecto de las condiciones climáticas sobre la fenología de las plantas, y en ultimas sobre el comportamiento de forrajeo de esta especie de abeja. Por otro lado, a pesar de que ambas especies son consideraras

polilécticas, *Tetragonisca angustula*, contó con una mayor riqueza polínica en las épocas húmedas y de transición entre periodos húmedos y secos, periodos en los cuales se diversifico en los recursos seleccionados, reflejado en una mayor amplitud de su nicho trófico, catalogando dicha especie de abeja, como más generalista en comparación a *Melipona costaricensis*. Ambas especies presentaron mayor preferencia hacia especies vegetales típicas de ambientes boscosos, exaltando la meliponicultura como una práctica económicamente sustentable que puede impulsar la conservación de los bosques. Para el caso de la influencia de la fragmentación y la estructura espacial sobre la dieta de las abejas, se encontró que ambas especies respondieron a una escala más local, y a pesar de las diferencias entre sus rangos de vuelo, la riqueza y equidad polínica se relacionaron positivamente con el grado de conservación y conexión entre los parches boscosos. Se encontró que la permanencia de fragmentos de bosques interconectados entre sí, e inmersos en una matriz poco antropizada y poco contrastante, favorece el establecimiento de estas abejas, en respuesta a presentar una gama más diversa en los recursos disponibles para las abejas sin aguijón. Esto último, favorece la salud de las colmenas y el mantenimiento de las interrelaciones con la flora del bosque, y en últimas promoviendo la conservación de los mismos.

Palabras clave: meliponicultura, interacción planta – insecto, Meliponini, nicho de forrajeo, fragmentación.

Abstract

The intensification of processes of change in vegetation cover, accompanied by an increase in fragmentation and reduction of forest patches, is without doubt, one of the factors that has driven ecosystems to a critical state, compromising multiple ecological interactions, both naturally and socio-economically important and the ecosystemic services they provide. Pollination is one of these ecosystem services, which has shown a decline worldwide as a result of human actions, with a greater and growing concern for the bee-plant interrelationship. For this reason, the response of two stingless bee species (Hymenoptera: Apidae: Meliponini): *Tetragonisca angustula* (Latreille, 1811) y *Melipona costaricensis* (Cockerell, 1919), to the effects of changes in vegetation cover and fragmentation processes, both on a temporal and spatial scale, is evaluated in this work. Seasonal variation was analyzed during 15 months, with a monthly melitopalinological monitoring of six colonies per species and which were located near three environments with contrasting degrees of anthropic intervention: forest, fallow, and pasture, located in the Colombian Central Cordillera. The environment with intermediate disturbance (fallow), presented the greatest richness of accumulated taxa for both species, (with 33 and 40 taxa, for *Melipona costaricensis* and *Tetragonisca angustula*, respectively), in response to the floral diversity presented in this site. Both species presented a high preference, directed to species of the families Melastomataceae, Sapindaceae, Peraceae and Asteraceae. Highlighting the first of these, with *Miconia minutiflora* (Bonpl. DC, 1828) y *Miconia prasina* ((Sw.) DC., 1828), which were the most representative, with an alternation in its use between the dry and wet seasons. Also, throughout the sample, other species such as *Clethra* sp. (Clethraceae), *Pera arbórea* (Mutis, 1784), *Ilex laureola* (Triana, 1872) y *Vochysia ferruginea* (Mart., 1826). are also highlighted. For *Melipona costaricensis*, the greatest pollen richness in honey occurred in the months with the least precipitation, when the greatest number of flowering species were present, in response to the effect of climatic conditions on the phenology of the plants, and lastly on the foraging behavior of this bee species. On the other hand, despite both bee species are politics, *Tetragonisca angustula*, had a greater pollen richness in the humid periods and transition between wet and dry periods, periods in which it diversified in the selected resources, reflected in a greater amplitude of its trophic niche, cataloguing this bee species, as more generalist in comparison to *Melipona costaricensis*. Both species showed a greater preference for plant species typical of forest environments, exalting meliponiculture as an economically

sustainable practice that can promote forest conservation. In the case of the influence of fragmentation and spatial structure on the bees' diet, it was found that both species responded at a more local scale, and dispite of the differences between their flight rang, pollen richness and equity were positive related to the degree of conservation and connection between forest patches. It was found that the permanence of forest fragments interconnected between each other, and immersed in a matrix little anthropized and little contrasted, favors the development of these bees, in response to present a more diverse range in the resources available to stingless bees. The latter favours the health of the hives and the maintenance of the interrelations with the forest flora, and ultimately promoting their conservation.

Keywords: meliponiculture, plant - insect interaction, Meliponini, foraging niche, fragmentation

THE EFFECT OF FOREST FRAGMENTATION ON THE FLORAL RESOURCES SELECTED BY TWO STINGLESS BEE SPECIES

.

Contenido

Pág.

1. **INTRODUCCIÓN** 16
2. **METODOLOGÍA** 19
3. **RESULTADOS** 23
4. **DISCUSIÓN** 42
5. **CONCLUSIONES** 49
6. **BIBLIOGRAFIA** 51
7. **ANEXOS** 57

Lista de figuras

Pág.

Figura 2.1 Localización del área de estudio. A la izquierda se presenta la localización de las colmenas vinculadas al monitoreo temporal. A la derecha, se expone las tres zonas seleccionadas para el análisis espacial, conjuntos con las distancias radiales a las colmenas empleadas..... 20

Figura 3.1 Biplot de los resultados del RDA realizado con los porcentajes de polen por mes registrados en las mieles de *Melipona costaricensis*. Las muestras se representan por las fechas de colecta de cada muestra (●). Las flechas punteadas representan cada uno de los taxa registrados. Los colores de las flechas muestran la cobertura en la se registró cada taxón: Bosque flecha verde (⇢), Rastrojo flecha azul (⇢) y Pastos flecha roja (⇢). Los números que acompañan cada taxón indican la cobertura en la cual fue registrado así: *nombreTaxa*_1 (bosque) *nombreTaxa*_2 (rastrojo) y *nombreTaxa*_3 (pastos). Las flechas continuas de color negro (→) corresponden a la diversidad registrada en las mieles: *Equi* = Índice de Equidad de *Shannon* de las muestras de , *Dom* = Dominancia de *Simpson*, *Riqu* = Riqueza palinológica de las mieles. Las flechas continuas de color gris corresponden a las variables ambientales que incluyen la diversidad de la oferta floral de la vegetación en pie (→), *T_min* = Temperatura mínima, *T_max* = Temperatura máxima. 26

Figura 3.2 Biplot de los resultados del RDA realizado con los porcentajes de polen por mes registrados en las mieles de *Tetragonisca angustula*. Las muestras se representan por las fechas de colecta de cada muestra (●). Las flechas punteadas representan cada uno de los taxa registrados. Los colores de las flechas muestran la cobertura en la se registró cada taxón: Bosque flecha verde (⇢), Rastrojo flecha azul (⇢) y Pastos flecha roja (⇢). Los números que acompañan cada taxón indican la cobertura en la cual fue registrado así: *nombreTaxa*_1 (bosque) *nombreTaxa*_2 (rastrojo) y *nombreTaxa*_3 (pastos). Las flechas continuas de color negro (→) corresponden a la diversidad registrada en las mieles: *Equi* = Índice de Equidad de *Shannon* de las muestras de , *Dom* = Dominancia de *Simpson*, *Riqu* = Riqueza palinológica de las mieles. Las flechas continuas de color gris corresponden a las variables ambientales que incluyen la diversidad de la oferta floral de la vegetación en pie (→), *T_min* = Temperatura mínima, *T_max* = Temperatura máxima. 27

Figura 3.2 Diagrama de porcentaje de polen para *M. costaricensis*, en las coberturas en estudio en las coberturas en estudio a lo largo del periodo analizado (Febrero de 2018 - Abril de 2019). I) Bosque, II) Rastrojo, y III) Pasto..... 29

Figura 3.3 Diagrama de porcentajes de polen mensuales para *Tetragonisca angustula*, en las coberturas en estudio a lo largo del periodo analizado (Febrero de 2018 - Abril de 2019): I) Bosque, II) Rastrojo, y III) Pasto. 31
Figura 3.4 Análisis de *Cluster* por el método "*complete*", de los taxa registrados en las colmenas a lo largo del periodo muestreado separadas por cobertura y por especie de abeja. 32
Figura 3.5 Red de interacción de cada especie de abeja, en las tres coberturas. Al lado izquierdo de cada gráfica, se presenta las colmenas por especie de abeja localizada en las tres coberturas estudiadas (bosque, rastrojo y pasto). Al lado de derecho se presentan todas las taxa polínicas colectadas por las abejas durante los 14 meses de muestreo. Para la figura I, el porcentaje que acompaña dichas taxa, hace alusión la proporción del polen representados por cada especie vegetal del total de los registros polínicos de las mieles, durante todo el periodo de tiempo muestreado. Las figuras II y III, expresan la red de interacción, por especie de abeja en una cobertura en específico. Para estas dos figuras, los porcentajes expresan la proporción de polen, únicamente de la totalidad de palinomorfos, por especie de abeja y cobertura vegetal indicada..... 34
Figura 3.7 Biplot de los resultados del RDA para ***Melipona costaricensis*** realizado con las métricas del paisaje, con respecto a la riqueza, equidad de *Shannon* y dominancia de *Simpson*, registradas en las tres zonas de estudio. La zona A esta representa en círculo (●), Zona B en triángulos invertidos (✦) y Zona C en rombos (◆). Las cuatro distancias radiales en las cuales se analizaron las métricas del paisaje, con centro las colmenas, están representadas con las flechas punteadas de colores. En flecha azul (⇢)se representa las métricas del paisaje en radio de 2km, flecha café (⇢) radio de 1k, flecha roja (⇢) radio de 500m, fecha verde (⇢) radio de 250m. Las variables explicativas se presentan en flecha continua negra (⇢) y corresponde a los índices de diversidad alfa del registro polínico. A) *Melipona costaricensis*, B) *Tetragonisca angustula*. SHEI: *Shannon Evenness Index*, ENND_F: *Euclidean Nearest Neighbor Distance*, PROX: *Proximity Index*, PR: *Patch Richness*, CON_F: *CONNECT*. 38
Figura 3.8 Biplot de los resultados del RDA para ***Tetragonisca angustula***realizado con las métricas del paisaje, con respecto a la riqueza, equidad de *Shannon* y dominancia de *Simpson*, registradas en las tres zonas de estudio. La zona A esta representa en círculo (●), Zona B en triángulos invertidos (✦) y Zona C en rombos (◆). Las cuatro distancias radiales en las cuales se analizaron las métricas del paisaje, con centro las colmenas, están representadas con las flechas punteadas de colores. En flecha azul (⇢)se representa las métricas del paisaje en radio de 2km, flecha café (⇢) radio de 1k, flecha roja (⇢) radio de 500m, fecha verde (⇢) radio de 250m. Las variables explicativas se presentan en flecha continua negra (⇢) y corresponde a los índices de diversidad alfa del registro polínico. A) *Melipona costaricensis*, B) *Tetragonisca angustula*. SHEI: *Shannon Evenness Index*, ENND_F: *Euclidean Nearest Neighbor Distance*, PROX: *Proximity Index*, PR: *Patch Richness*, CON_F: *CONNECT*. 39
Figura 4.1 Porcentaje del total de muestras posibles de miel colectadas por especie por mes. La línea continua representa el porcentaje de muestras colectadas, como

indicador de la disponibilidad de miel para el muestreo, y la línea discontinua representa la precipitación mensual. I) *Melipona costaricensis*, II) *Tetragonisca* angustula. 45
Figura 7.1 Registro de fenología evidenciada durante el periodo muestreado. Gráfica de barras de porcentaje de presentación del índice de Fournier (1974) estandarizado por el número de individuos de cada taxa vegetal, por mes 58

Lista de tablas

Pág.

Tabla 3.1. Resultados de la prueba t de Student, para comparar la riqueza polínica registrada para las dos especies de abejas por cobertura 24

Tabla 3.2. Valores de los eigenvalues y coeficientes de regresión de las variables ambientales de los RDA realizados por especie de abeja 25

Tabla 3.3 Índices de propiedad de redes de interacción a nivel de especies de abejas por cobertura35

Tabla 3.4. Valores de los eigenvalues y coeficientes de los RDA de las métricas del paisaje, con respecto a la riqueza, equidad de *Shannon* y dominancia de *Simpson*, registradas en las tres zonas de estudio..... 37

Tabla 7.1 Taxa botánicas registradas en el análisis fenológico en las tres coberturas vegetales de la Zona A (San Carlos), con su respectivo hábito de crecimiento. 59

Tabla 7.2 Taxa botánicas registradas en el análisis melisopalinológico de las mieles muestreadas para las tres coberturas vegetales de la Zona A, con su respectivo habito de crecimiento. 61

1.INTRODUCCIÓN

Uno de los grandes problemas que actualmente se evidencia a nivel global, es la constante pérdida de biodiversidad como consecuencia de las altas tasas de deforestación, y cambios en el uso de la tierra y el cambio global (Foley et al., 2005; Bailey et al., 2010; Fahrig, 2010; Xiao et al., 2016), afectando a los ecosistemas tanto estructural como funcionalmente, y particularmente las interacciones entre diferentes organismos, en respuesta a la constante reducción de las áreas naturales (Valladares et al., 2012; Xiao et al., 2016). La fragmentación de los bosques, es sin duda, uno de los procesos que tiene mayor repercusión en la abundancia y riqueza de las especies (Winfree, 2010; Xiao et al., 2016). A pesar de esto, la respuesta de muchos organismos a los procesos de fragmentación de los habitats, no está completamente clara, a escala espacial ni temporal.

Una consecuencia clara de las perturbaciones antrópicas, es la reducción de las poblaciones de abejas, lo que ha generado grandes repercusiones tanto ambientales como socio-económicas en los últimos años (Brosi, 2009; Brown & Paxton, 2009). Esto se debe esencialmente a que aproximadamente el 87,5 % de las plantas con flores (Angiospermas) presentan una relación con diferentes animales, tanto insectos como vertebrados (mamíferos, aves, etc.) para su dispersión polínica y por ende para la polinización. Además, entre el 75 y 80 % de especies cultivables son polinizadas por abejas (Klein et al., 2007, 2018; Ollerton et al., 2011; Reyes-González, et al., 2016). Resaltando así, la polinización como un servicio ecosistémico clave, tanto para las plantas cultivadas como naturales (Rosso & Nates-Parra, 2005).

Los polinizadores, en particular las abejas de la tribu Meliponini o abejas sin aguijón, se destacan por su gran diversidad y abundancia en el Neotrópico, y por su papel fundamental en la polinización de las plantas (Smith-Pardo, 2007; Nates-Parra et al., 2008).

Las abejas sin aguijón, son consideradas bio-indicadores de conservación de los ecosistemas (Brown & Albrecht, 2001), debido a sus estrechas interacciones con las plantas, y a su alta sensibilidad a las perturbaciones, ya que se ven afectadas por la reducción de los recursos florales disponibles, y la restricción en su desplazamiento, en respuesta a la disminución de las coberturas boscosas (Ricketts, 2001; Volpe et al., 2016), aumentando así, los procesos de aislamiento de las poblaciones (Beismeijer & Slaa, 2007). Por otro lado, la tala selectiva de árboles de gran porte conlleva a que los lugares propicios para su nidificación sean cada vez más limitados (Slaa, 2003; Brosi et al., 2007), incrementando las presiones y la competencia entre poblaciones de abejas.

A pesar de su importancia, el efecto de la fragmentación y del cambio en la cobertura vegetal, sobre la dinámica de las abejas en la selección de los recursos y la competencia por los mismos, no se ha estudiado en detalle. Las principales aproximaciones con una perspectiva espacial, se han direccionado, hacia la variación de la diversidad de este grupo

de abejas en respuesta a procesos de intervención del hábitat (Brown & Albrecht, 2001; Zanette et al., 2005; Nates-Parra et al., 2008; Brosi, 2009; Meléndez et al., 2012; Nates-Parra & Rosso-Londoño, 2015; Xiao et al., 2016; et al., 2016; Gutiérrez-Chacón et al., 2018). Dichos estudios han abordado el problema de fragmentación de bosques en la zona Andina, analizando la estructura espacial de los ecosistemas, dentro de una matriz de paisaje, generalmente dominada por pastos, con presencia de parches de bosque y cultivos, como por ejemplo de café.

Colombia alberga una gran diversidad de abejas sin aguijón, con cerca de 120 especies, agrupadas en 14 géneros (Nates-Parra & Rosso-Londoño, 2015), de las cuales algunas de ellas cumplen un papel fundamental en la economía campesina, debido a su producción de miel, polen, cera y geopropóleo (Reyes-González et al., 2016; Chidi, 2017; Gemim & De Melo Silva, 2017), entre otros productos, sin olvidar, su papel fundamental en la polinización de las plantas (Smith-Pardo, 2007; Nates-Parra et al., 2008). Sin embargo, aún existe un gran desconocimiento de la respuesta de este tipo de abejas a impactos tales como procesos de fragmentación y cambio de las coberturas naturales y sus implicaciones, reflejadas en la plasticidad y variaciones del nicho trófico propios de estas abejas.

Es por esto, que, este estudio, tiene como objetivo principal, analizar la respuesta en la selección de los recursos florales, de dos especies de abejas sin aguijón, *Tetragonisca angustula* y *Melipona costaricensis*, frente a procesos de intervención antrópica y cambios en la cobertura vegetal, tanto en una escala temporal como espacial. Para ello se proponen tres objetivos específicos, los cuales radica en dicho análisis espacio – temporal. (1) analizar como el cambio de la cobertura vegetal y la variación en la oferta floral, afecta la selección de los recursos por parte de dos especies de abejas sin aguijón. (2) analizar la competencia por el nicho trófico, de dos especies de abejas sin aguijón, en repuesta a la disponibilidad de los recursos florales. (3) analizar el efecto de la dinámica espacial, reflejado en la fragmentación del paisaje, sobre la selección de los recursos florales de estas dos abejas Meliponini.

Las especies de abejas utilizadas en este estudio, se seleccionaron con base en sus diferencias en tamaño (distancia intertegular de 0,9 y 3,1 mm, para *Tetragonisca angustula* y *Melipona costaricensis*, respectivamente) (Teixeira & de Nitto, 2005; Lopes, 2017). Además, por las diferencias en las actividades de forrajeo, reflejadas tanto en sus rangos de vuelo, como en su grado de selección de recursos. A pesar, de que ambas especies son consideras generalistas en la selección de recursos florales, es claro que *Tetragonisca angustula*, es una especie más flexible en sus hábitos de nidificación, además un nicho trófico más amplio, en comparación a *Melipona costaricensis* (David, 2006; Morgado et al., 2011; Obregón, 2011; Vaner et al., 2015; F. Teixeira et al., 2016).

