

Universidad Nacional
Sistema de Estudios de Posgrado (SEPUNA)
Centro de Investigaciones Apícolas Tropicales (CINAT)
Maestría en Apicultura Tropical (MAT)

Especies botánicas de importancia alimenticia para la abeja nativa *Melipona beecheii*, en la
zona de Atenas, Alajuela, Costa Rica

Marianyela Ramírez Montero

Heredia, Agosto 2021

Trabajo presentado para optar al grado de Máster en Apicultura Tropical. Cumple con los
requisitos establecidos por el Sistema de Estudios de Posgrado de la Universidad Nacional.

Heredia, Costa Rica

Tutores:

M.Sc. Eduardo Umaña Rojas
M.Sc. Natalia Fallas Matamoros

Asesor:

M.Sc. Luis Sánchez Chaves

Este trabajo se realizó bajo el auspicio del Centro de Investigaciones Apícolas Tropicales
(CINAT), de la Universidad Nacional

Agradecimientos

A todo el personal académico y administrativo del Centro de Investigaciones Apícolas Tropicales, por su apoyo y confianza siempre.

A los profesores del curso Eduardo Umaña y Natalia Fallas, por estar siempre anuentes a nuestras consultas y acompañarnos amablemente en este proceso académico tan importante.

Al profesor Luis Sánchez, por compartir su valioso conocimiento y realizar aportes indispensables para esta investigación. Gracias por su tiempo, paciencia y dedicación.

A la Vicerrectoría de Investigación por apoyar a los estudiantes en los proyectos de investigación de la Universidad Nacional, mediante los fondos FOCAES- Investigación.

A mi esposito Eduardo Herrera, por su amor y estar a mi lado en todas las aventuras.

A mi familia, por apoyarme siempre y dar lo mejor de una forma incondicional.

Dedicatoria

A mi familia.

A mi abejorro favorito.

A quienes realmente trabajan por la conservación de las abejas.

Resumen

Las abejas juegan un papel primordial en la dinámica de los ecosistemas, ya que al buscar recursos alimenticios en las flores, brindan servicios de polinización esenciales para la reproducción de las especies vegetales, tanto silvestres como cultivadas. En Costa Rica se reportan 20 géneros y aproximadamente 58 especies de abejas nativas sin aguijón, dentro de las cuales *Melipona beecheii* ha sido una de las más utilizadas en meliponicultura. *M. beecheii* conocida como “Jicote gato”, se distribuye naturalmente desde México hasta nuestro país y se destaca como la abeja más apreciada por la civilización Maya. Sin embargo, ha ocurrido una reducción de sus poblaciones, causada por el daño ambiental, principalmente antropocéntrico. Ante esta situación, es de suma relevancia recopilar y divulgar información asociada a su dieta, como una alternativa para su conservación, al impulsar el mantenimiento y el cultivo de las plantas que son fuente de néctar y polen para esta especie de abeja. Por tanto, el objetivo del presente estudio fue determinar las principales especies botánicas de importancia alimenticia para la abeja nativa *M. beecheii*, en la zona de Atenas, Alajuela, Costa Rica. Para ello, se analizaron tres colonias de *M. beecheii*, durante febrero a junio 2021, en las cuales se identificó las plantas que les proporcionan polen mediante el muestreo de las corbículas de las obreras pecoreadoras y el polen de los pots. Además, se muestreó la miel para conocer su origen botánico. Se encontró que los recursos polínicos más dominantes fueron *Psidium guajava* (*Myrtaceae*), *Tibouchina* sp. (*Melastomataceae*) y *Solanum* sp. (*Solanaceae*), con una abundancia proporcional de 0.33, 0.25 y 0.21, respectivamente. No obstante, algunas de estas mismas plantas fueron colectadas en proporciones muy distintas entre una colmena y otra, lo que indica que hay una asociación entre la colonia y las especies visitadas. Al analizar la miel, se determinó que *Tibouchina* sp., fue la más abundante representando un 47% del total de especies, seguido de *Cestrum* sp. (*Solanaceae*) con un 21% y *P. guajava* con un 14%. En conclusión, las familias botánicas *Melastomataceae*, *Myrtaceae* y *Solanaceae*, proporcionaron los principales recursos alimenticios a la abeja nativa *M. beecheii*, en la zona de Atenas, durante los primeros seis meses del año. Asimismo, se confirmó una diferencia en las preferencias alimenticias asociadas al recurso polen entre las colmenas, aun cuando estas se encontraban en un mismo meliponario.