Se monitorean durante 15 meses colmenas (artificiales) de estas dos especies de abejas, localizadas en bosque premontano en los Andes Colombianos, en tres coberturas con grados de intervención antrópica contrastantes: bosques, rastrojos y pastizales. Además, mensualmente se analizaron las variables climáticas y la fenología floral de las especies de plantas para identificar patrones de estacionalidad en la disponibilidad de recursos para las

abejas. En la escala espacial se analizó la estructura del paisaje y la relación de la distancia de las colmenas instaladas a los parches de bosque.

Mediante un análisis melisopalinológico y de dinámica del paisaje, se buscó responder a tres preguntas, basadas en el objetivo del estudio: (1) ¿Cómo varia la preferencia estacional por los recursos florales de estas dos especies de abejas, en función de la intervención antrópica sobre la vegetación?, (2) ¿Difieren estas preferencias florales, entre las dos especies de abejas?, y (3) ¿Cuál es la relación de la fragmentación del paisaje, con la utilización de los recursos florales por *Tetragonisca angustula y Melipona costaricensis*, analizado desde la dinámica y composición espacial?

Postulamos como hipótesis, que la variación en la selección de los recursos florales por parte de estas abejas, se verá afectada por la disponibilidad estacional de los mismos y por el estado de intervención de cada cobertura vegetal. Se espera, que, en las épocas de menor precipitación, florezcan un mayor número de especies y conlleve a un incremento en la disponibilidad de recursos florales, reflejado en la riqueza de taxa seleccionada por las abejas. Esto en respuesta, a que las fases fenológicas de las plantas, son función de las fluctuaciones climáticas estacionales, afectando así, las actividades de forrajeo de las abejas (Aleixo et al., 2016). Además, se espera que ambientes con menor grado de perturbación, cuenten con una composición florística más diversa, expresada por un mayor número de recursos florales disponibles.

En cuanto a las diferencias en la selección de recursos entre las dos especies de abejas, estará direccionada con relación al grado de especialización y amplitud del nicho trófico de cada una de ellas. Por tanto, *Tetragonisca angustula*, al ser una especie catalogada como más generalista, contará con una mayor riqueza de taxa polínicas seleccionadas, en comparación con *Melipona costaricensis*, presentando así una repartición de los recursos disponibles.

Por último, respecto al efecto de la fragmentación, se postula que ambientes más fragmentados comprometan la selección de los recursos florales por parte de estas abejas. Siendo así, se espera que las zonas con menor conectividad entre fragmentos en una matriz más antropizada, evidencien una reducción en la diversidad de recursos seleccionados, debido a las limitaciones en el movimiento de las abejas entre parches. Además, se espera que se incremente esta diversidad en la selección de los recursos, en función de la presencia de parches de bosque, con un efecto de borde regulado por la relación entre el área interior (*core)* y la forma de estos parches, siendo mayor en parches que cuenten con mayor área de interior. Dichos efectos de la fragmentación, serían más evidentes a escala local, ya que las abejas responderían a la estructura del paisaje en la zona más próxima a las colmenas.

Con este estudio, se tendría así, una aproximación para entender la respuesta espacio-temporal, de estas especies de abejas, frente a los cambios en la composición de las coberturas vegetales y la selección de los recursos florales.

2. METODOLOGÍA

2.1 Área de estudio

Este estudio se realizó en coberturas de la Cordillera Central, Zona Andina Colombiana, correspondientes a la zona de vida de bosque muy húmedo premontano (bmh-PM) y bosque pluvial premontano (bp-PM), entre los 6,24 y 6,25° N y los 74,93 y 74,92° O. La precipitación media anual varía entre 4.200 y 4.500 mm, y presenta una temperatura promedio anual de 22,6°C (IDEAM, 2017). El ciclo anual es bimodal para los sitios de estudio. El primer pico máximo de precipitación se presenta entre abril y mayo y el segundo entre agosto y octubre.

La vegetación de la zona está conformada por un mosaico de parches remanentes de bosque denso y bosque abierto, además de diferentes parches de vegetación secundaria, en respuesta al aumento de la extracción maderera tradicional y al establecimiento de cultivos, generalmente de caña y plátano, y de pastizales para ganadería.

Con el fin de evaluar la influencia de la intervención antrópica presente en la zona de estudio, sobre la selección de los recursos florales de las abejas, se abarcaron tres zonas (A, B y C), conformadas por tres coberturas cada una, con grados de intervención antrópica contrastantes así: *i) bosques*, zonas más conservadas con vegetación arbórea típica, y poca intervención antrópica. *ii) rastrojos*, zonas que exponen procesos de sucesión asociados a intervenciones humanas previas. *iii) pastizal,* áreas con poca vegetación arbórea, asociada a actividades ganaderas o viviendas humanas, además de cultivos de subsistencia (Figura 2.1). los datos para el análisis temporal se obtuvieron de las colmenas, de las dos especies de abejas sin aguijón: *Tetragonisca angustula* y *Melipona costaricensis* y que estaban localizadas en la zona A.

Con la finalidad de analizar la variación en la respuesta de estas abejas a diversas dinámicas espaciales y de paisaje, en el análisis espacial se incluyeron las tres zonas (A, B, C). Para la zona A (San Carlos), se presenta una dinámica de intervención humana relacionada con ganadería extensiva y procesos de sucesión vegetal, en respuesta al abandono de tierras como consecuencia del conflicto armado, en la década de los 80. La zona B (limite San Carlos - San Rafael), se caracteriza por mayor influencia de cultivos agroforestales, además de zonas boscosas extensas asociadas al Distrito de Manejo Integrado Las Camelias. Por último, La zona C (San Rafael), presenta mayor extensión de cultivos agrícolas (caña, cítricos, plátano, entre otros), y cercanos a las viviendas. Esta última zona también presenta influencia del Embalse Hidroeléctrico de Playas, y de zonas protegidas por la Reserva Forestal Protectora Regional Playas.

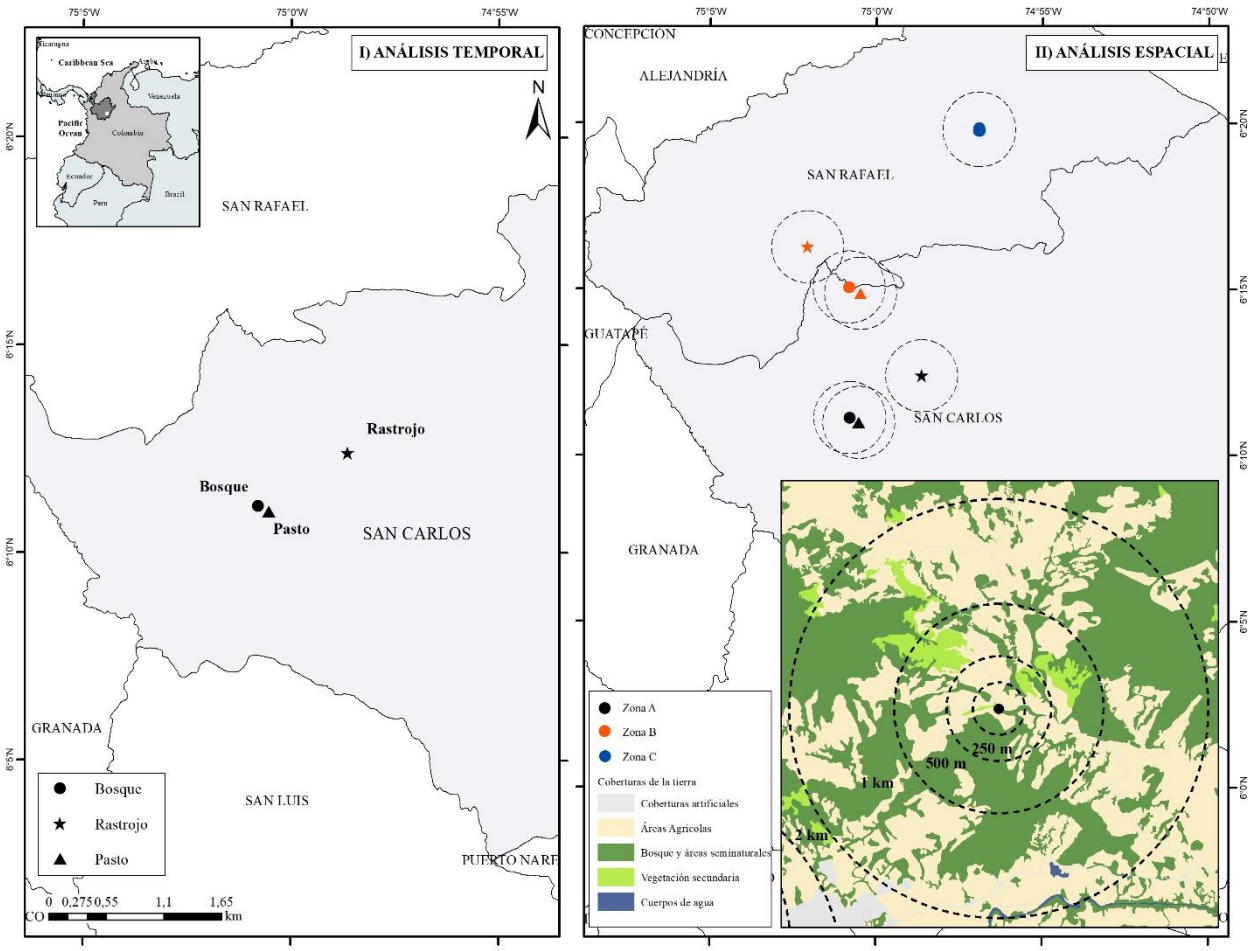


Figura 2.1 Localización del área de estudio. A la izquierda se presenta la localización de las colmenas vinculadas al monitoreo temporal. A la derecha, se expone las tres zonas seleccionadas para el análisis espacial, conjuntos con las distancias radiales a las colmenas empleadas.

2.2 VARIACIÓN TEMPORAL EN LA DISPONIBILIDAD DE RECURSOS

Los análisis estacionales de la variación en la selección de los recursos florales por parte de las abejas, se enfocaron únicamente en colmenas localizadas en la Zona *A* (San Carlos), tal y como se presenta en la Figura 2.1, izquierda.

2.2.1 Preferencia estacional de recursos florales

Se monitorearon durante 15 meses seis colmenas, por especie de abeja (2) por cobertura (3), para un total de 36 colmenas. Se colectaron mensualmente 10 ml de miel, de potes de operculados, localizados en las alzas superiores de las colmenas, evitando así, muestrear mieles almacenadas en periodos de tiempo anteriores. Cabe resaltar, que no se analizaron

los potes de polen, debido a que su presencia no fue constante durante los meses analizados.

En el laboratorio, las muestras fueron tratadas empleando los protocolos estándar para la extracción de granos de polen propuesto por Erdtman, (1986) y Faegri, & Iversen (1989). Sin embargo, debido a que en el proceso de acetolisis, se presentó la destrucción de los granos de polen de algunos taxa, como algunos ejemplares de las familias Melastomataceae y Fabaceae, entre otros, se realizó un ajuste a dichos protocolos. Se optó por someter las muestras de miel diluidas en una proporción de 1:3 (1 de miel: 3 de agua), al Baño María y luego se mezclaron con 10 ml de KOH al 10 %. Se realizó un conteo de 500 a 550 granos de polen por muestra (8 µl), empleando un microscopio de luz trasmitida, Olympus BH-2.

Para analizar la importancia de los recursos florales seleccionados, se realizó un diagrama de porcentajes de polen por especie de abeja y por cobertura vegetal, empleando el *Software* C2 1.7.7 (Juggins, 2007). Igualmente se graficaron la variación mensual de la riqueza de taxa, del índice de equidad de *Shannon-Wienner*, y del índice de dominancia de Simpson. Por último, se corrió una prueba de *t de Student*, para analizar si había diferencias entre la diversidad polínica encontrada entre coberturas.

Se realizó un análisis de redundancia (RDA), empleando el software CANOCO 4.5 (Ter Braak and Smilauer, 2002), con la finalidad de detectar la relación de la selección de los recursos florales por parte de cada especie de abeja con variables climáticas tales como precipitación, temperaturas extremas y humedad relativa. Además, empleando el método cuantitativo propuesto por Fournier (1974), se incluyó el registro del estado fenológico de las plantas en el análisis como indicador de la diversidad de la oferta floral. Este registro se hizo, en transectos de longitud entre 300 y 450 m por 8 metros de ancho, trazados radialmente para cada una de las colmenas y abarcando un área total de 1 ha.

2.2.2 Nicho de forrajeo

Se empleó el índice de similitud de *Jaccard*, ya que este además de comparar los sitios en base a presencia-ausencia de especies, no es sensible a los dobles ceros o ausencias en dos coberturas. Con dicho índice, se realizó un análisis de *cluster* del registro de polen de las taxa totalizado de todos los meses monitoreados, por medio del paquete *Vegan 2.5-5* de R (Oksanen et al., 2019), para analizar las diferencias en la composición de los recursos empleados por cada especie de abeja en las tres coberturas consideradas en este estudio. Con la finalidad de optar por el mejor método de agrupación, se usó la función *cophenetic*, del paquete *Stats version* 3.6.0 (R Core Team, 2019), además de realizar los diagramas de *Shepard* y estimar las distancias de *Gower*, para escoger el método de agrupación con menor distorsión de las distancias originales.

Por otro lado, para analizar la interacción entre las abejas y las especies vegetales, expresadas en el registro polínico, se emplearon dos métricas de propiedades de las redes de interacción, para analizar el grado de especialización de cada especie. En primer lugar,

el rango de recursos (*Resource range)*, que expresa la variabilidad en los recursos seleccionados, y presenta valores de 0 cuando se usan todas las especies, y 1 cuando solo se usa una especie (Alarcón et al., 2008). En segundo lugar, se calculó la especificidad (*Species specificity)*, que mide el grado de especialización de cada especie, y toma valores de 0 cuando la especificidad es baja y valores de 1, cuando es alta (Bluthgen et al., 2006). Todos los análisis fueron realizados empleando el paquete *Bipartite 2.13* de R (Dorman et al., 2019; Dorman et al. 2009). Estas relaciones se representan en una gráfica bipartita elaborada con el paquete *Bipartite D3 0.2.0* de R (Terry, 2019)

2.3 ANALISIS ESPACIAL

El análisis de fragmentación del paisaje, se desarrolló a partir de unidades concéntricas para cada una de las zonas de estudio (zonas A, B, y C Figura 2.1, derecha). Para analizar el efecto de la composición y estructura del paisaje a diferentes escalas espaciales se calcularon métricas de paisaje (Macgarigal & Marks 1994). Teniendo como centro las zonas de estudio, y a partir de las máximas distancias de vuelo reportadas para las especies de abejas en estudio (Araújo et al., 2004), se utilizaron cuatro distancias radiales: 2 km, 1 km, 500 m y 250 m, en las cuales de analizaron las métricas del paisaje con la finalidad de detectar la variación espacial en la disponibilidad de recursos. Además, se analizó la correlación espacial empleando el test de *Mantel*, entre riqueza (número de taxa), dominancia (índice de Simpson) y equidad polínica (índice de Shannon-Wienner), registradas en las colmenas monitoreadas en cada zona. Para ello se empleó el paquete *Vegan 2.5-5* de R (Jari et al., 2019).

En cada unidad de paisaje se mapearon las coberturas vegetales representada por las distancias radiales previamente mencionadas y definidas para las tres zonas de estudio, utilizando el software *ArgcGis* 10.5 (ESRI, 2016), empleando una imagen proveniente del sensor *SPOT 7*, con una resolución de 1.5 m. Para calcular las métricas de paisaje se empleó el software *Fragstats* 4.2.1 (McGarigal, et al. 2012). Se seleccionaron dos métricas a nivel de clase o tipo de cobertura: índice de proximidad (*Proximity Index)* y distancia euclidiana al vecino más cercano (*Euclidean Nearest Neighbor Distance)*, estimados para las coberturas boscosas, obteniendo así una medida del grado de agrupación y del aislamiento entre parches boscosos, respectivamente, para cada unidad de paisaje analizada. A nivel de paisaje, las métricas calculadas, fueron: Riqueza de parches (*Patch Richness*,) índice de equidad de *Shannon* (*Evenness Index)* y conectividad (*CONNECT)*, con el fin de evaluar la variabilidad en la composición, dominancia y conectividad entre los parches de bosque.

Se realizó un análisis de redundancia (*RDA)*, para analizar la relación entre las diferentes métricas del paisaje, y la fragmentación, con respecto a la riqueza, equidad de *Shannon* y dominancia de *Simpson*, registradas en los análisis melisopalinológicos, desarrollados en las tres zonas de estudio.

3. RESULTADOS

3.1 Respuesta temporal de las especies de abejas a grados de intervención contrastantes

A lo largo del periodo muestreado, ambas especies de abejas, registraron una mayor riqueza acumulada de tipos polínicos en la cobertura de rastrojo, con 33 y 40 tipos, para *Melipona costaricensis* y *Tetragonisca angustula*, respectivamente. En relación al total de muestras de miel colectadas y analizadas, en total se obtuvieron 122 muestras de miel para la primera especie y 202 muestras para segunda especie de abeja, lo que corresponde a un 45 y 75 %, de las muestras respectivamente. Esta disponibilidad se asoció al recurso presente en la colmena según la estación climática.

Específicamente, el análisis de *t student* para *Melipona costaricensis*, no presentó diferencias significativas entre coberturas, con respecto a la riqueza, equidad y dominancia de taxa vegetales visitadas, lo cual se refleja en alta similitud en los atributos de la composición florística (riqueza, equidad y dominancia) de las muestras entre las coberturas monitoreadas. Los tipos polínicos representantes de las familias Melastomataceae, Sapindaceae, y Peraceae, entre otras, fueron los más comunes para esta especie. Para el caso de *Tetragonisca angustula*, se presentaron únicamente diferencias significativas entre la riqueza de tipos polínicos de las colmenas ubicadas en pastos y las del rastrojo (*p-value* = 0,0118). Sin embargo, no se registraron diferencias entre los tipos de coberturas para la equidad y la dominancia.

Al realizar las comparaciones de los tipos polínicos registrados entre las dos especies de abejas, se obtuvieron diferencias estadísticamente significativas (95%) entre la mayor riqueza presentada para *Tetragonisca angustula*, con relación a la de *Melipona costaricensis*, para las colmenas ubicadas en las coberturas de bosque y rastrojo, como se muestra en la Tabla 3.1.

Tabla 3.1. Resultados de la prueba t de Student, para comparar la riqueza polínica registrada para las dos especies de abejas por cobertura

	Test de *Student t* (p-value)		
	M. costaricensis **Riqueza Bosque**	***M. costaricensis*** **Riqueza Rastrojo**	***M. costaricensis*** **Riqueza Pastos**
T. angustula **Riqueza Bosque**	0,0041	0,1384*	0,046
T. angustula **Riqueza Rastrojo**	3,26E-02	0,0059	0,0009
T. angustula **Riqueza Pastos**	0,0619*	0,8431*	0,4562*

*no presentó diferencias significativas con un nivel de confianza del 95 %

3.2 Variación estacional de las preferencias florales

Melipona costaricensis, presentó una clara variación temporal en los recursos seleccionados, direccionada principalmente por la estacionalidad de la precipitación y la disponibilidad floral de la vegetación en pie. Esta variación está representada por un recambio de taxa en los porcentajes de polen registrados entre los meses secos y los húmedos.

En el Análisis de Redundancia (RDA) presentado en la Figura 3.1, se aprecia la variación en los meses y en los recursos florales seleccionados. Los dos primeros ejes del RDA (ver también Tabla 3.2), explicaron el 72 % de la varianza de los porcentajes de polen de las especies seleccionadas por esta especie de abeja, con Eigenvalues de 0,178 y 0,124 para el primer y segundo eje, respectivamente. El primer eje muestra un gradiente de precipitación, que disminuye de izquierda a derecha. El cuadrante superior derecho y el inferior derecho, agrupan los meses con menor precipitación (enero y febrero), y los meses posteriores al periodo más húmedo del año (marzo, abril y mayo). En los meses más secos, se evidenció la mayor diversidad floral registrada de la vegetación en pie, reflejada en una alta riqueza polínica. En el mes de mayo, se presentó la mayor dominancia, representada en una alta preferencia por *Miconia minutiflora*.

La alta dominancia de especies del género *Miconia* principalmente de *Miconia minutiflora* entre las especies seleccionadas por las abejas, se evidenció durante todo el periodo analizado (febrero 2018 - abril 2019), con un pico máximo en los meses de mayo y junio, que corresponden al segundo periodo de menor precipitación del año (Figura 3.3), durante el cual también se registró la mayor riqueza polínica en las mieles de las tres coberturas en estudio.

Tabla 3.2. Valores de los eigenvalues y coeficientes de regresión de las variables ambientales de los RDA realizados por especie de abeja

Melipona costaricensis					***Tetragonisca angustula***				
	Eje 1	**Eje 2**	**Eje 3**	**Eje 4**		**Eje 1**	**Eje 2**	**Eje 3**	**Eje 4**
Eigenvalues	0,178	0,124	0,068	0,036	**Eigenvalues**	0,177	0,088	0,068	0,032
Correlación taxa - variables	0,949	0,794	0,775	0,624	**Correlación taxa - variables**	0,614	0,935	0,803	0,686
Porcentaje acumulado de varianza					**Porcentaje acumulado de varianza**				
De las taxa	17,8	30,2	37,0	40,6	**De las taxa**	17,7	26,5	33,3	36,4
Relación taxa - variables	42,6	72,2	88,4	97,0	**Relación taxa - variables**	45,5	68,1	85,6	93,7
Coeficiente de regresión de las variables ambientales estandarizadas									
Variable	**Eje 1**	**Eje 2**	**Eje 3**	**Eje 4**	**Variable**	**Eje 1**	**Eje 2**	**Eje 3**	**Eje 4**
Eigenvalues	0,178	0,124	0,068	0,036	**Eigenvalues**	0,1769	0,0879	0,0678	0,0315
Humedad relativa	0,372	-0,647	0,642	-0,631	Humedad relativa	0,505	0,343	1,447	0,994
Temperatura mínima	1,100	0,391	-1,601	0,159	Temperatura mínima	-0,306	0,047	0,235	-1,718
Temperatura máxima	0,500	1,427	-0,996	1,377	Temperatura máxima	0,306	-0,919	-1,322	-1,715
Precipitación	-0,030	0,244	-1,363	-0,437	Precipitación	-0,024	1,103	0,109	-0,665
Diversidad de la oferta floral	-0,063	0,389	-0,168	-1,138	Diversidad de la oferta floral	0,127	0,879	0,205	-0,471

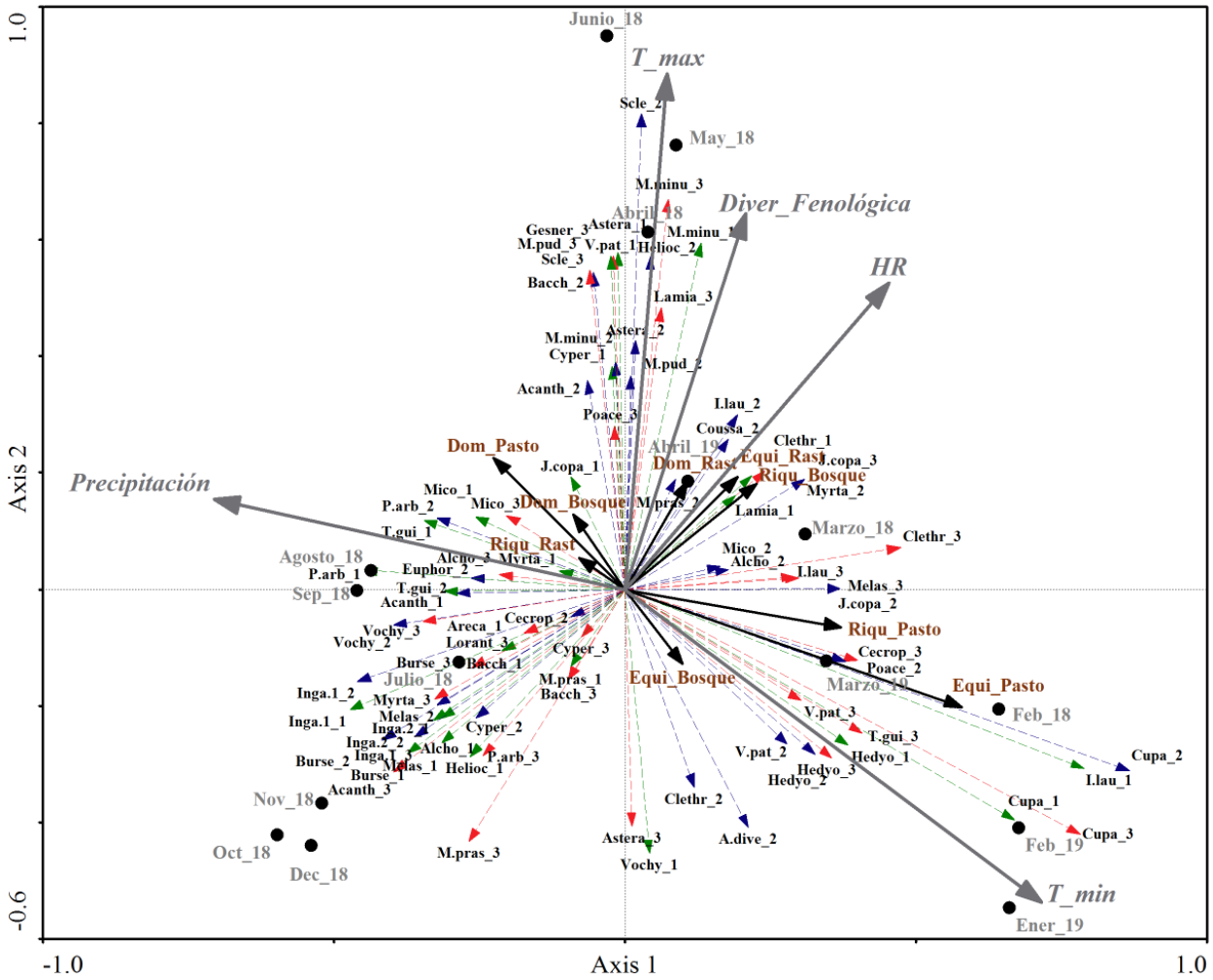


Figura 3.1 Biplot de los resultados del RDA realizado con los porcentajes de polen por mes registrados en las mieles de *Melipona costaricensis*. Las muestras se representan por las fechas de colecta de cada muestra (●). Las flechas punteadas representan cada uno de los taxa registrados. Los colores de las flechas muestran la cobertura en la se registró cada taxón: Bosque flecha verde (→), Rastrojo flecha azul (→) y Pastos flecha roja (→). Los números que acompañan cada taxón indican la cobertura en la cual fue registrado así: *nombreTaxa*_1 (bosque) *nombreTaxa*_2 (rastrojo) y *nombreTaxa*_3 (pastos). Las flechas continuas de color negro (→) corresponden a la diversidad registrada en las mieles: *Equi* = Índice de Equidad de *Shannon* de las muestras de , *Dom* = Dominancia de *Simpson*, *Riqu* = Riqueza palinológica de las mieles. Las flechas continuas de color gris corresponden a las variables ambientales que incluyen la diversidad de la oferta floral de la vegetación en pie (→), *T_min* = Temperatura mínima, *T_max* = Temperatura máxima.

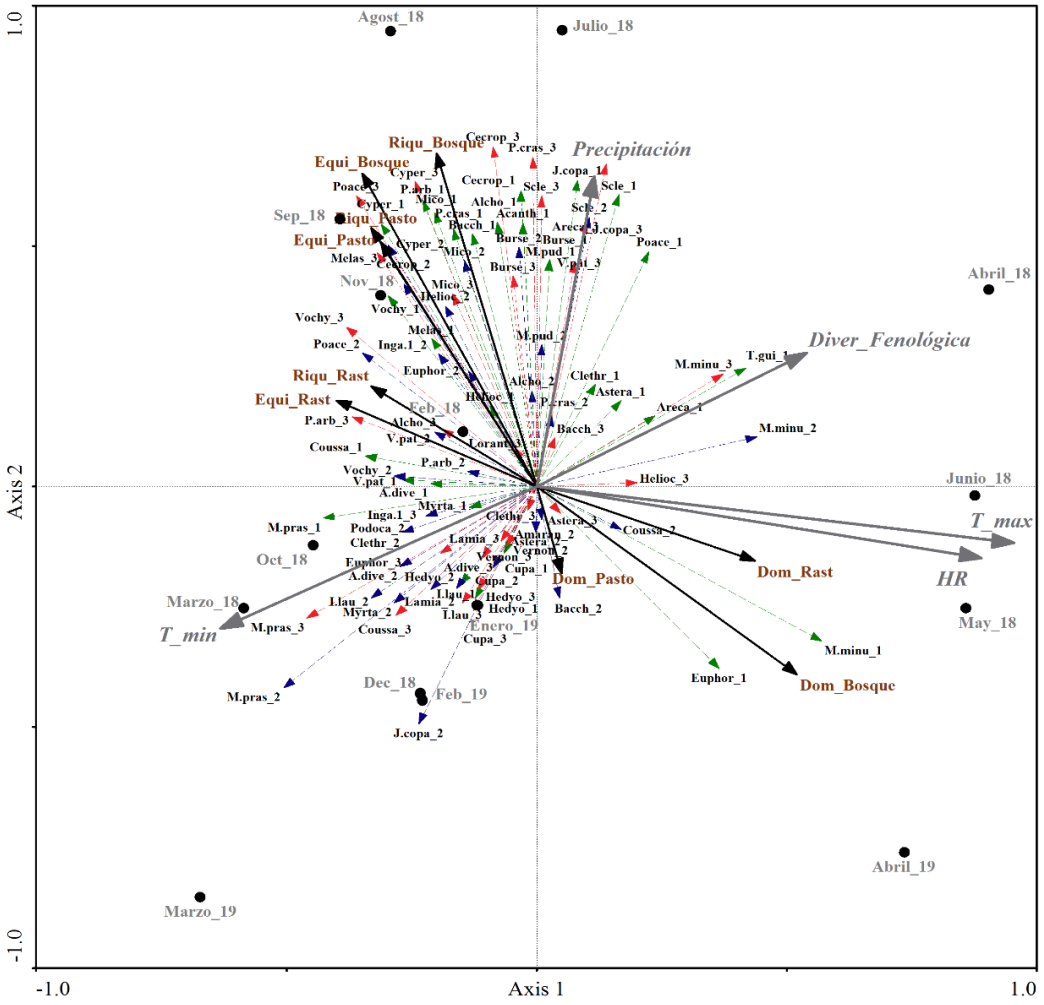


Figura 3.2 Biplot de los resultados del RDA realizado con los porcentajes de polen por mes registrados en las mieles de *Tetragonisca angustula*. Las muestras se representan por las fechas de colecta de cada muestra (●). Las flechas punteadas representan cada uno de los taxa registrados. Los colores de las flechas muestran la cobertura en la se registró cada taxón: Bosque flecha verde (→), Rastrojo flecha azul (→) y Pastos flecha roja (→). Los números que acompañan cada taxón indican la cobertura en la cual fue registrado así: *nombreTaxa*_1 (bosque) *nombreTaxa*_2 (rastrojo) y *nombreTaxa*_3 (pastos). Las flechas continuas de color negro (→) corresponden a la diversidad registrada en las mieles: *Equi* = Índice de Equidad de *Shannon* de las muestras de , *Dom* = Dominancia de *Simpson*, *Riqu* = Riqueza palinológica de las mieles. Las flechas continuas de color gris corresponden a las variables ambientales que incluyen la diversidad de la oferta floral de la vegetación en pie (→), *T_min* = Temperatura mínima, *T_max* = Temperatura máxima.

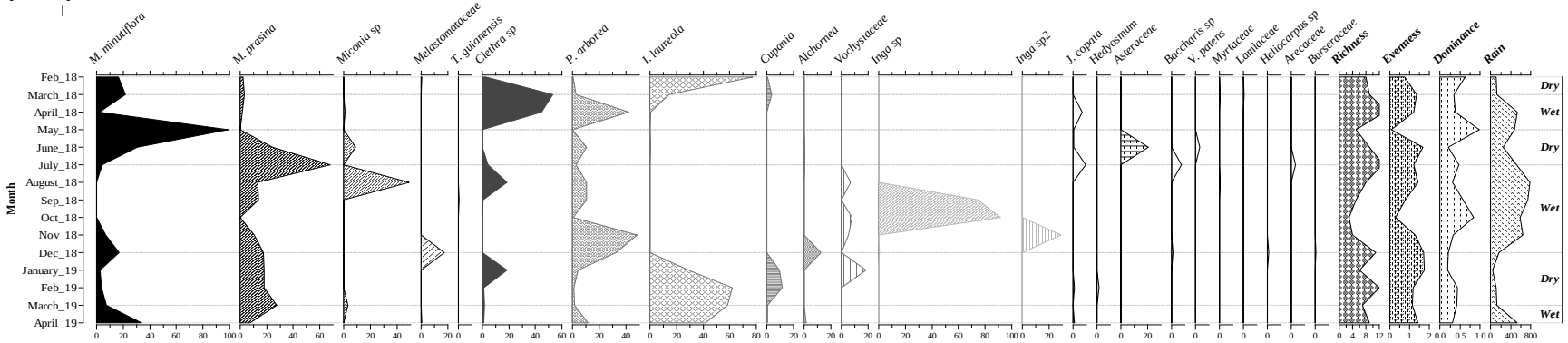
Además de la alta representación de *Miconia minutiflora*, en el cuadrante superior derecho del RDA (Figura 3.1), al igual que en el diagrama porcentajes de polen (Figura 3.3), *Ilex laureola*, fue altamente seleccionada por parte de *Melipona costaricensis*, con valores entre el 60 y 80 % del registro de polen, principalmente en la cobertura boscosa y entre los meses de enero a marzo, que corresponde a la primera época seca del año. Además, durante este periodo son importantes los registros *Clethra* sp. (50 %) y *Jacaranda copaia* ((Aubl.) D. Don, 1823) (10 %). En las coberturas de rastrojo y pastos, además del polen de varias especies de *Miconia*, se registraron taxa, tales como *Cupania* (entre 40 y 60%), *Alchornea* (20%), Asteraceae (20%) y *Hedyosmum* sp. (10%), tal como se evidencia en el cuadrante inferior derecho del RDA (Figura 3.1 A). La importancia de estas plantas también se ve expresada en la Figura 3.3 donde se resalta la selección de estos, durante los meses de febrero a marzo, tanto en el año 2018 como en el 2019.

Entre agosto y noviembre (época de mayor precipitación), se registró una menor diversidad de recursos florales y en consecuencia una menor riqueza, y mayor dominancia de ciertos tipos polínicas, cuando se comparó con los periodos más secos y para todas las tres coberturas. Especies como *Clethra* sp. y *Pera arborea* fueron abundantes en los periodos de mayor precipitación, con porcentajes de 40 y 50%, respectivamente. Además, los porcentajes de polen del género *Inga*, y de las familias Vochysiaceae y Burseraceae, únicamente presentaron un pico de alta representatividad, en el segundo periodo con alta precipitación (agosto a septiembre).

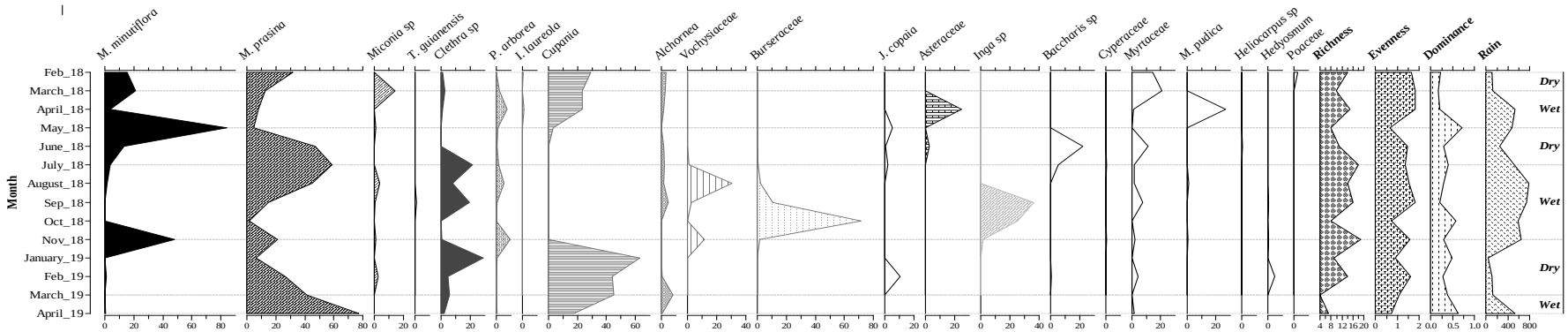
Estos resultados y los presentados en la gráfica de porcentaje de polen (Figura 3.3), muestran el uso constante, durante todo el periodo de este trabajo de recursos pertenecientes a la familia Melastomataceae. Sin embargo, es de resaltar una tendencia generalizada que se presenta para *Melipona costaricensis*, durante los periodos húmedos, (entre agosto y noviembre), donde se presentó un recambio de *Miconia minutiflora* por *Miconia prasina*, con porcentajes mayores al 60%.

Por otro lado, los meses catalogados como periodos de transición entre los dos principales picos de menor (marzo, abril) y mayor precipitación (diciembre), se caracterizan por la presencia de otros tipos polinicos de la familia Melastomataceae, diferentes a los típicos de *Miconia minutiflora*, y de algunas especies de las familias Asteraceae y Myrtaceae.