Índice general

Agradecimientos.....	i
Dedicatoria.....	ii
Resumen	iii
Lista de tablas.....	v
Lista de figuras.....	vi
1. Introducción	1
1.1. Justificación	3
1.2. Objetivo general.....	4
1.3. Objetivos específicos.....	4
1.4. Preguntas de investigación	4
1.5. Hipótesis	4
2. Marco teórico	5
2.1. Relación entre las plantas y las abejas sin aguijón	5
2.2. Abeja nativa sin aguijón <i>Melipona beecheii</i>	6
2.3. Importancia de los recursos néctar y polen como alimento para <i>M. beecheii</i>	7
3. Materiales y Métodos	10
3.1. Sitio de estudio.....	10
3.2. Muestreo de polen.....	10
3.3. Muestreo de miel.....	11
3.4. Análisis melisopalinológico	11
3.5. Análisis de datos	12
4. Resultados y Discusión.....	13
4.1. Riqueza específica.....	13
4.2. Análisis del recurso polen	15
4.3. Análisis de la miel.....	23
5. Conclusiones	27
6. Recomendaciones	28
7. Bibliografía	29
8. Anexos	44

Lista de tablas

Tabla 1. Total de especies identificadas y su importancia, al analizar el polen en cargas de obreras, potes de polen y miel de <i>Melipona beecheii</i> , en Atenas, Alajuela...	14
Tabla 2. Abundancia proporcional de las principales especies botánicas identificadas en las cargas de polen de las obreras.....	19
Tabla 3. Abundancia proporcional de las principales especies botánicas observadas en los potes de polen.....	20

Lista de figuras

Figura 1. Principales granos de polen identificados en las cargas de las obreras pecoreadoras de <i>M. beecheii</i>	19
Figura 2. Principales plantas identificadas por colmena al analizar las cargas de polen de las obreras.....	22
Figura 3. Principales plantas identificadas por colmena al analizar el polen de sus potes.....	22
Figura 4. Origen botánico de la miel de <i>M. beecheii</i> de cada una de las colmenas analizadas.....	26

1. Introducción

Las abejas sin aguijón pertenecen al orden Hymenoptera (Apidae: Meliponini), son un grupo monofilético de abejas altamente sociales, en las cuales las hembras poseen un aguijón modificado y reducido, pero no funcional (Nates-Parra y Rosso, 2013). Son nativas de las regiones tropicales y subtropicales de América, África, Asia y Australia, encontrándose la mayor diversidad en el Continente Americano (Arnold et al., 2018), especialmente en Brasil (Lavinias et al., 2019). Su distribución comprende desde México hasta el norte de Argentina y algunas islas del Caribe, donde se han reportado cerca del 80% de las 500 especies conocidas en todo el mundo (Ayala et al., 2013; Arnold et al., 2018).

Estas abejas juegan un papel primordial en la dinámica de los ecosistemas, al buscar recursos alimenticios en las flores, como néctar (el cual transforman en miel) y polen (fuente de proteína) (Vit, 2004), brindan servicios de polinización, esenciales para la reproducción y mantenimiento de las especies vegetales, tanto silvestres como cultivadas (Arnold et al., 2018; Barrantes et al., 2018). Esto debido a las estructuras especializadas (corbículas) que han desarrollado para transportar el polen de forma eficiente y a la pilosidad que cubre su cuerpo donde se adhieren los granos de polen (Michener, 2007).

Asimismo, sus nidos son permanentes, con poblaciones relativamente grandes y altas tasas reproductivas, que les demanda obtener recursos polínicos y mantener un pecoreo activo sobre las flores durante todo el año (Absy et al., 2018; Garzón, 2019). Conjuntamente, al existir una gran diversidad de especies de abejas sin aguijón, presentan diferentes tamaños corporales, lo que les confiere adaptaciones particulares a ciertas morfologías florales, lo que resulta en distintas estrategias de pecoreo y posibilidades de selección de recursos en el campo (Absy et al., 2018).

Además de alimento, estas abejas obtienen de las plantas, resinas para la elaboración de propóleos y cerumen (Vit, 2004), sitios para anidar en las cavidades de los árboles (Arce et al., 2001; Barquero et al., 2019) y algunas especies colectan fragmentos de hojas, semillas, pedazos de madera y hasta heces, que utilizan en la construcción de sus nidos, especialmente para el batumen (Roubik, 2006).

En Costa Rica se reportan 20 géneros y aproximadamente 58 especies de abejas nativas sin aguijón (Aguilar et al., 2013), de las cuales *Tetragonisca angustula* y *Melipona beecheii* han sido las más utilizadas en meliponicultura (Aguilar et al., 2013). *M. beecheii* conocida como “Jicote gato”, se distribuye naturalmente desde México hasta nuestro país (Villanueva et al., 2015b), donde se encuentra principalmente en las zonas de bosque seco (Biesmeijer et al., 1999), en las provincias de Guanacaste, Puntarenas, Alajuela y San José (Aguilar et al., 2013; Museo Nacional de Costa Rica, 2019). Esta especie de abeja se destaca como la más apreciada por la civilización Maya (Villanueva et al., 2015b), e incluso por nuestros aborígenes en la época precolombina (Willie, 1976), debido principalmente a las propiedades medicinales de su miel, por lo que fueron manipuladas con sumo cuidado y reverencia (Villanueva et al., 2015b).

A pesar de ello, en la actualidad algunos autores mencionan que las especies del género *Melipona* se encuentran en peligro de desaparecer (Rodríguez et al., 2008; Villanueva et al., 2015b; Ravelo et al., 2014a). En México se reporta una dramática disminución en la cantidad de colmenas silvestres de *M. beecheii* (Quezada-Euán et al., 2001; Cairns et al., 2005). Asimismo en nuestro país ha ocurrido una reducción en las poblaciones de Jicote gato, causado por el daño ambiental básicamente antropocéntrico, entre otros factores (Aguilar et al., 2013). Las abejas se han visto amenazadas principalmente por actividades humanas, entre ellas la deforestación, la urbanización, el cambio en el uso del suelo al aumentar la frontera agrícola, el uso intensivo de agroquímicos, la fragmentación del paisaje y la pérdida de hábitat (Freitas et al., 2009). Estas prácticas han reducido la diversidad de especies vegetales indispensables como fuente de alimento y los sitios de anidación, poniendo en riesgo la supervivencia de las abejas y disminuyendo con ello las poblaciones de abejas nativas, en especial *M. beecheii* (Rodríguez et al., 2008).

1.1. Justificación

De acuerdo con la problemática que provoca en los ecosistemas las malas prácticas humanas mencionadas anteriormente y que derivan en el deterioro ambiental, la diversidad y la cantidad de especies botánicas que visita *M. beecheii* se ha visto afectada y con ello la densidad de sus colonias (Ravelo et al., 2014a), ya que esta abeja es vulnerable a variaciones en el ambiente, de modo que no es común encontrar sus nidos en sitios altamente fragmentados o disturbados (Nates-Parra y Rosso, 2013). Ante esta situación, es de suma importancia recopilar en forma sistemática y adecuada la mayor cantidad de información asociada a su dieta, con el fin de aumentar este conocimiento y que la información obtenida esté disponible para meliponicultores, así como tomadores de decisiones (investigadores, estudiantes, gestores ambientales, gobiernos locales, entre otros). Asimismo, es relevante establecer si hay algunas familias de plantas o especies claves, que pueden resultar más utilizadas por dichas abejas y si existe diferencia en las preferencias alimenticias entre las colonias, dentro de la misma zona.

Varios autores reportan las leguminosas (*Fabaceae*) dentro de los recursos alimenticios elegidos por *M. beecheii* (Arce et al., 2001; Fonte et al., 2013; Villanueva et al., 2018; Pérez y Canto, 2021), la mayoría de las cuales aportan néctar y polen (Villanueva et al., 2018). En ese sentido, debido a la diversidad de formas de vida y especies de Fabáceas presentes en el Valle Central de Costa Rica (Cascante y Estrada, 2012), y a las preferencias por parte de *M. beecheii* referidas previamente, se espera que la familia *Fabaceae* sea la más utilizada en la zona. Además, en un estudio anterior realizado en el cantón de Atenas, se encontró dicha familia botánica dentro de la dieta de *M. beecheii* (Landaverde et al., 2004).

El identificar, cultivar y reforestar las especies botánicas que son fuente de néctar y polen para las abejas, favorece la preservación de sus comunidades al proporcionar recursos alimenticios, protección y espacios para establecer sus nidos (Aguilar et al., 2013). Por tanto, el recopilar y divulgar información sobre las fuentes botánicas visitadas por *M. beecheii*, representa una alternativa para contribuir en su conservación, al impulsar entre meliponicultores y público en general interesado, el cultivo de estas plantas, propiciando que las abejas cuenten con mayor diversidad de recursos para su alimentación, ya que es

urgente proteger a estos polinizadores con el propósito de mantener el bienestar de la vegetación nativa y su entorno, mediante los imprescindibles servicios ecosistémicos que estos insectos aportan (Garzón, 2019).

1.2. Objetivo general

- Determinar las principales especies botánicas de importancia alimenticia para la abeja nativa *Melipona beecheii*, en la zona de Atenas, Alajuela, Costa Rica, con el fin de conocer las preferencias en su dieta.