I)Bosque



II) Rastrojo



III) Pasto

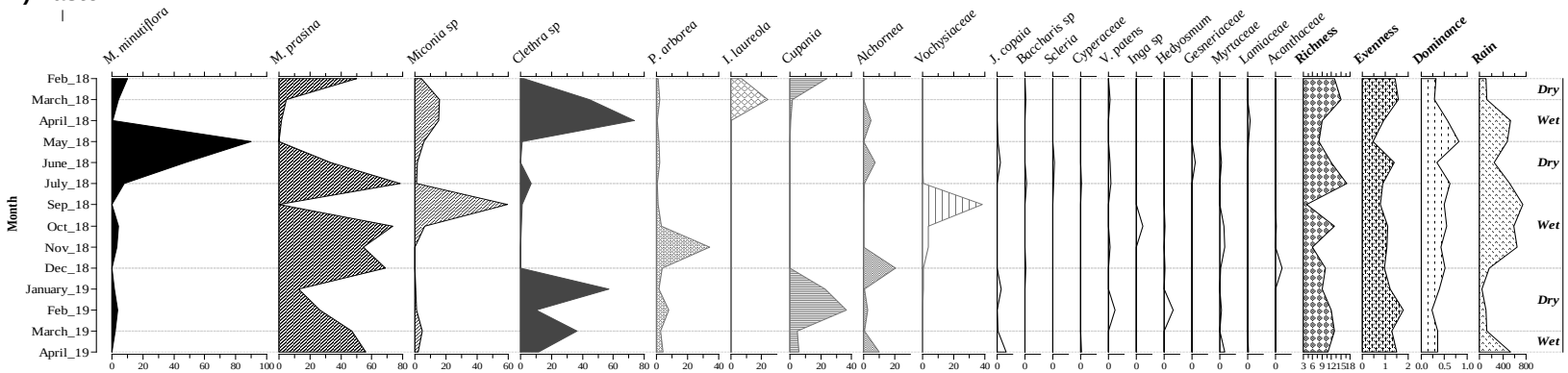


Figura 3.3 Diagrama de porcentaje de polen para *M. costaricensis*, en las coberturas en estudio en las coberturas en estudio a lo largo del periodo analizado (Febrero de 2018 - Abril de 2019). I) Bosque, II) Rastrojo, y III) Pasto

Al igual que en *Melipona costaricensis*, *Tetragonisca angustula*, (Figura 3.2), también presentó una tendencia de variación temporal en la selección de los recursos florares. Los primeros dos ejes del RDA (Figura 3.2), explicaron el 66 %, de la varianza de los porcentajes de polen de taxa vegetales seleccionadas por esta especie. Con Eigen values de 0,490 y 0,172 para el primer y segundo eje, respectiva. Se resalta, el papel de las temperaturas extremas, reflejadas en el primer eje (que se reducen de derecha a izquierda) y de la precipitación en el segundo eje.

En el diagrama de porcentajes de polen presentes en las mieles de *Tetragonisca angustula* (Figura 3.4) se evidencia en las colmenas de las tres coberturas, una mayor preferencia por especies de la familia Melastomataceae, en especial de *Miconia minutiflora*, siendo un recurso empleado de forma recurrente a lo largo del periodo muestreado, con porcentajes máximos superiores al 70% en la segunda época seca del año (mayo y junio, en el cuadrante superior e inferior derecho del RDA). Esta dominancia se observó en el conteo polínico de mieles de las tres coberturas, con los mayores valores del índice de *Simpson* (entre 0,8 y 0,9), en respuesta a un pico de floración de *Miconia minutiflora*. Respuesta similar a la evidenciada para *Melipona costaricensis*, durante este mismo periodo de tiempo y pico de floración.

También es de resaltar, que *Miconia prasina* se presentó como un recurso alterno a *Miconia minutiflora*, principalmente durante los meses de transición entre el período seco y el húmedo (marzo, abril, diciembre), cuando se registraron los menores valores de las temperaturas mínimas, alcanzando valores superiores al 80% de representatividad polínica, en las tres coberturas. Esto se puede apreciar en el cuadrante inferior izquierdo del RDA, en el cual, también se resalta la selección de taxa como *Ilex laureola* y *Clethra* sp., además de la presencia del género *Cupania*.

En general se evidenció, una mayor dominancia en los meses más secos (febrero, mayo y junio), en respuesta a la alta selección de especies de la familia Melastomataceae, a pesar de la alta oferta floral. Por otro lado, en los meses más húmedos (agosto, septiembre y noviembre), se presentó mayor riqueza de taxa en los recursos empleados, incluyendo la selección de grupos de plantas diferentes a los empleados en otras épocas del año, tales como Vochysiaceae y Busereaceae, Cyperaceae, Poaceae y Asteraceae.

Este comportamiento se evidencia en la Figura 3.4, en donde se ve claramente que durante este periodo más húmedo (agosto, septiembre y noviembre), se reduce la presencia polínica de la familia Melastomataceae, y se presenta un recambio hacia especies de porte herbáceo y arbustivo. Además, se encontró la especie arbórea *Pera arborea*, con porcentajes de presencia superiores al 50%, principalmente para las coberturas de bosque y pastos.

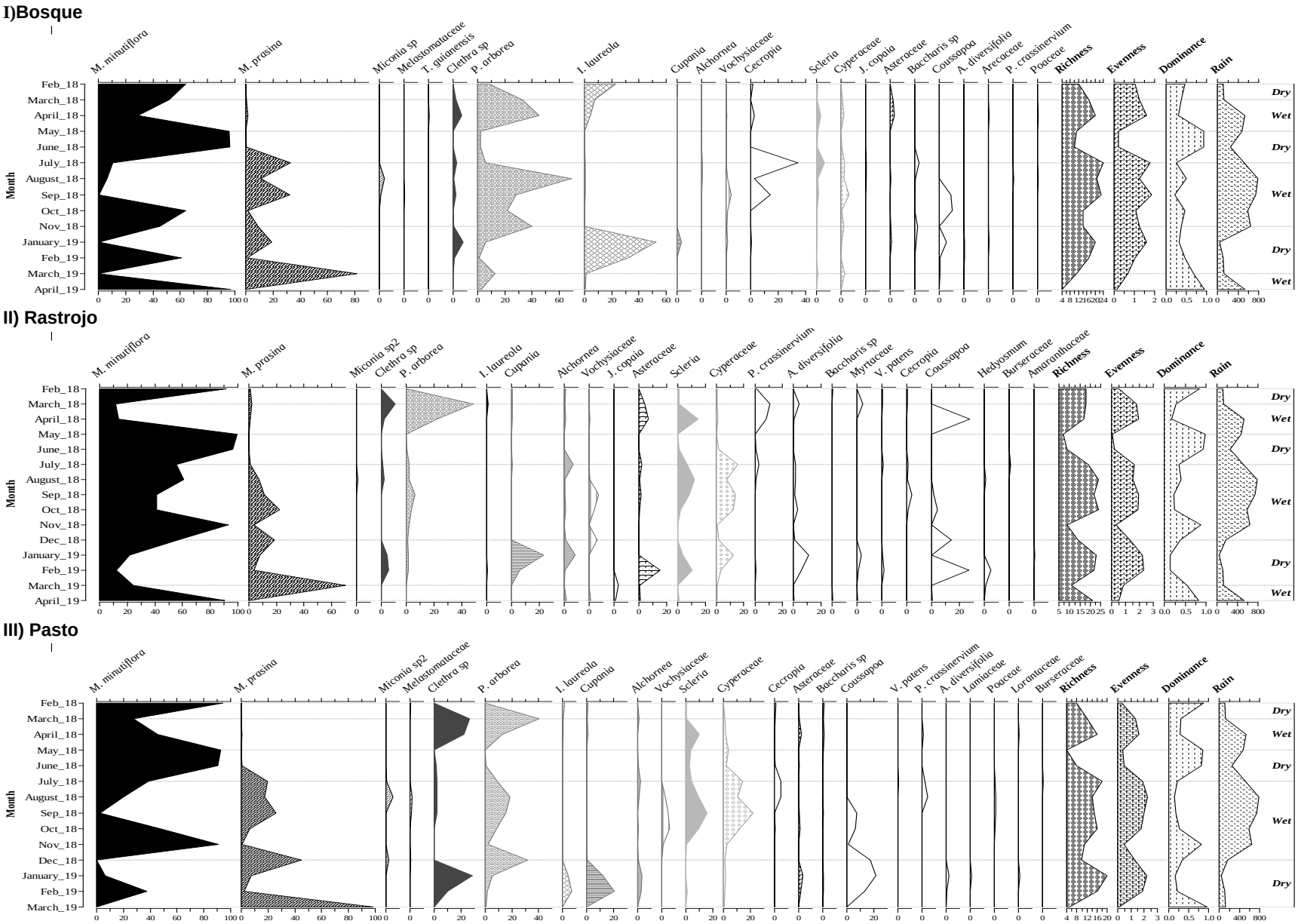


Figura 3.4 Diagrama de porcentajes de polen mensuales para *Tetragonisca angustula*, en las coberturas en estudio a lo largo del periodo analizado (Febrero de 2018 - Abril de 2019): I) Bosque, II) Rastrojo, y III) Pasto.

3.3 Solapamiento de nichos de forrajeo

El análisis de *cluster* con los datos de los taxa registrados en la miel a lo largo de este trabajo, y sin separación de los valores mensuales, mostró que empleando el método *Complete y* el índice de disimilitud de *Jaccard,* se obtenía la agrupación que mejor discriminaba los datos, con la menor distorsión de la matriz de las distancias originales. Se obtuvieron dos agrupamientos principales; uno que muestra las diferencias entre las dos especies de abejas, y el otro que muestra las diferencias entre las coberturas vegetales (Figura 3.5).

Aparte de estos dos grupos, se presenta una tendencia diferencial para cada tipo de abeja. Para el caso de *Melipona costaricensis*, la cobertura de bosque se diferenció en mayor medida de las otras dos coberturas, en respuesta a que los taxa seleccionados en el bosque correspondían principalmente a individuos de porte arbóreo, y para el caso de las otras dos coberturas se evidenció, además de especies con este hábito, el registro de polen de taxa de hábito arbustivo, en menor proporción. Sin embargo, cabe resaltar que los valores de disimilitud de *Jaccard* entre las tres coberturas, fueron relativamente bajos (valores de todas las comparaciones fluctuaron entre 0,37 y 0,43), lo cual se ve representado en menores distancias entre las coberturas en este *Cluster*. Se resalta una tendencia en la selección de los recursos florales por parte de *Melipona costaricensis,* direccionada a especies principalmente arbóreas, y presentes en la cobertura boscosa (en la Tabla 7.1 del anexo, se registran los hábitos de las especies y la cobertura en la que se registraron).

Por otro lado, el agrupamiento de los taxa seleccionados por *Tetragonisca angustula*, mostró un comportamiento diferente. Se evidenció una menor disimilitud de especies entre las colmenas de las coberturas de bosque y pastos, en respuesta a la cercanía entre dichos lugares, con respecto a la cobertura de rastrojo, que, presentó una mayor diversidad en los recursos florales seleccionados. Sin embargo, al igual que en *Melipona costaricensis*, los valores de disimilitud, entre las tres coberturas son relativamente bajos (cercanos a *Jaccard* = 0,49).

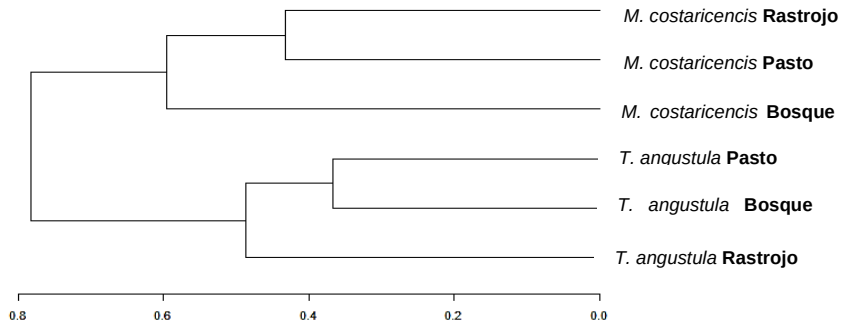
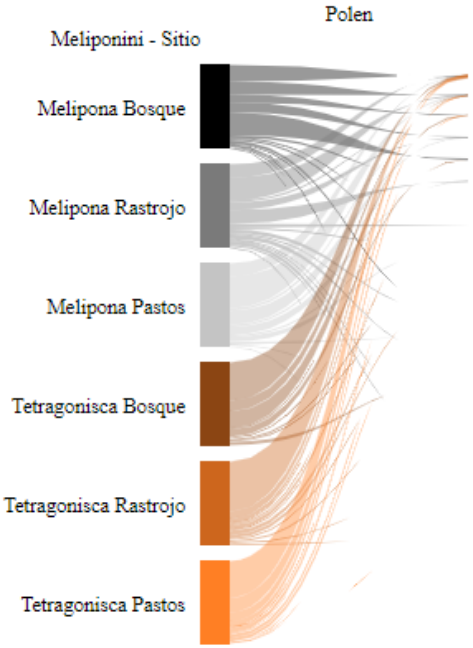


Figura 3.5 Análisis de *Cluster* por el método "*complete*", de los taxa registrados en las colmenas a lo largo del periodo muestreado separadas por cobertura y por especie de abeja.

La red de interacción de cada especie de abeja, con las especies de plantas en las tres coberturas registradas en la miel, se presenta en un gráfico interactivo de las redes de interacción (Figura 3.6), disponible para descarga en: (***https://drive.google.com/open?id=1IiO8QETC8IFCAbe6KTBnqlwzdnVwF7fT***). Cabe resaltar la alta preferencia por *Miconia minutiflora*, que se expresa no solo como un recurso constante empleado por las abejas, si no, que abarcó el 33,29 % del total de registro polínico en las mieles de las dos especies de abejas durante todo el periodo de muestreo. Esta preferencia por *Miconia minutiflora*, fue más marcada para *Tetragonisca angustula*, como se puede apreciar en la Figura 3.6, III, ya que presentó porcentajes de polen mayores al 20 % para las colmenas localizadas en las tres coberturas vegetales. Otras especies como *Miconia prasina* (19,61 %), *Pera arborea* (8,38 %), *Clethra* sp. (7,73 %) e *Ilex laureola* (6,51 %), presentaron igualmente, una alta preferencia por parte de las abejas a lo largo de los meses muestreados, principalmente por parte de *Melipona costaricensis* (Figura 3.6, II).

A pesar de la similitud en los taxa florales utilizados por ambas especies de abejas, se registran también diferencias, que evidencian una clara diversificación del nicho de cada una de ellas en cuanto a los recursos utilizados para la producción de miel: *Tetragonisca angustula*, presentó una mayor amplitud de recursos seleccionados (mayor número de taxa), en comparación con *Melipona costaricensis* a lo largo del periodo muestreado (Figura 3.6, III). Dicha variación resalta la utilización por parte de *Tetragonisca angustula* de polen de especies de plantas catalogadas generalmente como anemófilas, tal y como, *Coussapoa* sp. y *Scleria* sp. Además, de plantas de otros tipos de hábitos de crecimientos, incluyendo algunas herbáceas, como; *Piper crassinervium*, y otros ejemplares de las familias Cyperaceae y Urticaceae. Siendo así, un complemento en la dieta de esta especie de abeja, principalmente en épocas de escaza floración. Estas especies no fueron encontradas, o no contaron con una representación significativa en los porcentajes de polen (<1%), para el caso de *Melipona costaricensis*, tal y como se puede observar en la Figura 3.6.

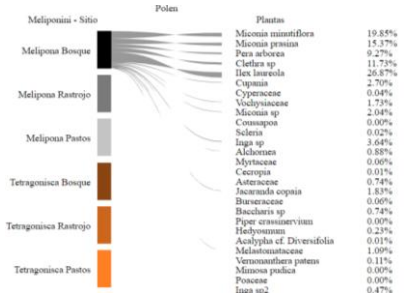
I) Red de interacción



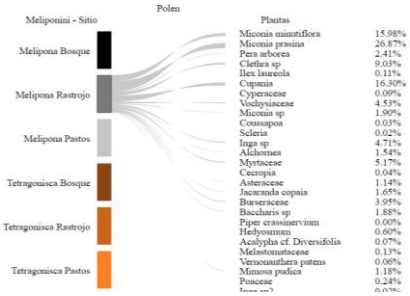
Plantas	
Miconia minutiflora	33.29%
Miconia prasina	19.61%
Pera arborea	8.38%
Clethra sp	7.73%
Ilex laureola	6.51%
Cupania	5.44%
Cyperaceae	1.99%
Vochysiaceae	1.82%
Miconia sp	1.80%
Coussapoa	1.75%
Scleria	1.65%
Inga sp	1.45%
Alchornea	1.21%
Myrtaceae	1.06%
Cecropia	0.94%
Asteraceae	0.86%
Jacaranda copaia	0.80%
Burseraceae	0.70%
Baccharis sp	0.61%
Piper crassinervium	0.34%
Hedyosmum	0.34%
Acalypha cf. Diversifolia	0.33%
Melastomataceae	0.27%
Vernonanthera patens	0.24%
Mimosa pudica	0.22%
Poaceae	0.16%
Inga sp2	0.08%
Arecaceae	0.07%
Acanthaceae	0.05%
Tococa guianensis	0.05%
Gesneriaceae	0.04%
Lamiaceae	0.04%
Podocarpus	0.03%
Lorantaceae	0.03%
Heliocarpus sp	0.03%
Euphorbiaceae	0.03%
Palynomorphs 1	0.01%
Croton	0.01%
Amaranthaceae	0.01%
Vernona	0.01%
Palynomorphs 4	0.00%
Palynomorphs 2	0.00%
Palynomorphs 3	0.00%

II) *Melipona costaricensis*

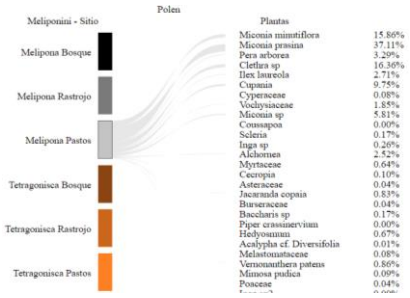
Bosque



Rastrojo

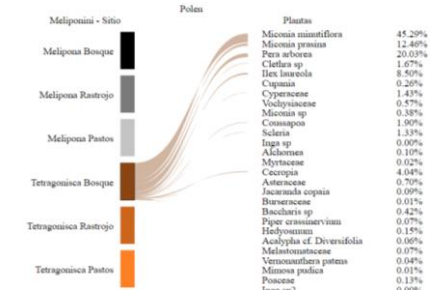


Pasto

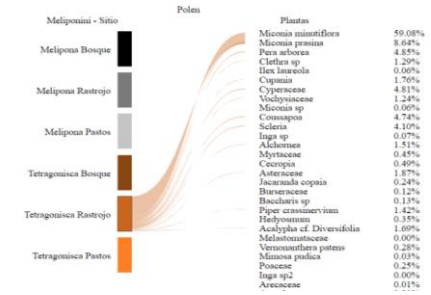


III) *Tetragonisca angustula*

Bosque



Rastrojo



Pasto

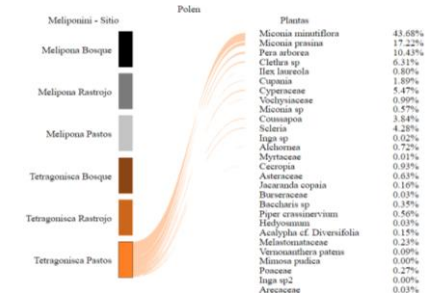


Figura 3.6 Red de interacción de cada especie de abeja, en las tres coberturas. Al lado izquierdo de cada gráfica, se presenta las colmenas por especie de abeja localizada en las tres coberturas estudiadas (bosque, rastrojo y pasto). Al lado de derecho se presentan todas las taxa polínicas colectadas por las abejas durante los 14 meses de muestreo. Para la figura I, el porcentaje que acompaña dichas taxa, hace alusión la proporción del polen representados por cada especie vegetal del total de los registros polínicos de las mieles, durante todo el periodo de tiempo muestreado. Las figuras II y III, expresan la red de interacción, por especie de abeja en una cobertura en específico. Para estas dos figuras, los porcentajes expresan la proporción de polen, únicamente de la totalidad de palinomorfos, por especie de abeja y cobertura vegetal indicada

A pesar de estas variaciones en las preferencias florales entre especies de abejas, ambas presentaron mayor preferencia por especies de hábito arbóreo registradas en los ambientes más conservados (bosques), como se aprecia en la Figura 3.6. Este comportamiento y las diferencias en la selección de los recursos se observan en los resultados presentados en la Tabla 3.3.