1.3. Objetivos específicos

- Identificar las especies poliníferas utilizadas por *M. beecheii* mediante análisis palinológico, para la determinación de las plantas que les proporcionan este recurso alimenticio en la zona de Atenas.
- Conocer el origen botánico de la miel de *M. beecheii* a través de análisis melisopalinológico, para la identificación de las plantas que proveen néctar a esta abeja en la zona.
- Comparar las especies botánicas identificadas en las colonias, para conocer si existe diferencia en las preferencias alimenticias asociadas al recurso polen.

1.4. Preguntas de investigación

- ¿Cuáles especies botánicas presentes en la zona de Atenas, Alajuela, proporcionan alimento a *M. beecheii*?
- ¿Las plantas utilizadas como fuente de polen serán similares en todas las colmenas analizadas?

1.5. Hipótesis

- Las plantas de la familia *Fabaceae* son las principales especies botánicas que proporcionan alimento a *M. beecheii* en la zona de Atenas, Alajuela.
- No existe diferencia en las colectas del recurso polen entre las colonias de *M. beecheii*, debido a que están ubicadas en el mismo sitio.

2. Marco teórico

2.1. Relación entre las plantas y las abejas sin aguijón

La polinización efectiva se basa en la transferencia o movimiento del grano de polen desde las anteras hasta el estigma de una flor, en una misma planta o en otra planta, pero de la misma especie, lo cual hace posible la fecundación posterior y con ello la producción de frutos y semillas (FAO, 2014). Para que se lleve a cabo la polinización, se requiere un vector de movimiento del polen, el cual puede ser un agente abiótico como el viento, o un agente biótico, como un animal (aves, murciélagos o insectos) (Amaya, 2016). Aproximadamente, el 90% de las plantas con flor (angiospermas), dependen de polinizadores animales y las abejas representan uno de los grupos más importantes, ya que ellas polinizan muchas plantas silvestres y gran parte de los alimentos que consumimos (30%) (Villanueva et al., 2015a), se estima que son responsables de casi 3 billones de dólares en frutas y vegetales producidas cada año (FAO, 2014).

Por lo anterior, la polinización depende de la relación mutualista entre las plantas y las abejas, si esta interacción se rompe, no tendríamos acceso a una gran cantidad de frutas, verduras y legumbres de nuestra dieta, se perdería la variabilidad genética, y se afectarían los servicios ambientales derivados de la función ecológica de la polinización (Amaya, 2016). Por tanto, la interacción planta abeja es un servicio vital dentro de los ecosistemas (Fonte et al., 2012), que surgió como resultado de una coevolución, en la cual las plantas ofrecen a las abejas los recursos necesarios para alimentarse y reproducirse, y a su vez las plantas se benefician de las abejas como vectores de polinización, lo que facilita la reproducción sexual y la recombinación genética vegetal (Villanueva et al., 2015a).

Los bosques tropicales albergan gran biodiversidad de plantas con flor (Sánchez et al., 2018), así como especies de abejas nativas sin aguijón, las cuales al ser sociales y vivir en colonias permanentes (Michener, 2013), requieren alimento (néctar y polen) y otros recursos (resinas) durante todo el año, lo que las convierte en las principales polinizadoras de las plantas nativas y cultivadas (Ayala et al., 2013). Además de presentar diferencias entre especies, relacionadas con el tamaño de sus colonias (cientos a miles de individuos), el tamaño de sus cuerpos (2 mm hasta 14 mm) y las diversas estrategias de pecoreo,

características que les permite ser generalistas, es decir, adaptarse a una amplia variedad de morfologías florales para obtener sus recursos (Sánchez, 2020).

2.2. Abeja nativa sin aguijón *Melipona beecheii*

El grupo de las abejas sin aguijón consta de cientos de especies distribuidas en 36 géneros (Sánchez y Vandame, 2013). Dentro de ellas se conoce a la especie *M. beecheii*, como la abeja sagrada para la cultura Maya desde tiempos precolombinos (Sotelo y Álvarez, 2018). En la Península de Yucatán, México, los Mayas nombraron a *M. beecheii* como “Xunan Kab”, que significa señora abeja o señora miel y fue la especie preferida al considerarla de fácil manejo (gran tamaño de las abejas, numerosas reinas vírgenes para la propagación de colonias) y con una excelente producción de miel (Villanueva et al., 2015b). La miel era un producto especialmente valorado debido a sus propiedades medicinales y a su uso en la elaboración de bebidas para las ceremonias religiosas, como el Balché (Ocampo, 2013). Por estas y otras razones, “Xunan Kab” fue particularmente importante para la civilización Maya, aparte de representar una economía vital a pequeña escala (Villanueva et al., 2015b).

La Meliponicultura se extendió desde la civilización Maya en la Península de Yucatán, hacia otros grupos en Mesoamérica. En Costa Rica inició en la parte norte (Nicoya, Guanacaste) bajo la influencia de los indígenas Náhuatl hacia los indígenas Chorotegas (Aguilar et al., 2013). Según Willie (1976), la especie más usada por nuestros campesinos e indígenas para explotar su miel y cera fue *M. beecheii* conocida comúnmente como “Jicote gato”, debido a que sus ojos presentan una coloración verdusca. Morfológicamente se caracteriza por ser una especie de tamaño grande (10 a 11 mm) y de forma robusta en comparación con las demás abejas nativas sin aguijón. Está densamente cubierta de pelos largos en la parte superior de la cabeza y el tórax. Poseen bandas amarillentas bien definidas en el abdomen y el resto de su cuerpo es de tonalidad amarillo oscuro (Espinoza et al., 2015).

El Jicote gato, prefiere bosques maduros, tanto para obtener recursos alimenticios como para anidar y selecciona ramas de árboles con un diámetro superior a 25 cm (Cairns et al., 2005; Villanueva et al., 2015a; Villanueva et al., 2015b). Esto la convierte en una

especie susceptible a áreas disturbadas, por lo que se ha reportado una importante disminución de sus poblaciones (naturales y manejadas), principalmente en México (Cairns et al., 2005; Villanueva et al., 2015a; Villanueva et al., 2015b), así como en Cuba (Ravelo et al., 2014a) y en Costa Rica (Aguilar et al., 2013). Lo anterior, se atribuye a una combinación de factores, entre ellos la deforestación, la competencia por recursos con *Apis mellifera*, el inadecuado manejo de las abejas por parte de personas sin experiencia y la excesiva extracción de miel (Cairns et al., 2005; Villanueva et al., 2015b). A esto se podría sumar, el uso intensivo de insecticidas, entre ellos el fipronil, considerado altamente tóxico para las abejas nativas, ya que perjudica las funciones esenciales de pecoreo (de Morais et al., 2018).

Al mismo tiempo, es importante mencionar que *M. beecheii* es una especie susceptible a plagas y en la meliponicultura requiere un manejo cuidadoso (Shanahan y Guzmán, 2017). Por tanto, otras prácticas humanas como el traslado de colonias a distintas regiones fuera de su hábitat natural, representa un factor más de riesgo para esta abeja, ya que podría provocar un impacto negativo en su genética y el éxito reproductivo, proliferación de enfermedades, alimentación inadecuada y finalmente un problema de conservación de la biodiversidad (Byatt et al., 2015; Aguilar et al., 2020).

2.3. Importancia de los recursos néctar y polen como alimento para *M. beecheii*

En el trópico hay una diversidad de especies botánicas con flor, entre ellas árboles, arbustos, hierbas, bejucos, lianas y cultivos agrícolas, que proporcionan néctar y polen a las abejas, cuyos recursos representan la principal recompensa para estos insectos (Kajobe, 2013). La mayor actividad por parte de los meliponinos en la búsqueda de recursos se lleva a cabo durante las horas de la mañana y disminuye alrededor del mediodía (Di Trani y Villanueva, 2018). Según Hrnir y Maia (2013), las especies del género *Melipona* son las primeras abejas sin aguijón que inician su pecoreo temprano en la mañana, incluso algunas de ellas inician su actividad antes del amanecer y a baja temperatura ambiental, lo que podría deberse a su mayor tamaño corporal en comparación con otras especies de abejas sin aguijón.

La dinámica de búsqueda y selección de alimentos que realizan los meliponinos depende tanto de factores internos como externos de los nidos. Los factores internos están relacionados con la cantidad de alimento almacenado (especialmente polen) y la cantidad de cría presente. En los factores externos, intervienen la disponibilidad de recursos, el clima y la estacionalidad. Cuando las condiciones en el campo son favorables, recolectan un excedente de alimentos que les permite sobrevivir en los periodos de escasez (Di Trani y Villanueva, 2018).

2.3.1. Importancia del polen

El polen representa la principal fuente natural de proteína para las abejas y es utilizado especialmente en la alimentación de su estadio larval, por lo que su búsqueda se intensifica cuando aumenta el número de crías (Di Trani y Villanueva, 2018). También, se ha observado una correlación positiva entre la cantidad de polen almacenado y la producción de machos y reinas vírgenes, en colonias de abejas sin aguijón (van Veen et al., 2004).