Tabla 3.3 Índices de propiedad de redes de interacción a nivel de especies de abejas por cobertura

	Índice de especificidad ***(Species specificity Index)***	***(Rango de recursos)*** ***Resource range Index***
***M. costaricensis* Bosque**	0,1072	0,3333
***M. costaricensis* Rastrojo**	0,0960	0,2857
***M. costaricensis* Pasto**	0,0849	0,2381
***T. angustula* Bosque**	0,0560	0,1190
***T. angustula* Rastrojo**	0,0738	0,1904
***T. angustula* Pasto**	0,0423	0,0715

La mayor especificidad en los recursos seleccionados (Tabla 3.3), expresada en valores más altos del índice de especificidad (*Species Specificity)*, se registró para *Melipona costaricensis*, con valores entre 0,08 y 0,10, con su mayor valor en la cobertura de bosque (0,1072). En comparación con los de *Tetragonisca angustula*, la cual presentó valores de este índice entre 0,04 y 0,07. Esta misma tendencia, se presentó en el índice de rango de recursos (*Resource Range)*, en donde los valores menores los presentó *Tetragonisca angustula*, con valores entre 0,07 y 0,19), sugiriendo una mayor amplitud del nicho trófico o mayor grado de generalismo en los recursos seleccionados, de esta especie en comparación con *Melipona costaricensis*. Dichos patrones en la selección de los recursos, se representan igualmente, en las Figura 3.3, Figura 3.4 y Figura 3.6, en las cuales se expone una mayor riqueza de taxa polínicas seleccionadas por parte de *Tetragonisca angustula,* mostrando ser una especie de abeja menos selectiva, en comparación a *Melipona costaricensis*.

3.4 Análisis espacial: Fragmentación del paisaje y diversidad melisopalinológica

No se registró correlación espacial significativa, según el test de *Mantel*, a nivel de riqueza, dominancia o equidad polínica, entre las colmenas en las tres zonas incluidas en el análisis espacial, con un alfa de 0,05. Por otro lado, del análisis de las métricas de la estructura del paisaje, y teniendo en cuenta los resultados del RDA presentado en la Figura 3.7, se obtuvo un gradiente de fragmentación, el cual es evidenciado para las dos especies de abejas de este estudio.

Siendo así, la zona A (San Carlos), expone una dinámica de fragmentación mayor, con mayor número de parches de bosque, pero con un nivel de interconexión entre ellos menor. Además de contar con una matriz dominante de pasto, comprometiendo el movimiento entre los bosques. Esta composición del paisaje, responde principalmente, a mayores valores de la métrica de la distancia euclidiana al vecino más cercano *(ENND_F)*, analizado a nivel de la cobertura boscosa. Expresado en una mayor distancia entre fragmentos de bosque.

Seguido de la zona A, en cuanto al gradiente de fragmentación, se presenta la zona C (San Rafael), con un grado de fragmentación intermedia. Esta zona se caracterizó, principalmente según las métricas de índice de proximidad (PROX), y del índice de equidad de *Shannon* (SHEI). Indicando, a partir de la primera de ellas, un patrón de parches de bosque menos distanciados entre ellos (mayor grado de vecindad). Y la segunda métrica, expresada en una mayor equidad en la representación de los tipos de cobertura identificados a partir de la imagen satelital.

Por último, la zona B (limite San Carlos - San Rafael), expresa un menor grado de fragmentación, con mayor conectividad y menor distancia entre los parches de bosque, representadas por mayores valores de los índices de conectividad (*CON_F)* y el índice de proximidad (*PROX)*, respectivamente. Lo cual hace alusión a un ambiente más conservado y con proceso de cambios de coberturas menores a los evidenciados en las otras dos zonas.

Estas diferencias en la estructura espacial entre las tres zonas de estudio, reflejada en los diferentes grados de fragmentación, también condicionan la expresión de los valores de riqueza, y de los índices de equidad de *Shannon* y de dominancia de *Simpson* de palinomorfos registrados en las mieles de las dos especies de abejas sin aguijón en estudio.

Tal como se aprecia en el biplot de RDA de la Figura 3.6 A y en la Tabla 3.4, para el caso de *Melipona costaricensis*, se presentó un porcentaje de varianza acumulada explicada por los dos primeros ejes, de 92,3 %. Específicamente, se puede notar que la zona A, caracterizada por un mayor grado de fragmentación y de aislamiento entre parches de bosque, su variabilidad responde a la alta dominancia de taxa en las muestras de polen, asociada al índice de *Simpson*. Por otro lado, y analizando la zona con grado intermedio de fragmentación (Zona C), se presenta una asociación de los datos, a la presencia de mayor riqueza de las taxa registradas en los conteos polínicos. Mientras que la zona B, su menor grado de fragmentación y mayor conectividad entre los bosques, se asocia en mayor medida, por la mayor equidad (índice *Shannon*) del registro polínico, reflejado en una estructura espacial más compacta y con menor perturbación antrópica.

Tabla 3.4. Valores de los eigenvalues y coeficientes de los RDA de las métricas del paisaje, con respecto a la riqueza, equidad de *Shannon* y dominancia de *Simpson*, registradas en las tres zonas de estudio.

Melipona costaricensis					***Tetragonisca angustula***				
	Eje 1	**Eje 2**	**Eje 3**	**Eje 4**		**Eje 1**	**Eje 2**	**Eje 3**	**Eje 4**
Eigenvalues	0,264	0,090	0,029	0,304	**Eigenvalues**	0,487	0,271	0,082	0,124
Correlación taxa - variables	0,89	0,714	0,569	0	**Correlación taxa - variables**	0,979	0,907	0,777	0
Porcentaje acumulado de varianza					**Porcentaje acumulado de varianza**				
De las taxa	26,40	35,40	38,30	68,70	**De las taxa**	48,70	75,80	84,00	96,40
De la relación taxa - variables	69,00	92,3	100	0	**De la relación taxa - variables**	58,00	90,20	100	0
Coeficiente de regresión de las variables estandarizadas									
Variable	**Eje 1**	**Eje 2**	**Eje 3**	**Eje 4**	**Variable**	**Eje 1**	**Eje 2**	**Eje 3**	**Eje 4**
Eigenvalues	0,264	0,090	0,029	0,304	**Eigenvalues**	0,487	0,271	0,082	0,124
Dominancia - *Simpson*	1,938	-4,424	4,676	0	Dominancia - *Simpson*	1,564	-0,465	-2,305	0
Riqueza	-1,404	0,707	-1,303	0	Riqueza	0,678	-1,829	0,910	0
Equidad - *Shannon*	2,045	-4,731	3,588	0	Equidad - *Shannon*	0,099	0,693	-3,380	0

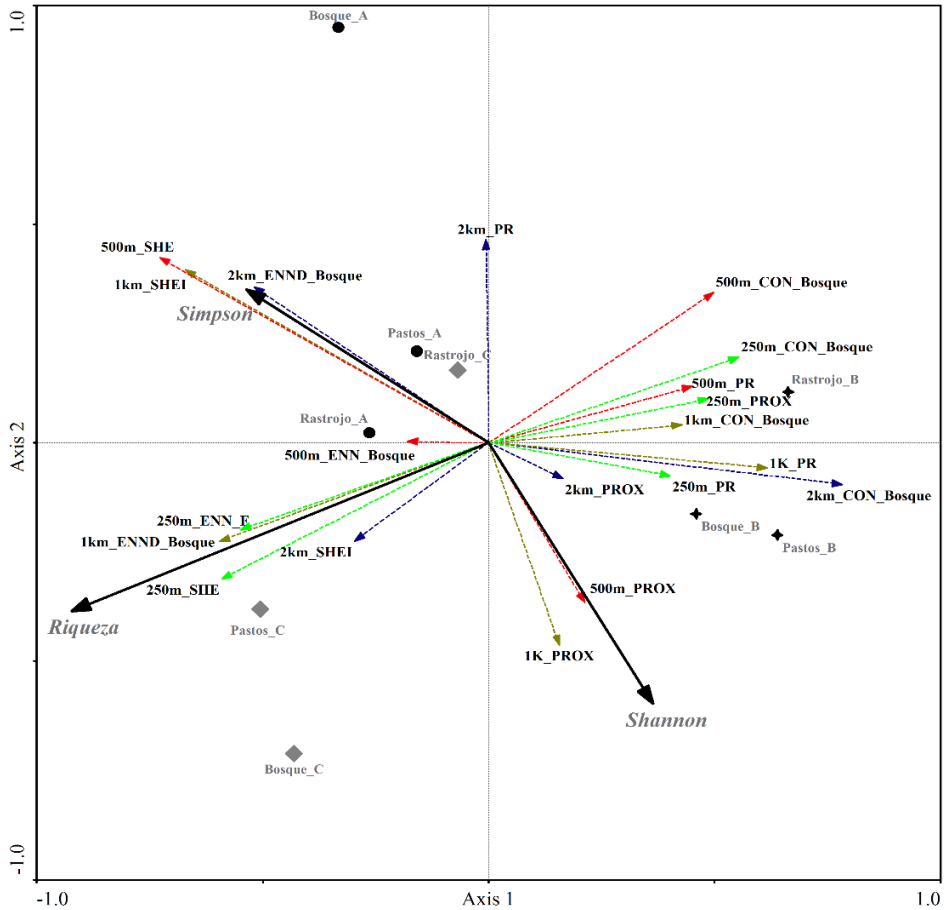


Figura 3.7 Biplot de los resultados del RDA para ***Melipona costaricensis*** realizado con las métricas del paisaje, con respecto a la riqueza, equidad de *Shannon* y dominancia de *Simpson*, registradas en las tres zonas de estudio. La zona A esta representa en círculo (●), Zona B en triángulos invertidos (✦) y Zona C en rombos (◆). Las cuatro distancias radiales en las cuales se analizaron las métricas del paisaje, con centro las colmenas, están representadas con las flechas punteadas de colores. En flecha azul (→)se representa las métricas del paisaje en radio de 2km, flecha café (→) radio de 1k, flecha roja (→) radio de 500m, fecha verde (→) radio de 250m. Las variables explicativas se presentan en flecha continua negra (→) y corresponde a los índices de diversidad alfa del registro polínico. A) *Melipona costaricensis*, B) *Tetragonisca angustula*. SHEI: *Shannon Evenness Index*, ENND_F: *Euclidean Nearest Neighbor Distance*, PROX: *Proximity Index*, PR: *Patch Richness*, CON_F: *CONNECT*.

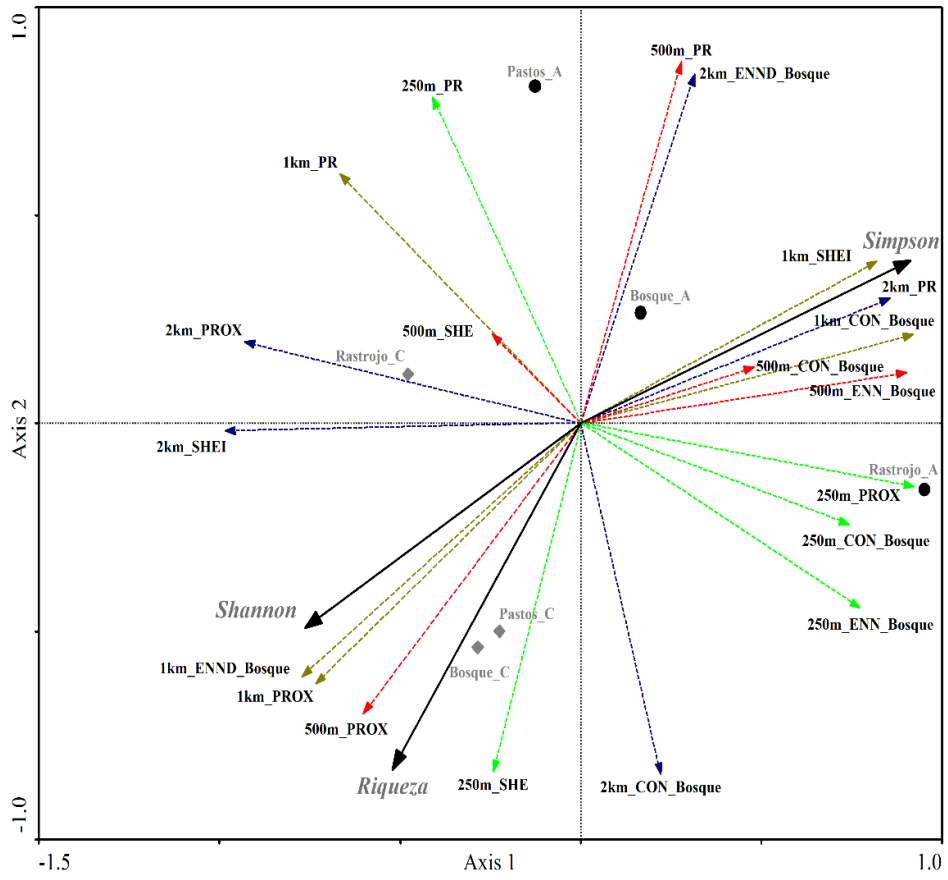


Figura 3.8 Biplot de los resultados del RDA para ***Tetragonisca angustula***realizado con las métricas del paisaje, con respecto a la riqueza, equidad de *Shannon* y dominancia de *Simpson*, registradas en las tres zonas de estudio. La zona A esta representa en círculo (●), Zona B en triángulos invertidos (✦) y Zona C en rombos (◆). Las cuatro distancias radiales en las cuales se analizaron las métricas del paisaje, con centro las colmenas, están representadas con las flechas punteadas de colores. En flecha azul (⇢)se representa las métricas del paisaje en radio de 2km, flecha café (⇢) radio de 1k, flecha roja (⇢) radio de 500m, fecha verde (⇢) radio de 250m. Las variables explicativas se presentan en flecha continua negra (⇢) y corresponde a los índices de diversidad alfa del registro polínico. A) *Melipona costaricensis*, B) *Tetragonisca angustula*. SHEI: *Shannon Evenness Index*, ENND_F: *Euclidean Nearest Neighbor Distance*, PROX: *Proximity Index*, PR: *Patch Richness*, CON_F: *CONNECT*.

Del análisis del RDA *de Tetragonisca angustula*, y del biplot presentado en la Figura 3.7, B, se resalta que los dos primeros ejes, explicaron un porcentaje de varianza acumulada de 90,2 % (Tabla 3.4). Específicamente para esta especie, solo se usaron datos de las Zonas A y C, ya que en la zona B, el diseño experimental no abarco el monitoreo de esta especie de abeja. El primer eje, expresa una variación en función de la riqueza de taxa polínica, que se reduce de izquierda a derecha. La Zona A, (cuadrante superior derecho), al igual que para *Melipona costaricensis*, se encuentra más relacionada con la dominancia de taxa polínica, en repuesta su alta preferencia por especies de la familia Melastomataceae, y expresando a su vez el efecto de contar con una estructura más fragmentada y registrar mayores distancias entre los bosques. Para el caso de las muestras de la Zona C, localizadas en el cuadrante inferior izquierdo, se asocian en mayor medida con la riqueza y equidad de los taxa de polen registrado en las mieles. Asociado a su estructura espacial, que como se había mencionado anteriormente, cuenta con una representación homogénea de categorías de parches, y con un grado alto de vecindad, en comparación al observado para la zona A.

Estas variaciones en la riqueza, equidad y dominancia polínica reflejado para cada zona de estudio, expresan que dicha selección de los recursos por las especies de abejas, es reflejada en la composición espacial del paisaje, como resultado de los efectos de las perturbaciones antrópicas.

4. DISCUSIÓN

El análisis melisopalinológico para estas dos especies de abejas sin aguijón, expone una preferencia floral a lo largo del año, hacia especies de porte arbóreo, típicas de los bosques del área de estudio. Es importante resaltar que estas abejas, focalizándose para este caso en los géneros *Melipona* y *Tetragonisca*, a pesar de ser consideradas como especies generalistas, se ha identificado que presentan una predilección por cierto grupo de familias o géneros de plantas, y pueden intercambiar el uso de estos, según su disponibilidad y necesidades (Rogel & Roubik, 2016; Flores & Sánchez, 2010). Estos cambios temporales, han sido identificadas a lo largo del presente estudio, y se resalta el efecto de los factores climáticos, tales como la precipitación y las temperaturas extremas mensuales en la disponibilidad de recursos florales, reflejado en el recambio de taxa en el registro polínico, entre las dos estaciones climáticas. Además, en este estudio, se expone la influencia de la dinámica y composición espacial del paisaje, e impacto de la fragmentación del bosque, sobre la diversidad de recursos polínicos empleados por estas especies de abejas Meliponini.

4.1 Efecto del cambio en el uso de la tierra

Contrario a lo esperado, y considerado las diferencias entre las distancias de los rango de vuelo, tanto para *Melipona costaricensis* como para *Tetragonisca angustula*, no se presentaron diferencias en la composición del registro polínico, entre las colmenas localizadas en las diferentes coberturas vegetales, a pesar de las variaciones en la flora representativa de cada una de ellas, además no se presentó para ninguna de las dos especies de abejas, la selección de especies de jardín, exponentes de la flora cercana, principalmente para la cobertura de pastos. Este comportamiento fue en respuesta a la alta selección de los recursos florales de especies principalmente arbóreas, por ambas especies de abejas, resaltando familias tales como: Melastomataceae, Peraceae, Vochysiaceae, y de algunos ejemplares tanto arbóreos como arbustivos de la familia Asteraceae. Estos patrónes de preferencia observados para las especies de este estudio también ha sido encontrado en diferentes estudios con otras especies de abejas sin aguijón (Iwama & Melhem, 1979; Ramalho, et al., 1989; Wilms & Wiechers, 1997; Vossler, 2019; Flores & Sanchez, 2010; Morgado, et al., 2011; Obregon, 2011; Braga, et al., 2014; Nazareno, et al., 2014; Morgado et al., 2018; Souza, et al., 2018).