Además de proteínas, el polen contiene lípidos, esteroides, vitaminas (A, E) y minerales (Zn, Cu, Fe), que satisfacen los requerimientos nutricionales (Kajobe, 2013). Se considera que la composición química y el valor nutritivo del polen, tiene efecto sobre el crecimiento de la cría, el tamaño y la longevidad de las colonias (Roulston et al., 2000). Como fuentes de proteína elegidas por *M. beecheii*, varios autores mencionan especies botánicas de la familia *Fabaceae*, *Melastomataceae* y *Solanaceae*, principalmente (Landaverde et al., 2004; Fonte et al., 2012; Leal y León 2013; Villanueva et al., 2018).

2.3.2. Importancia del néctar

El néctar aporta carbohidratos a la dieta de los meliponinos, las obreras lo toman de las flores y lo llevan a su nido donde lo deshidratan, añaden enzimas y lo transforman en miel. Asimismo, lo mezclan con polen para proporcionarlo a la cría y otra parte lo transforman en sus glándulas secretoras abdominales para producir cera (Kajobe, 2013). El néctar contiene agua, azúcares, aminoácidos, sustancias volátiles, entre otros compuestos (Pacini y Nepi, 2007). Las concentraciones de azúcar en el néctar, varían

significativamente, tanto dentro como entre especies botánicas, lo cual podría estar relacionado con la hora del día y los factores ambientales, entre ellos la temperatura y la humedad (Nicolson y Thornburg, 2007). Por tanto, la frecuencia de los visitantes para la recolección de néctar se ha correlacionado con la cantidad de azúcar y componentes químicos presentes (Kajobe, 2013). Algunos autores señalan que la concentración óptima de azúcares en el néctar para las abejas sin aguijón, específicamente las del género *Melipona*, es alrededor de 60% (Nicolson, 2007).

En un estudio realizado en Costa Rica, Biesmeijer y colaboradores (1999), encontraron una concentración máxima de azúcar de 65.4% y 72.4%, en el néctar colectado por *Melipona costaricensis* y *M. beecheii*, respectivamente. Estos mismos autores sugieren, que la concentración de azúcar en el néctar colectado, podría deberse a varios factores entre ellos, el clima local, las necesidades específicas de las abejas sociales (termorregulación de la colonia, regulación de la humedad), y la elección de las plantas como fuente alimenticia. Dentro de las familias botánicas que proporcionan néctar y se han reportado en diversos estudios como un recurso importante visitado por *M. beecheii* se pueden mencionar: *Acanthaceae*, *Asteraceae*, *Burseraceae*, *Fabaceae* y *Myrtaceae* (Biesmeijer et al., 1999; Arce et al., 2001; Catzín et al., 2009; Fonte et al., 2012; Leal y León 2013; Fonte et al., 2013; Quezada-Euán, 2018; Villanueva et al., 2018).

3. Materiales y Métodos

3.1. Sitio de estudio

La investigación se llevó a cabo en el cantón de Atenas, provincia de Alajuela, específicamente en un meliponario ubicado en el distrito Jesús, a una altitud de 900 msnm, con una temperatura promedio anual de 23.5°C y una precipitación promedio anual de 1955.7 mm (IMN, 2020). Definido como bosque húmedo premontano según la clasificación de las zonas de vida de Holdridge (Bonilla, 2018). Estos bosques se consideran alterados y reducidos en Costa Rica, debido a que se ubican principalmente dentro del Valle Central (Cascante y Estrada, 2001).

3.2. Muestreo de polen

Con el fin de determinar las plantas que proporcionan polen, se muestreó las cargas de polen transportadas en las corbículas por las abejas obreras pecoreadoras, en el momento de su ingreso al nido, en tres colmenas de la especie *M. beecheii*, situadas dentro de un mismo meliponario. Durante febrero a junio 2021, se colectaron con una red entomológica, aproximadamente 10 abejas por colmena por mes, realizando muestreos a intervalos de 15 días. Cada abeja colectada se introdujo en una pequeña jaula (utilizando una jaula diferente por colmena) (Anexo 1), y con un palillo de dientes limpio, se removió la carga de polen de su corbícula y se depositó en un tubo eppendorf estéril, el cual se almacenó en refrigeración (3°C) hasta su análisis. Las abejas muestreadas fueron liberadas nuevamente.