En particular, las especies vegetales de la familia Melastomataceae, presentan una estrecha relación con el género *Melipona*, relacionado con sus anteras poricidas y la capacidad de vibración de sus músculos de vuelo que tienen estas abejas (*buzz pollination*) para extraer el polen de este tipo de plantas (Roubik, 1989; Roulston & Cane, 2000;

Obregón, 2011 entre muchos otros), siendo en este estudio un factor importante en la alta selección encontrada de este tipo de taxa.

Por su parte *Tetragonisca angustula*¸ a pesar de no contar con dicha habilidad de vibración, también presento una alta selección de especies de la familia Melastomataceae, en respuesta a la alta abundancia de esta familia en las zonas de estudio y a su floración en masa. E igualmente al ser se considera una abeja oportunista (Morgado et al., 2011), y así emplear el polen liberado por la acción de vibración realizada por otras abejas. Además, al ser una abeja de tamaño pequeño (Teixeira & de Nitto, 2005; Lopes, 2017), puede acceder a los nectarios florales, y tener a su vez contacto con los granos de polen liberados por la vibración creada por otras abejas.

En términos de composición de especies de las mieles de *Melipona costaricensis*, el registro de polen, se concentró principalmente en el género *Cupania*, y especies tales como *Ilex laureola, Miconia minutiflora* y *Miconia prasina*. Estas dos últimas se caracterizaron, por ser las más representativas, y por el recambio en su utilización, en respuesta a los picos de floración contrastante y alternados entre la época seca y húmeda. Además, es considerada especialista a nivel de familias botánicas (Barth, 2004; Nazareno et al., 2014), lo cual se evidencia en el análisis melisopalinológico, ya que inclusive en épocas de alta floración, esta abeja, realizó una selección en los recursos empleados, focalizándose en aquellas plantas con una floración en masa, como es el caso de las especies del género *Miconia*, en respuesta a generar un menor costo energético al explotar recursos más abundantes y próximos a las colmenas. Dicho patrón también fue evidenciado en otros estudios (Nazareno et al., 2014; Valverde et al., 2016), en los cuales, las abejas Meliponini en las actividades de forrajeo presentaron preferencia por recursos de las plantas con floración masiva y sincrónica.

Por otro lado, es importante anotar que, en las tres coberturas, se presentó un contraste en la disponibilidad de recursos entre las temporadas de mayor y menor precipitación, reflejado en una reducción en los recursos florales en la época húmeda, y una consecuente disminución en la producción de miel de las colmenas, en especial para *Melipona costaricensis*, (Figura 4.1). Este efecto en la producción de la miel, comprometió el número de muestras colectadas, con periodos en los cuales no se logró realizar la colecta de las mismas, debido a que solo se presentaban potes de periodos de tiempos anteriores, y próximos al disco de crías. A pesar de esto, es un claro reflejo de las variaciones temporales y del efecto de las condiciones climáticas tanto sobre la disponibilidad de los recursos florales, como en la producción de miel. Esta variación en la floración y efectos de las condiciones climáticas en la fenología de las plantas, han sido evidenciadas en diferentes estudios (van Schaik, et al., 1993; Aleixo et al., 2016). Sin embargo, el número de muestras analizadas satisfizo los grados de libertad exigidos para cumplir con los supuestos estadísticos de las pruebas empleadas.

Melipona costaricensis, también registró una menor riqueza acumulada de especies de plantas empleadas, a lo largo del periodo analizado. Patrón evidenciado principalmente en las estaciones lluviosas, cuando se concentró en unas pocas especies, tales como *Pera*

arborea y especies del género de *Vochysia*. Este efecto de las condiciones climáticas también se evidenció en el monitoreo de colmenas de *Melipona eburnea* (Friese, 1900), en la región Andina de Colombia, por Obregón (2011), en donde la distribución de los recursos florales y selección de éstos por las abejas, fueron influenciadas por la precipitación y particularmente por el fenómeno de El Niño. Por otro lado, cabe resaltar que la zona con un grado de perturbación intermedia, el rastrojo, presentó la mayor riqueza polínica debido a una alta riqueza de especies de plantas, típica de estados sucesionales intermedios (Robertset al., 2017; Fahrig et al., 2019).

Estos cambios en la selección de los recursos a lo largo del año, relacionados tanto con la diversidad floral, como por las condiciones climáticas, también se evidenciaron en la selección de los recursos polínicos por parte de *Tetragonisca angustula*. que presentó una mayor riqueza de palinomorfos, en comparación con *Melipona costaricensis*, en los tres sitios estudiados, a pesar de ser evidenciado para ambas especies de abejas un patrón de preferencia por especies de las familias Melastomataceae y Peraceae.

Dichas variaciones en la selección de los recursos, responde a que *Tetragonisca angustula*, es considerada una especie más plástica (David, 2006; Morgado et al., 2011; Obregón, 2011), adaptándose mejor a los cambios en las condiciones climáticas y de los recursos disponibles, expresando una mayor amplitud de nicho trófico. Reflejado en los índices obtenidos del análisis de las redes de interacción, en donde para esta especie, su rango de recursos fue más amplio que el obtenido por *Melipona costaricensis*.

Además, para *Tetragonisca angustula*, a diferencia de *Melipona costaricensis,* la mayor riqueza de taxa a lo largo del año, se presentó durante los meses con mayor precipitación o en la transición entre el periodo seco y el húmedo, siendo una estrategia generalista por parte de esta especie, ya que, al colectar una gran variedad de recursos (Aleixo et al., 2016), entre ellos plantas herbáceas y/o arbustivas catalogadas algunas de ellas como anemófilas (Piperaceae, Urticacae, Asteraceae y Cyperaceae), podría compensar la reducción en la floración arbórea disponible en estos periodos (Roulston & Cane, 2000; Obregon, 2011). Esta preferencia hacia familias tales como Asteraceae, Burseraceae, Vochysiaceae, Poaceae y Cyperaceae. también fue evidenciada en estudios realizados en ecosistema de bosque como la selva montana de la provincia fitogeográfica de las Yungasa, Argentina, por Flores & Sanchez, (2010); ecosistemas de bosques húmedos tropicales en Colombia, por Obregon, (2011); y selva atlántica en Brasil, por Iwama & Melhem, (1979); Braga et al., (2014) y Morgado et al., (2011, 2018), los cuales registraron una gran variedad en la dieta de esta abeja.

A pesar de ser algunas de estas plantas catalogadas como anemófilas, como es el caso de la familia Urticaceae. Piperaceae y Cyperaceae, se ha reportado en diferentes estudios (Barth, 2004; Sierra & Smith, 2008; Oliveira, 2009; L. A. Lopes, 2012; Freitas & de Novais, 2014; De Novais & Absy, 2015; Ferreira & Absy, 2017; Absy, et al., 2018; Radaeski, et al., 2019; Rezende, et al., 2019), la utilización de este tipo de plantas por abejas sin aguijón, resaltando los géneros en estudio. Además, de ser considerados como una fuente importante de alimento, al presentar una floración constante a lo largo del año (Oliveira,

2009). Por otro lado, la selección de este tipo de vegetación, como el caso de la familia Urticaceae, y en específico para este caso, el género *Coussapoa*, aporta información sobre el estado de desarrollo y conservación del ambiente adyacente a las colmenas, tal y como lo registrado por De Novais & Absy, (2015), al analizar polen de *Cecropia sp*. en mieles de *Tetragonisca angustula*.

Por último, durante el estudio, se observó comportamiento de forrajeo en estas plantas por parte de las abejas en estudio, principalmente por *Tetragonisca angustula*. Además de la detección de adición de cargas polínicas en los potes de mieles registrados, resaltando la utilización de diversos recursos, implicados en la dieta de los Meliponinos (Lorenzon & Matrangolo, 2005; Aleixo et al., 2016; Vijayakumar & Jeyaraaj, 2016; Villanueva-Gutiérrez & Roubik, 2016; Bobadoye, 2017; Absy, et al., 2018).

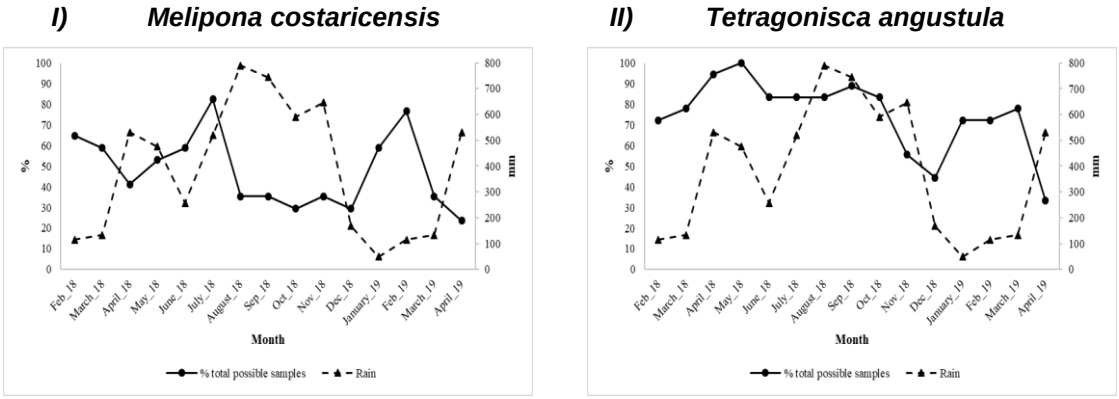


Figura 4.1 Porcentaje del total de muestras posibles de miel colectadas por especie por mes. La línea continua representa el porcentaje de muestras colectadas, como indicador de la disponibilidad de miel para el muestreo, y la línea discontinua representa la precipitación mensual. I) *Melipona costaricensis*, II) *Tetragonisca* angustula.

4.2 Competencia inter-específica por nichos de forrajeo

Las diferencias en la composición de los registros polínicos encontradas entre las muestras de miel de *Tetragonisca angustula* y las de *Melipona costaricensis*, reflejadas en el análisis de *cluster*, y en los diagramas de porcentajes de polen, exponen para la primera especie, una mayor riqueza de recursos florales seleccionados, en los tres tipos de coberturas vegetales, y a lo largo de la escala temporal analizada.

Estas diferencias encontradas en la selección de recursos florales se han registrado en otros estudios (Araújo et al., 2004; Obregón, 2011; Figueiredo-Mecca, et al., 2013; Aleixo et al., 2016), y se relacionan con factores intrínsecos, propios de cada especie de abeja, como, su grado de generalismo y distancias efectivas de vuelo, así como con factores externos, regidos por variaciones climáticas y cambios en la oferta floral (da Silva et al., 2013). Siendo así, *Melipona costaricensis*, una abeja más grande y robusta que

Tetragonisca angustula, tiene capacidad de recorrer mayores distancias y acceso a un mayor número de recursos florales. Mientras que *Tetragonisca angustula* al ser más pequeña y recorrer menores distancias de vuelo, debe aprovechar los recursos más cercanos a la colmena (Roubik & Moreno 2000), teniendo así, una menor variedad de especies florecidas disponibles.

Sin embargo, a pesar de que *Melipona costaricensis*, posee un mayor radio de vuelo, contó con una menor diversidad polínica, debido a que sus registros se concentraron a lo largo del todo el año en un pequeño grupo de taxa, como se ha mencionado anteriormente. Mientras que *Tetragonisca angustula*, al contar con menos taxa polínicos disponibles a una menor distancia de las colmenas, incluyó, además, de individuos de porte arbóreo, hábitos arbustivos y herbáceos, presentando un modelo menos selectivo (más generalista) en los recursos florales, en comparación con *Melipona costaricensis*. efecto que se evidencio, principalmente, en la cobertura de rastrojo.

En cuanto a la competencia inter-específica, se detecta solapamiento del nicho trófico, como es el caso de la utilización simultánea de taxa del género *Miconia*, además, de *Ilex laureola* y *Pera arborea*, cuya selección por ambas especies se evidenció en las tres coberturas, como lo señalan varios autores (Braga, et al., 2014; Maia, et al., 2015; Nazareno, et al., 2014; Morgado et al., 2018 y Souza, et al., 2018).

Sin embargo, este solapamiento, o selección sincrónica de recursos entre *Tetragonisca angustula* y *Melipona costaricensis*, se presentó principalmente en periodos de floración masiva y abundante como lo reflejan el índice de *Fournier*, y los RDA de ambas especies de abeja, lo que permite una repartición del nicho trófico tal como lo encontrado en otros estudios (Obregón, 2011; Roulston & Cane, 2000; Valverde et al., 2016).

Finalmente, teniendo en cuenta los índices de grado de especialización, se podría catalogar *Melipona costaricensis*, como una especie con un rango trófico más estrecho y selectivo, con menor riqueza de especies polínicas registrada en las mieles, en comparación con *Tetragonisca angustula*. Sin embargo, es importante resaltar, la tendencia generalizada hacia la selección de recursos florales de especies de porte arbóreo, presentado por ambas especies de abejas a lo largo de todo el periodo muestreado, indicando la importancia de los bosques en las interacciones ecológicas planta – abeja. Este patrón está relacionado, posiblemente con una mejor compensación o *trade-off* entre la actividad de forrajeo y la calidad del recurso floral (Eltz, et al., 2001). Tal como lo señalan Obregón, (2011) y Aleixo et al., (2016), la selección de los recursos empleados por las abejas sin aguijón, está direccionada tanto por la diversidad fenológica, como por las condiciones ambientales y los picos de floración en masa, además de la calidad del alimento, ofrecida por especies vegetales de porte arbóreo.

4.3 Estructura del paisaje, fragmentación y diversidad melisopalinológica

La estructura del paisaje, representada en la variabilidad en las coberturas, con respecto a la conectividad entre parches boscosos, y el grado de fragmentación, influyó en la diversidad de los recursos seleccionados tanto para *Melipona costaricensis* como para *Tetragonisca angustula*. Se identificó un patrón común para ambas especies de abejas, en donde las mieles provenientes de zonas menos fragmentadas y con una mayor cercanía y conectividad entre los parches de bosques, presentaron mayor riqueza y equidad polínica en la selección de los recursos, en comparación con aquellos lugares más fragmentados y con una composición más heterogénea en las coberturas vegetales.

La relación de la fragmentación de los bosques con la diversidad melisopalinológica no presentó un patrón espacial, ni tampoco variabilidad a nivel de escala de análisis, ya que los patrones respuesta se mantuvieron a lo largo de las distancias radiales, desde los 250 metros hasta los 2 kilómetros, tal y como se expuso en los RDA de la Figura 7. Por esta razón es necesario analizar el efecto de fragmentación sobre estas especies de abejas, a escalas locales, independiente de sus distancias efectivas de vuelo, resaltando la importancia de conservación de fragmentos boscosos de diversos tamaños (Arena, et al., 2018). Ya que la estructura del paisaje reflejada en el grado fragmentación, estaría generando un impacto en los recursos empleados por las abejas, detectado a distancias próximas a las colmenas. Otros estudios como los desarrollados por Liow, et al., (2001); Meléndez et al., (2012); Valladares et al., (2012); Teixeira et al., (2016), Xiao et al., (2016); Roberts et al., (2017) y Collado, et al., (2019); resaltan a una escala local, la importancia de la presencia de parches de bosques y de su grado de conectividad, en el comportamiento de las comunidades de abejas, las cuales expresan un incremento en su diversidad, a medida que los patrones de fragmentación sean menores.

El presente estudio, hace una contribución al análisis del efecto de las perturbaciones, sobre las abejas sin aguijón. En respuesta a que la mayoría, de los estudios de fragmentación del paisaje y abejas Meliponini, han sido direccionado en el análisis del efecto de dicho impacto, sobre la diversidad de este grupo de abejas, más no, en factores tales como variación en su dieta y selección de recursos florales. Se espera que *Melipona costaricensis*, haciendo parte de un género catalogado sensible a las perturbaciones antrópicas, en especial a la deforestación y cambio de cobertura (Brown & Albrecht, 2001), presente un efecto marcado del grado de fragmentación. Siendo así, para esta especie de abeja, en la zona más perturbada (Zona A), se registró una menor riqueza de tipos polinicos en la miel, además de una tendencia de mayor dominancia, en respuesta a la alta selectividad de especies de la familia Melastomataceae, debido a sus eventos de floración en masa, y al contar con una floración continua durante casi todo el año.

Mientras que, en la zona con mayor presencia de cobertura boscosa, y mejor grado de conectividad, la Zona B, se registró mayor equidad en las proporciones de tipos polínicos

presentes en la miel de esta especie de abeja. Reflejando una mayor disponibilidad de recursos en respuesta al mayor grado de conservación y tamaño de los fragmentos boscosos. A pesar que se desconoce alguna investigación que analice estos patrones e interrelaciones, en algunos estudios (Blaauw & Isaacs, 2014; Teixeira et al., 2016;Gutiérrez-Chacón et al., 2018), se resalta el efecto positivo de ambientes con mayor cobertura boscosa en comparación con ambientes más transformados, teniendo como foco un incremento en la diversidad de especies de Meliponinos. Este efecto de la variabilidad espacial, estaría posiblemente asociado a la mayor riqueza de recursos florísticos, característica de ambientes más conservados.

Por ultimo en la Zona C, se evidenció una mayor riqueza de taxa en las muestras de miel. Esta zona presentó mayor heterogeneidad en las coberturas vegetales, pero en igual proporción de representación en área, y con un grado de fragmentación intermedio. Esto responde al efecto de un grado de perturbación intermedia del bosque, que da lugar a un incremento en la diversidad de plantas, como respuesta a procesos de sucesión temprana y de ecotonos registrados en las coberturas analizadas (Connell, 1978; Grime, 1973; Roberts et al., 2017; Collado et al., 2019 y Fahrig et al., 2019).