Los muestreos se realizaron a una temperatura promedio de 23°C y una humedad de 67%, entre las 7:00 am y 9:30 am, período en el cual se observó una mayor cantidad de obreras colectando polen, como lo reportan Biesmeijer y Tóth (1998), por lo general *M. beecheii* es más activa en el acarreo de polen por 1 a 3 horas, durante las 5:00 am hasta las 9:00 am. A esto se suma la biología de las flores, ya que la antesis ocurre comúnmente en las primeras horas del día (5:00 a 7:00 am) (Fidalgo y Kleinert, 2009). Aun así, temprano en la mañana, en algunas flores los granos de polen están húmedos y permanecen aglutinados en las anteras, por lo que requieren un aumento de la temperatura ambiental, para que seque y atraiga a los polinizadores (Pereira et al., 2011).

Adicionalmente, se realizó dos muestreos por colmena, del polen almacenado en los nidos de *M. beecheii*, un muestreo se llevó a cabo en la época seca (abril 2021) y el otro en la época lluviosa (junio 2021). Para ello, se seleccionó un pote del interior de cada colmena (de construcción reciente), e introduciendo una pajilla de papel hacia lo profundo del pote (Anexo 2), se tomó una porción de polen (2,6 cm de profundidad promedio y 5 mm de diámetro). La muestra se almacenó en refrigeración (3°C) hasta su análisis.

3.3. Muestreo de miel

Para conocer el origen botánico de la miel de *M. beecheii*, de cada colonia se tomó una muestra de 30 ml de miel con la ayuda de una jeringa estéril. Cada muestra se almacenó en un frasco estéril y debidamente etiquetado. En total se realizaron dos muestreos por colmena, uno en la época seca (abril 2021) y otro en la época lluviosa (junio 2021).

3.4. Análisis melisopalinológico

Para el análisis del polen contenido en la miel, así como el de las cargas de cada abeja muestreada y el de los potes, se utilizó el medio denominado: tinción con safranina en gel de glicerina (Sánchez, 2001), con el cual la miel debe centrifugarse y decantarse previamente. Las láminas preparadas con el polen extraído en los diferentes métodos de muestreo, se observaron al microscopio a un aumento desde 10x hasta 100x, para su identificación.

Para determinar las características microscópicas de los granos de polen, se utilizaron criterios tales como: ornamentación de las paredes externas de la exina, tamaño, forma, grado de asociación y aberturas presentes según la especie correspondiente (Barrantes et al., 2018). La identificación de especies botánicas a nivel de género y/o especie en función del grano de polen, se realizó con base en guías específicas para morfología de polen y la revisión de la colección de referencia de granos de polen, del Centro de Investigaciones Apícolas Tropicales (CINAT), de la Universidad Nacional.

3.5. Análisis de datos

Se realizó un listado que permite conocer el número total de especies botánicas, identificadas a través de los granos de polen muestreados en las cargas de las abejas y los potes, con el fin de obtener el índice de riqueza específica (S). Este índice se basa únicamente en el conteo del número total de especies obtenidas, sin tomar en cuenta la importancia de las mismas (Moreno, 2001). Para conocer las especies más dominantes del recurso polen, se calculó la abundancia proporcional (p_i), mediante la siguiente fórmula:

$$p_i = \frac{n_i}{N}$$

Donde:

n_i = Número de individuos de la misma especie.

N = Número total de individuos.

Asimismo, para representar el origen botánico de la miel de *M. beecheii*, se midió la riqueza específica, utilizando el total de especies identificadas mediante los granos de polen obtenidos al analizar la miel. Además, con el fin de determinar las especies dominantes, se cuantificaron 200 granos de polen por muestra. Las cantidades relativas se expresaron en porcentajes y se clasificaron según la frecuencia en las siguientes clases: Dominante: >45%, Secundario: 16-45%, Menor importancia: 3-15% y Traza <3% (Catzín et al., 2009; Zamora et al., 2014).

Por otra parte, para comparar entre cada colonia de *M. beecheii* las especies botánicas identificadas como recurso polínico, se realizó una Prueba exacta de Fisher usando el programa estadístico Minitab, y de esta forma se comprobó las diferencias en cuanto a las preferencias alimenticias asociadas al recurso polen.

4. Resultados y Discusión

4.1. Riqueza específica

Al realizar el análisis melisopalinológico de las cargas de las obreras, los potes de polen y la miel, en las tres colmenas de *M. beecheii*, ubicadas en Barrio Jesús de Atenas, se obtuvo una riqueza específica (S) de 48 especies botánicas, la mayoría de ellas (36), se encontraron en las muestras de polen (tanto en el de las cargas de las corbículas, como el almacenado en los potes), otras especies estuvieron presentes en muestras tanto de polen como de miel, mientras que cinco tipos polínicos se encontraron exclusivamente en la miel (Tabla 1). Estas 48 especies correspondieron a 19 familias y dentro de ellas, las que presentaron una mayor diversidad fueron *Fabaceae* (11 especies), *Solanaceae* (5 especies), *Myrtaceae* (4 especies) y *Euphorbiaceae* (4 especies) (Tabla 1).