Por su parte, *Tetragonisca angustula*, presento una respuesta al efecto de fragmentación, similar al expuesto por de *Melipona costaricensis*. En donde la Zona A, la cual contaba con mayor grado de perturbación y mayor distancia entre los parches de bosque, fue la que evidenció menor riqueza y mayor dominancia de tipos polínicos en la miel, igualmente expresada en la alta abundancia de Melastomataceae. Y la Zona C, fue caracterizada con una mayor riqueza y equidad polínica, en respuesta a presentarse como un ambiente con mayor grado de conservación que el registrado para la Zona A. Resaltando así para ambas especies, que ambientes más conservados aportan una mayor diversidad de recursos, favoreciendo no solo en la calidad y cantidad de la miel (Villanueva-Gutiérrez & Roubik, 2016); si no también, aportando a una red de interacción más diversa, robusta y resiente a los cambios en el ambiente (Gonzalez & Loiselle, 2016; González & Loiselle, 2016)

Estas tendencias de selección de recursos para estas abejas sin aguijón, en respuesta a las perturbaciones antrópicas, concuerdan con los análisis melisopalinológicos presentados en este estudio, además de los registrados por diferentes autores, (Morgado et al., 2018; Souza, et al., 2018; Cely & Stacy, 2019; Vossler, 2019). En donde se resalta la importancia de ambientes conservados que aporten diversos recursos florales, para mantener un flujo constante de las interacciones polinizadores - planta, o más específicamente, abeja – bosque. Resaltando la importancia de mantener estas interacciones ecológicas, no solo como una estrategia de conservación de estas abejas nativas, sino también para implementar la meliponicultura como una práctica económicamente sustentable, reduciendo las tasas de deforestación e impulsando la conservación de los bosques.

5. CONCLUSIONES

El monitoreo melisopalinológico de las colmenas de estas dos especies sin aguijón, demostró que tanto para *Melipona costaricensis*, como para *Tetragonisca angustula*, se evidencio una variación estacional en la selección de los recursos, en respuesta a la disponibilidad floral y a variables climáticas, como la precipitación y el cambio en las temperaturas extremas. Dicha variación se ve representada en un recambio en los recursos utilizados a lo largo del periodo de tiempo analizado. Es importante notar la alta selección de especies típicas de bosque y de habito arbóreo, evidenciado en ambas especies, resaltando las familias Melastomataceae, Sapindaceae, Peraceae y Vochysiaceae. También nuestros resultados muestran diferencias en los recursos utilizados por *Melipona costaricensi* y *Tetragonisca angustula*, siendo esta última una especie más generalista y con registro de un rango de recursos empleados, mucho más amplio. Dichas diferencias podrían responder a estrategias y comportamientos propias de cada especie de abeja, como, por ejemplo, su distancia de vuelo y comportamiento de forrajeo diferencial.

Nuestros resultados muestran el efecto de procesos de fragmentación y cambio de cobertura de la tierra, sobre los recursos empleados por estas abejas Meliponini. En donde encabeza en nivel de importancia, la presencia de parches de bosques grandes, interconectados entre sí. Además de una intervención moderada, reflejada a través de una matriz de coberturas vegetales más homogénea. Estos ambientes con mayor proporción de bosque contaron con una mayor diversidad y riqueza de tipos polínicos empleados por ambas abejas, exponiendo así la relación de las abejas sin aguijón, con el bosque y de la importancia de la conservación de estos, para preservar estas interacciones y servicios ecosistémicos.

6. BIBLIOGRAFIA

Alarcon, R., Waser, N.M. and Ollerton, J. (2008). Year-to-year variation in the topology of a plantpollinator interaction network. Oikos 117, 1796–1807

Absy, M. L., Rech, A. R., & Ferreira, M. G. (2018). Pollen Collected by Stingless Bees: A Contribution to Understanding Amazonian Biodiversity. https://doi.org/10.1007/978-3-319-61839-5

Aleixo, K. P. A., Enezes, C. M., Lúcia, V., Onseca, I. M. F., Inês, C., & Ilva, S. (2016). Seasonal availability of floral resources and ambient temperature shape stingless bee foraging behavior (*Scaptotrigona* aff *depilis*). *Apidologie*. https://doi.org/10.1007/s13592-016-0456-4

Araújo, Costa, M., Chaud-Netto, & Fowler, H. G. (2004). Body Size and Flight Distance in Stingless Bees (Hymenoptera: Meliponini): Inference of Flight Range and Possible Ecological Implications. *Braz. J. Biol. Braz. J. Biol*, *64*(643B), 563–568. https://doi.org/10.1590/S1519-69842004000400003

Arena, M. V. N., Martines, M. R., Tiago, N., & Destéfani, F. C. (2018). Multiple-scale approach for evaluating the occupation of stingless bees in Atlantic forest patches. *Forest Ecology and Management*, *430*(May), 509–516. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.08.038

Bailey, D., Schmidt-Entling, M. H., Eberhart, P., Herrmann, J. D., Hofer, G., Kormann, U., & Herzog, F. (2010). Effects of habitat amount and isolation on biodiversity in fragmented traditional orchards. *Journal of Applied Ecology*, *47*(5), 1003–1013. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01858.x

Barth, O. M. (2004). Melissopalynology in Brazil : a review of pollen analysis of honeys , propolis and pollen loads of bees. (June), 342–350.

Beismeijer, J., & Slaa, E. (2007). Information flow and organization of stingless bee foraging. *Apidologie*, *38*(6), 558–565. https://doi.org/10.1051/apido

Biesmeijer, J. C., & Slaa, E. J. (2006). The structure of eusocial bee assemblages in Brazil. *Apidologie*, (September 2015). https://doi.org/10.1051/apido

Blaauw, B. R., & Isaacs, R. (2014). Larger patches of diverse floral resources increase insect pollinator density , diversity , and their pollination of native wildflowers. *Basic and Applied Ecology*, *15*(8), 701–711. https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.10.001

Bobadoye, B. O. (2017). Floral Resources Sustaining African Meliponine Bee Species (Hymenoptera : Meliponini) in a Fragile Habitat of Kenya. *8*(1), 42–58. https://doi.org/10.5296/jbls.v8i1.10127

Braga, J. A., Conde, M. M., Barth, O. M., Cristina, M., & Lorenzon, A. (2014). Floral Sources and Pollen Morphology of *Tetragonisca angustula* (Apidae : Meliponina) in Fragments of Atlantic Rain Forest Vegetation , in Southeastern.

Brosi, B. J. (2009). The complex responses of social stingless bees (Apidae: Meliponini) to tropical deforestation. *Forest Ecology and Management*, *258*(9), 1830–1837. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.02.025

Brosi, B. J., Daily, G. C., & Ehrlich, P. R. (2007). Bee community shifts with landscape context in a tropical countryside. *Ecological Applications*, *17*(2), 418–430. https://doi.org/10.1890/06-0029

Brown, J. C., & Albrecht, C. (2001). The effect of tropical deforestation on stingless bees of the genus *Melipona* (Insecta : Hymenoptera : Apidae : Meliponini) in central Rondonia, Brazil. Journal of Biogeography, *28*(5), 623–634. https://doi.org/10.1046/j.1365-

2699.2001.00583.x
Brown, M. J. F., & Paxton, R. J. (2009). The conservation of bees: a global perspective. *Apidologie*, *40*(3), 410–416. https://doi.org/10.1051/apido/2009019
Cely, M., & Stacy, S. (2019). Local and landscape habitat influences on bee diversity in agricultural landscapes in Anolaima , Colombia. *Journal of Insect Conservation*, *0*(0), 0. https://doi.org/10.1007/s10841-018-00122-w
Chidi, H. (2017). Meliponiculture for Sustainable Economy. (November).
Collado, M. Á., Sol, D., & Bartomeus, I. (2019). *Bees use anthropogenic habitats despite strong natural habitat preferences*. (July 2018), 924–935. https://doi.org/10.1111/ddi.12899
Connell, J. H., & Slatyer, R. O. (1977). Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization, 111(982), 1119–1144.
da Silva, I. A. A., da Silva, T. M. S., Camara, C. A., Queiroz, N., Magnani, M., de Novais, J. S., … de Souza, A. G. (2013). Phenolic profile, antioxidant activity and palynological analysis of stingless bee honey from Amazonas, Northern Brazil. *Food Chemistry*, *141*(4), 3552–3558. https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2013.06.072
David, W. R. (2006). Review article Stingless bee nesting biology. *Apidologie*, *37*, 124–143.
De Novais, J. S., & Absy, M. L. (2015). Melissopalynological records of honeys from Tetragonisca angustula (Latreille, 1811) in the Lower Amazon, Brazil: Pollen spectra and concentration. *Journal of Apicultural Research*, *54*(1), 11–29. https://doi.org/10.1080/00218839.2015.1041294
Dormann, C.F., Fruend J. and Gruber B. (2019). Visualising Bipartite Networks and Calculating Some (Ecological) Indices. R package version 2.13
Dormann, C.F., Fruend, J., Bluethgen, N. & Gruber B. 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. The Open Ecology Journal, 2, 7-24
Eltz, T., Brühl, C. A., Kaars, S. Van Der, Chey, V. K., & Linsenmair, K. E. (2001). Pollen foraging and resource partitioning of stingless bees in relation to Pollen foraging and resource partitioning of stingless bees in relation. *Insectes Sociaux*, (March 2014). https://doi.org/10.1007/PL00001777
Erdtman, G. (1986). Pollen morphology and plants taxonomy. Angiosperms. E.J Brill, Leiden.
ESRI (2016). ArcGIS Desktop: Release 10.5. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
Fahrig, L. (2010). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Review Literature And Arts Of The Americas*, *34*(2003), 487–515. https://doi.org/10.1146/132419
Fahrig, L., Fahrig, L., Arroyo-rodríguez, V., Bennett, J. R., Boucher-lalonde, V., Cazetta, E., Watling, J. I. (2019). Is habitat fragmentation bad for biodiversity ? *Biological Conservation*, *230*(February), 179–186. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.12.026
Ferreira, M. G., & Absy, M. L. (2017). Pollen analysis of honeys of Melipona (Michmelia) seminigra merrillae and Melipona (Melikerria) interrupta (Hymenoptera: Apidae) bred in Central Amazon, Brazil. *Grana*, *56*(6), 436–449. https://doi.org/10.1080/00173134.2016.1277259
Figueiredo-Mecca, G., Bego, L., Nascimento, F.S. (2013) Foraging behaviour of *Scaptotrigona depilis* (Hyme- noptera, Apidae, Meliponini) and its relationship with temporal and abiotic factors. Sociobiology 60,277–282
Flores, F. F., & Sanchez, A. C. (2010). Primeros resultados de la caracterización botánica de mieles producidas por Tetragonisca angustula (Apidae, Meliponinae) en Los Naranjos , Salta , producidas por Tetragonisca angustula (Apidae , Meliponinae). (June).

Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Snyder, P. K. (2005). Global consequences of land use. *Science*, *309*(5734), 570–574. https://doi.org/10.1126/science.1111772

Fournier, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. Turrialba. 24(4):422-423.

Freitas, W., & de Novais, J. (2014). Melissopalynology in the Brazilian Amazon: a databank of pollen types cited in the literature. *Boletin de La Asociacion Latinoamericana de Paleobitanica y Palinologia*, *14*(MAY 2014), 103–136.

Gemim, B. S., & De Melo Silva, F. A. (2017). Meliponicultura em sistemas agroflorestais: alternativa de renda, diversificação agrícola e serviços ecossistêmicos. *Revista Agro@Mbiente On-Line*, *11*(4), 361. https://doi.org/10.18227/1982-8470ragro.v11i4.4156

Gonzalez, O., & Loiselle, B. A. (2016). Species interactions in an Andean bird – flowering plant network : phenology is more important than abundance or morphology. 1–22. https://doi.org/10.7717/peerj.2789

Grime, J. P. (1973). Competitive exclusion in herbaceous vegetation. Nature 242, 344-347.

Gutiérrez-chacón, C., Dormann, C. F., & Klein, A. (2018). Forest-edge associated bees bene fi t from the proportion of tropical forest regardless of its edge length. *Biological Conservation*, *220*(May 2017), 149–160. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.02.009

IDEAM. (2017). Promedios Precipitación y Temperatura media. Promedio de los años 1981-2010. Bogotá, D. C.

Iwama, S., & Melhem, T. (1979). The pollen spectrum of the honey of *Tetragonisca angustula angustula latr*eille (Apidae, Meliponinae). *Apidologie*, *1*.

Juggins S (2007) C2: Software for Ecological and Palaeoecologi- cal Data Analysis and Visualisation (User guide version 1.5). Newcastle upon Tyne: Newcastle University.

Klein, A.-M., Vaissiere, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., & Tscharntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *274*(1608), 303–313. https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721

Klein, Alexandra-Maria, Boreux, V., Fornoff, F., Mupepele, A.-C., & Pufal, G. (2018). Relevance of wild and managed bees for human well-being. *Current Opinion in Insect Science*, 1–7. https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.02.011

Liow, L. E. E. H., Sodhi, N. S., & Elmqvist, T. (2001). Bee diversity along a disturbance gradient in tropical lowland forests of south-east Asia. Journal of Applied Ecology, (Wilson 1987), 180–192.

Lopes, L. A. (2012). Abelhas sem ferrão em fragmentos preservados de floresta com Araucária em Cambará do Sul , RS , com ênfase em *Melipona bicolor* schencki . Abelhas sem ferrão em fragmentos preservados de floresta com Araucária em Cambará do Sul , RS , com ênfase em Melipon. *Tese de Doutorado, Apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP. Área de Concentração: Entomologia. Orientador: Imperatriz-Fonseca, Vera Lucia.*, (April 2012), 107. https://doi.org/10.13140/RG.2.2.30276.07047

Lopes, S. (2017). Atividade de forrageamento das abelhas sem ferrão *Tetragonisca angustula* e *Melipona quadrifasciata* (Hymenoptera, Apidae). Universidade de São Paulo Escola Superior De Agricultura “Luiz De Queiroz” Atividade.

Lorenzon, M. C. ., & Matrangolo, C. A. . (2005). *Foraging on some nonfloral resources by stingless bees (Hymenoptera, Meliponini) in a Caatinga region*. *65*(2), 291–298.

Macgarigal & Marks 1994. Fragstats. Spatial Pattern Analysis Program for Quantifying Landscape Structure.

Maia, U. M., Jaffe, R., Carvalho, A. T., & Imperatriz-Fonseca, V. L. (2015). Meliponiculture in Rio Grande do Norte | Meliponicultura no Rio Grande do Norte. *Revista Brasileira de Medicina Veterinaria*, *37*(4).

Meléndez, V., Meneses, L., & Kevan, P. (2012). Effects of Human Disturbance and Habitat Fragmentation on Stingless Bees. *Pot-Honey: A Legacy of Stingless Bees*, (May 2014), 1–654. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4960-7

Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible (2010). Decreto 2372 de 2010. Por el cual se reglamenta el Decreto-ley 2811 de 1974, la Ley 99 de 1993, la Ley 165 de 1994 y el Decreto-ley 216 de 2003, en relación con el Sistema Nacional de Áreas Protegidas, las categorías de manejo que lo conforman y se dictan otras disposiciones.

Morgado, L. N., Andrade, R. C., & Cristina, M. (2011). *Padrão polínico utilizado por Tetragonisca angustula Latreille (Apidae : Meliponina)*. *25*(4), 932–934.

Morgado, L. N., Lima, D. D., Ferreira, C. B., Gonçalves-esteves, V., Morgado, L. N., Lima, D. D., … Gonçalves-esteves, V. (2018). *Pollen Spectrum in Propolis of Tetragonisca angustula Latreille (Apidae : Trigonini) in an Island Area , Brazil*. *7618*. https://doi.org/10.1080/0005772X.2018.1486277

Nates-Parra, G., & Rosso-Londoño, J. (2015). Diversity of Stingless Bees (Hymenoptera : Meliponini) Used in Meliponiculture in Colombia Diversity of Stingless Bees (Hymenoptera : Meliponini) Used in Meliponiculture in Colombia. *ACTA BIOLÓGICA COLOMBIANA*, (September 2013).

Nates-Parra, G., Palacios, E., Parra-H, A. (2008). Effect of landscape change on the structure of the sting-less bee community (Hymenoptera: Apidae) in Meta, Colombia. *Revista de Biologia Tropical*, *56*(3), 1295–1308. https://doi.org/10.15517/rbt.v56i3.5711

Nazareno, T., Silva, C., & Enturieri, G. C. V. (2014). *Time – place learning in the bee Melipona fasciculata (Apidae, Meliponini)*. (February). https://doi.org/10.1007/s13592-013-0245-2

Obregon, D. (2011). Origen botánico de la miel y el polen provenientes de nidos de Melipona eburnea Friese, 1900 y Tetragonisca angustula (Latreille, 1811), (Apidae: Meliponini) para estimar su potencial polinizador. Universidad Nacional de Colombia, (Tesis de Maestria).

Oliveira, P. P. (2009). Análise palinológica de amostras de mel de Apis mellifera L . produzidas no estado da Bahia. Tese Apresentada Ao Programa de Pós- Graduação Em Botânica Da Universidade Estadual de Feira de Santana, Como Parte Dos Requisitos Necessários Para Obtenção Do Título de Doutor Em Botânica., 1–205.

Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, *120*(3), 321–326. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x

Oksanen, J., F. Guillaume Blanchet, R. K., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., M. Henry H. Stevens, H. W. (2019). Package 'vegan.' R Package Version 2.5-6.

Radaeski, J. N., Silva, C. I., & Bauermann, S. G. (2019). Melissopalinologia no Rio Grande do Sul: revisão e caracterização das espécies botânicas potenciais à apicultura e meliponicultura. *Acta Biológica Catarinense*, *6*(2), 63. https://doi.org/10.21726/abc.v6i2.698

Ramalho, M., Kleinert-Giovannini, A., & Imperatriz-Fonseca, V. L. (1989). Utilization of floral resources by species of Melipona (Apidae, Meliponinae) : floral preferences. *Apidologie*.

Reyes-gonzález, A., Camou-guerrero, A., & Gómez-arreola, S. (2016). From Extraction to

Meliponiculture: A Case Study of the Management of Stingless Bees in the West-Central Region of Mexico. *Beekeeping and Bee Conservation - Advances in Research*, (May), 201–223. https://doi.org/10.5772/62654

Rezende, A. C. C., Absy, M. L., Ferreira, M. G., Marinho, H. A., & Santos, O. dos A. (2019). Pollen of honey from Melipona seminigra merrillae Cockerell, 1919, *Scaptotrigona nigrohirta* Moure, 1968 and *Scaptotrigona sp*. Moure, 1942 (Apidae: Meliponini) reared in Sataré Mawé indigenous communities, Amazon, Brazil. *Palynology*, *43*(2), 255–267. https://doi.org/10.1080/01916122.2018.1458664

Ricketts. (2001). The Matrix Matters: Effective Isolation in Fragmented Landscapes. *The American Naturalist*, *158*(1), 87. https://doi.org/10.2307/3078900

Roberts, H. P., King, D. I., & Milam, J. (2017). Factors affecting bee communities in forest openings and adjacent mature forest. *Forest Ecology and Management*, *394*, 111–122. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.03.027

Rogel, V.-G., & Roubik, D. W. (2016). *More than protein ? Bee – flower interactions and effects of disturbance regimes revealed by rare pollen in bee nests*. https://doi.org/10.1007/s11829-015-9413-9

Rosso JM, Nates-Parra G (2005) Meliponicultura: una actividad generadora de ingresos y ser- vicios ambientales. LEISA, Rev. Agroecologia. pp. 14-17

Roubik, D. W. (2016). More than protein? Bee – flower interactions and effects of disturbance regimes revealed by rare pollen in bee nests. https://doi.org/10.1007/s11829-015-9413-9

Roubik DW, Moreno JE (2009) Trigona corvina: an ecological study based on unusual nest structure and pollen analysis. Psyche. doi:10.1155/2009/268756

Roubik DW. (1989). Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge: Cambridge University Press.

Roulston, T. A. I. H. R., & Cane, J. A. H. C. (2000). What governs protein content of pollen : pollinator preferences, pollen – pistil interactions, or phylogeny ? *Ecological Monographs*, *70*(4), 617–643.

Slaa E.J. (2003) Foraging ecology of stingless bees: from individual behaviour to community ecology, Dissertation Utrecht University, The Netherlands.

Sierra, C. I., & Smith, A. H. (2008). Bees visiting aspilia tenella (kunth) s . F . Blake (Asteraceae): foraging behavior and pollen loads pollen loads. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*.

Smith-pardo, A. (2007). Bee Diversity (Hymenoptera : Apoidea) in a Tropical Rainforest Succession. *12*(1), 43–55.

Souza, R. R. De, Holanda, V., & Abreu, R. De. (2018). Melissopalynology in Brazil : a map of pollen types and published productions between 2005 and 2017. *Palynology*, *0*(0), 1–11. https://doi.org/10.1080/01916122.2018.1542355

Teixeira, F., Jaffé, R., & Paul, J. (2016). Landscape structure in fl uences bee community and coffee pollination at different spatial scales. *"Agriculture, Ecosystems and Environment," 235*, 1–12. https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.10.008

Teixeira, L., & de Nitto, F. (2005). Início da atividade de vôo em abelhas sem ferrão (Hymenoptera, Apidae): influência do tamanho da abelha e da temperatura ambiente. *Rev. Bras. Zoociências Juiz de Fora*, 195–202.

Terry, C. (2019). Interactive Bipartite Graphs. R package version 0.2.0

Valladares, G., Cagnolo, L., & Salvo, A. (2012). Forest fragmentation leads to food web contraction. *Oikos*, *121*(2), 299–305. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19671.x

Valverde, J. (2016). Pollen resource partitioning of two stingless bee species (Apidae :

Meliponini) and within- hive individual foraging niche structure. (January). https://doi.org/10.13140/RG.2.1.3932.9047

van Schaik, C. P., Terborgh, J. W., & Wright, S. J. (1993). The phenology of tropical forests : Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers *.

Vaner, H., Tomé, V., Barbosa, W. F., Martins, G. F., Narciso, R., & Guedes, C. (2015). *Chemosphere Spinosad in the native stingless bee Melipona quadrifasciata : Regrettable non-target toxicity of a bioinsecticide*. *124*, 103–109. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2014.11.038

Vijayakumar, K., & Jeyaraaj, R. (2016). Floral Sources for Stingless Bees *(Tetragonula iridipennis)* in Nellithurai Village, Tamilnadu,. (August). https://doi.org/10.21276/ambi.2016.03.2.ra04

Villanueva-Gutiérrez, R., & Roubik, D. W. (2016). More than protein ? Bee – flower interactions and effects of disturbance regimes revealed by rare pollen in bee nests. https://doi.org/10.1007/s11829-015-9413-9

Vit, P., Pedro, S. R. M., & Roubik, D. W. (2018). Pot-pollen in stingless bee melittology. *Pot-Pollen in Stingless Bee Melittology*, (March), 1–481. https://doi.org/10.1007/978-3-319-61839-5

Volpe, N. L., Robinson, W. D., Frey, S. J. K., Hadley, A. S., & Betts, M. G. (2016). Tropical forest fragmentation limits movements, but not occurrence of a generalist pollinator species. *PLoS ONE*, *11*(12). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167513

Vossler, F. G. (2019). Foraging behaviour of the stingless bee *Melipona orbignyi* (Hymenoptera: Apidae: Meliponini) in a dry forest assessed by multivariate analysis from palynological data. *Grana*, *00*(00), 1–10. https://doi.org/10.1080/00173134.2019.1615984

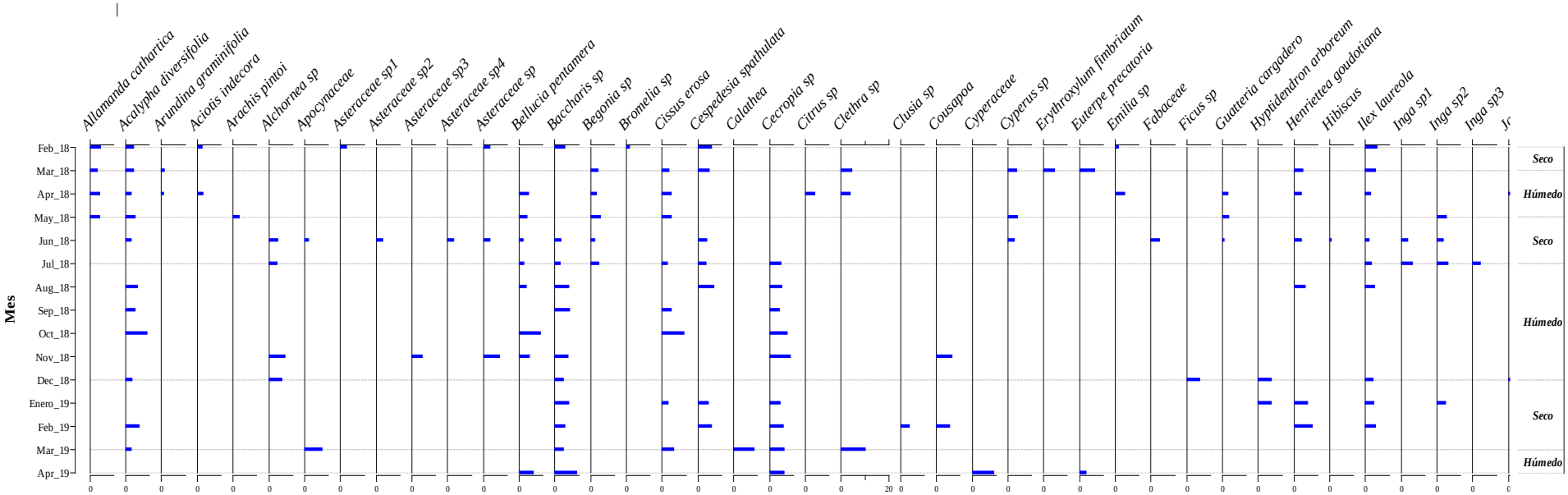
Wilms, W., & Wiechers, B. (1997). Floral resource partitioning between native Melipona bees and the introduced Africanized honey bee in the Brazilian Atlantic rain forest. *Apidologie*, *28*(6), 339–355. https://doi.org/10.1051/apido:19970602

Winfree, R. (2010). The conservation and restoration of wild bees. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1195*, 169–197. https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05449.x

Xiao, Y., Li, X., Cao, Y., & Dong, M. (2016). The diverse effects of habitat fragmentation on plant–pollinator interactions. *Plant Ecology*, *217*(7), 857–868. https://doi.org/10.1007/s11258-016-0608-7

Zanette, L. R. S., Martins, R. P., & Ribeiro, S. P. (2005). Effects of urbanization on Neotropical wasp and bee assemblages in a Brazilian metropolis. *Landscape and Urban Planning*, *71*(2–4), 105–121. https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2004.02.003

7.ANEXOS


Allamanda cathartica
Acalypha diversifolia
Arundina graminifolia
Aciotis indecora
Arachis pintoi
Alchornea sp
Apocynaceae
Asteraceae sp1
Asteraceae sp2
Asteraceae sp3
Asteraceae sp4
Asteraceae sp
Bellucia pentamera
Baccharis sp
Begonia sp
Bromelia sp
Cissus erosa
Cespedesia spathulata
Calathea
Cecropia sp
Citrus sp
Clethra sp
Clusia sp
Cousapoa
Cyperaceae
Cyperus sp
Erythroxylum fimbriatum
Euterpe precatoria
Emilia sp
Fabaceae
Ficus sp
Guatteria cargadero
Hyptidendron arboreum
Henriettea goudotiana
Hibiscus
Ilex laureola
Inga sp1
Inga sp2
Inga sp3
Mes
Feb_18
Mar_18
Apr_18
May_18
Jun_18
Jul_18
Aug_18
Sep_18
Oct_18
Nov_18
Dec_18
Enero_19
Feb_19
Mar_19
Apr_19
Seco
Húmedo
Seco
Húmedo
Seco
Húmedo
0
20

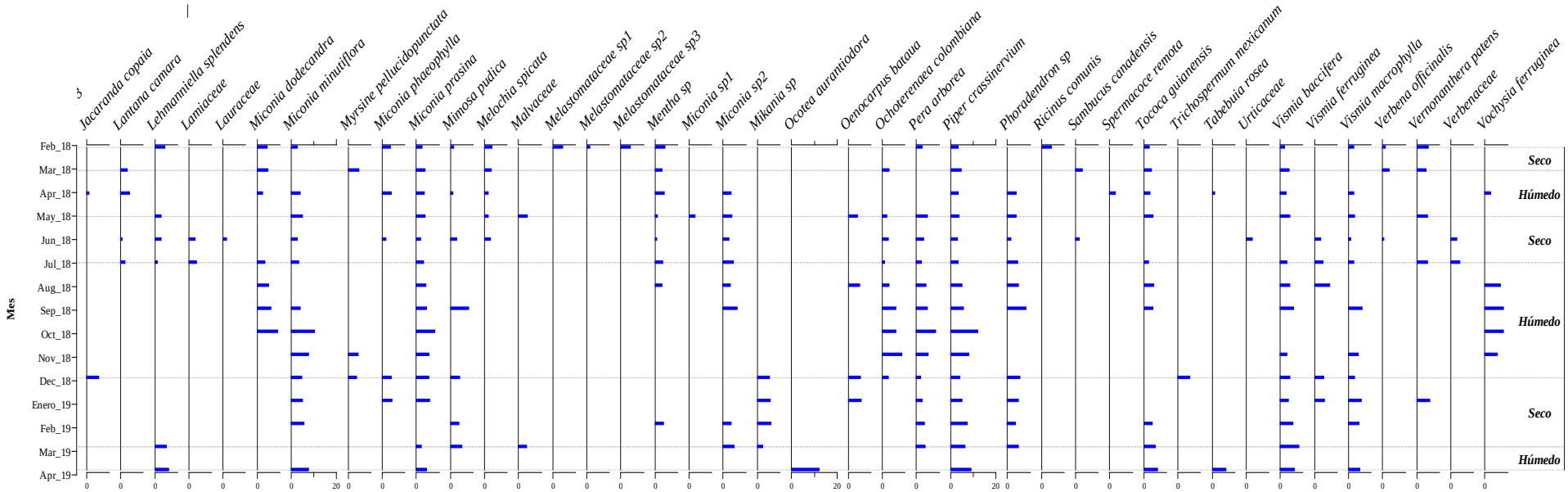


Figura 7.1 Registro de fenología evidenciada durante el periodo muestreado. Gráfica de barras de porcentaje de presentación del índice de Fournier (1974) estandarizado por el número de individuos de cada taxa vegetal, por mes

Tabla 7.1 Taxa botánicas registradas en el análisis fenológico en las tres coberturas vegetales de la Zona A (San Carlos), con su respectivo hábito de crecimiento.

Especie	Hábito	Cobertura		
		Bosque	Pasto	Rastrojo
Allamanda cathartica	SubArbustivo, Arbustivo, Trepadora		X	
Acalypha diversifolia	Arbustivo			X
Arundina graminifolia	Herbácea		X	
Aciotis indecora	Herbácea, SubArbustivo, Arbustivo, Arbolito, Arbóreo		X	X
Arachis pintoi	Herbácea			X
Alchornea sp	Arbóreo		X	
Apocynaceae	SubArbustivo, Arbustivo		X	
Asteraceae sp1	Herbácea, SubArbustivo, Arbustivo, Arbolito, Arbóreo			X
Asteraceae sp2	Herbácea, SubArbustivo, Arbustivo, Arbolito, Arbóreo		X	
Asteraceae sp3	Herbácea, SubArbustivo, Arbustivo, Arbolito, Arbóreo		X	
Asteraceae sp4	Herbácea, SubArbustivo, Arbustivo, Arbolito, Arbóreo			X
Asteraceae sp	Herbácea, SubArbustivo, Arbustivo, Arbolito, Arbóreo		X	X
Bellucia pentamera	Arbustivo, Arbolito, Arbóreo		X	X
Baccharis sp	Arbustivo, SubArbustivo	X	X	X
Begonia sp	Herbácea		X	X
Bromelia sp	Epífita		X	
Cissus erosa	Trepadora		X	
Cespedesia spathulata	Arbóreo	X	X	
Calathea	Herbácea		X	
Cecropia sp	Arbóreo		X	X
Citrus sp	Arbustivo			X
Clethra sp	Arbóreo	X		
Clusia sp	Arbóreo			X
Cousapoa	Arbóreo	X		
Cyperaceae	Herbácea			X
Cyperus sp	Herbácea, Arbustivo		X	X
Erythroxylum fimbriatum	Arbóreo	X		
Euterpe precatoria	Arbóreo, Palma solitaria		X	X
Emilia sp	Herbácea		X	X
Fabaceae	Arbóreo	X		
Ficus sp	Arbóreo		X	
Guatteria cargadero	Arbóreo	X		
Hyptidendron arboreum	Arbóreo		X	X
Henriettea goudotiana	Arbustivo, Arbolito, Arbóreo	X	X	X
Hibiscus	Arbóreo			X
Ilex laureola	Arbóreo	X	X	
Inga sp1	Arbóreo			X
Inga sp2	Arbóreo		X	X
Inga sp3	Arbóreo		X	
Jacaranda copaia	Arbóreo		X	X
Lantana camara	Herbácea		X	
Lehmanniella splendens	Herbácea, SubArbustivo, Arbustivo, Trepadora	X		

Especie	Hábito	Cobertura		
		Bosque	Pasto	Rastrojo
Lamiaceae	Herbácea, SubArbustivo, Arbustivo, Trepadora	X	X	
Lauraceae	Arbóreo	X		
Miconia dodecandra	Arbóreo	X		
Miconia minutiflora	Arbóreo	X	X	X
Myrsine pellucidopunctata	Arbóreo		X	
Miconia phaeophylla	Arbóreo	X		X
Miconia prasina	Arbóreo	X	X	X
Mimosa pudica	Arbustivo, Arbolito, Arbóreo		X	X
Melochia spicata	Herbácea, SubArbustivo, Arbustivo		X	X
Malvaceae	Arbóreo		X	X
Melastomataceae sp1	Arbóreo		X	
Melastomataceae sp2	Arbóreo	X		
Melastomataceae sp3	Arbóreo	X		
Mentha sp	Arbustivo, Arbolito, Arbóreo			X
Miconia sp1	Arbóreo		X	
Miconia sp2	Arbóreo	X	X	
Mikania sp	Arbóreo	X	X	
Ocotea aurantiodora	Arbóreo	X		
Oenocarpus bataua	Arbóreo, Palma solitaria	X		
Ochoterenaea colombiana	Arbóreo		X	
Pera arborea	Arbóreo	X	X	
Piper crassinervium	Arbustivo		X	X
Phoradendron sp	Arbustivo, Hemiparásita	X	X	
Ricinus comunis	Arbustivo			X
Sambucus canadensis	Arbustivo		X	X
Spermacoce remota	Herbácea, SubArbustivo, Arbustivo		X	
Tococa guianensis	Herbácea, SubArbustivo, Arbustivo	X	X	X
Trichospermum mexicanum	Arbóreo			X
Tabebuia rosea	Arbóreo			X
Urticaceae	Arbóreo			X
Vismia baccifera	Arbóreo	X	X	X
Vismia ferruginea	Arbóreo	X		
Vismia macrophylla	Arbóreo	X	X	
Verbena officinalis	Herbácea		X	X
Vernonanthera patens	Herbácea		X	X
Verbenaceae	Herbácea		X	
Vochysia ferruginea	Arbóreo	X	X	X

Fuente: Bernal, R., S.R. Gradstein & M. Celis (eds.). 2019. Catálogo de plantas y líquenes de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co

Tabla 7.2 Taxa botánicas registradas en el análisis melisopalinológico de las mieles muestreadas para las tres coberturas vegetales de la Zona A, con su respectivo habito de crecimiento.

***Taxa* polínicas**	**Hábito**	**Cobertura**		
		Bosque	**Pasto**	**Rastrojo**
Miconia minutiflora	Arbóreo	X	X	X
Miconia prasina	Arbóreo	X	X	X
Miconia sp2	Arbóreo	X	X	X
Melastomataceae 2	Arbóreo	X	X	X
Tococa guianensis	Herbácea, SubArbustivo, Arbustivo	X	X	X
Clethra sp	Arbóreo	X	X	X
Pera arborea	Arbóreo	X	X	X
Ilex laureola	Arbóreo	X	X	X
Baccharis sp	Arbustivo, SubArbustivo	X	X	X
Alchornea	Arbóreo	X	X	X
Cupania	Arbóreo	X	X	X
Scleria	Herbácea	X	X	X
Vernonanthera patens	Herbácea	X	X	X
Myrtaceae	Arbustivo, SubArbustivo	X	X	X
Piper crassinervium	Arbustivo	X	X	X
Acalypha cf. Diversifolia	Arbustivo	X	X	X
Mimosa pudica	Arbustivo, Arbolito, Arbóreo	X	X	X
Coussapoa	Arbóreo	X	X	X
Inga sp	Arbóreo	X	X	X
Inga sp2	Arbóreo	X		X
Cyperaceae	Herbácea	X	X	X
Vochysiaceae	Arbóreo	X	X	X
Jacaranda copaia	Arbóreo	X	X	X
Lamiaceae	Herbácea, SubArbustivo, Arbustivo, Trepadora	X	X	X
Heliocarpus sp	Arbóreo	X	X	X
Asteraceae 1	Herbácea, SubArbustivo, Arbustivo, Arbolito, Arbóreo	X	X	X
Arecaceae	Herbácea, SubArbustivo, Arbustivo, Arbolito, Arbóreo	X	X	X
Cecropia	Arbóreo	X	X	X
Poaceae	Herbácea	X	X	X
Lorantaceae	Arbustivo, SubArbustivo	X	X	X
Burseraceae	Arbóreo	X	X	X
Amaranthaceae	Herbácea			X
Acanthaceae	Herbácea	X	X	X
Croton	Herbácea	X	X	X
Hedyosmum	Arbóreo	X	X	X

***Taxa* polínicas**	**Hábito**	**Cobertura**		
		Bosque	**Pasto**	**Rastrojo**
Gesneriaceae	Arbustivo, SubArbustivo, Arbóreo		X	X
Euphorbiaceae	Arbustivo, SubArbustivo, Arbóreo	X	X	X
Vernona sp	Herbácea	X	X	X
Podocarpus	Arbóreo	X	X	X
Morfotipo 1	---	X		X
Morfotipo 2	---			X
Morfotipo 3	---	X		
Morfotipo 4	---			X