Esta diversidad de plantas identificada en las colmenas de *M. beecheii*, demuestra la amplitud de fuentes florales que requieren las abejas sin aguijón como recurso alimenticio para mantener una producción constante de cría durante todo el año, ya que al ser eusociales, se mantienen activas por largos periodos y forman colonias permanentes con un gran número de individuos (Ramalho et al., 2007; Absy et al., 2018). En el caso de *M. beecheii* se menciona una población adulta desde 500 hasta 2500 abejas por colmena (van Veen y Arce, 1999).

Además, la mayor parte de plantas identificadas en su dieta, son nativas, lo que refleja el posible valor en el servicio de polinización, que brinda *M. beecheii* a la flora local. Por tanto, es de suma importancia la conservación de estas especies botánicas para mantener la interacción entre las plantas y sus polinizadores, favoreciendo de esta manera los servicios ecosistémicos, debido a que las abejas constituyen el grupo de polinizadores más importante para el bosque tropical (Arce et al., 2001).

Tabla 1. Total de especies identificadas y su importancia, al analizar el polen en cargas de obreras, potes de polen y miel de *M. beecheii*, en Atenas, Alajuela.

Nombre científico	Nombre común	Familia	Polen cargas	Potes polen	Miel
<i>Bravaisia integerrima</i>	Mangle blanco	<i>Acanthaceae</i>	T	T	T
<i>Conyza bonariensis</i>	Cola de caballo	<i>Asteraceae</i>	T	T	-
<i>Tridax procumbens</i>	Hierba de toro	<i>Asteraceae</i>	T	-	-
<i>Amphilophium paniculatum</i>	Bejuco de fierro	<i>Bignoniaceae</i>	T	T	-
<i>Tabebuia ochraceae</i>	Cortez amarillo	<i>Bignoniaceae</i>	-	T	-
<i>Tabebuia rosea</i>	Roble de sabana	<i>Bignoniaceae</i>	-	-	T
<i>Cordia alliodora</i>	Laurel	<i>Boraginaceae</i>	T	-	-
<i>Cordia panamensis</i>	Muñeco blanco	<i>Boraginaceae</i>	T	-	-
<i>Bursera simaruba</i>	Indio desnudo	<i>Burseraceae</i>	T	-	-
<i>Acalypha</i> sp.	Acalifa	<i>Euphorbiaceae</i>	-	T	-
<i>Codiaeum</i> sp.	Croton	<i>Euphorbiaceae</i>	-	T	-
<i>Manihot esculenta</i>	Yuca	<i>Euphorbiaceae</i>	-	T	-
<i>Ricinus communis</i>	Higuerilla	<i>Euphorbiaceae</i>	MI	-	-
<i>Albizia guachapele</i>	Guayaquil	<i>Fabaceae</i>	T	-	-
<i>Caesalpinia pulcherrima</i>	Hojasen	<i>Fabaceae</i>	T	-	-
<i>Cassia grandis</i>	Carao	<i>Fabaceae</i>	T	-	-
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	Guanacaste	<i>Fabaceae</i>	T	-	-
<i>Inga vera</i>	Guaba	<i>Fabaceae</i>	T	T	-
<i>Lonchocarpus</i> sp.	Chaperno	<i>Fabaceae</i>	-	-	T
<i>Mucuna</i> sp.	Mucuna	<i>Fabaceae</i>	-	T	-
<i>Inga</i> sp.	Guaba	<i>Fabaceae</i>	T	T	-
<i>Samanea saman</i>	Cenízaro	<i>Fabaceae</i>	T	-	-
<i>Senna obtusifolia</i>	Dormilona	<i>Fabaceae</i>	T	T	-
<i>Senna</i> sp.	-	<i>Fabaceae</i>	-	T	-
<i>Casearia</i> sp.	-	<i>Flacourtiaceae</i>	-	T	-
<i>Bombacopsis quinata</i>	Pochote	<i>Malvaceae</i>	T	-	-
<i>Sterculia apetala</i>	Panamá	<i>Malvaceae</i>	-	T	-
<i>Miconia argentea</i>	Santamaría	<i>Melastomataceae</i>	MI	-	MI
<i>Tibouchina</i> sp.	Arbusto de gloria	<i>Melastomataceae</i>	SE	SE	D
<i>Trichilia havanensis</i>	Uruca	<i>Meliaceae</i>	-	T	-
<i>Brosimum alicastrum</i>	Ojoche	<i>Moraceae</i>	T	-	-
<i>Ardisia revoluta</i>	Tucuico	<i>Myrsinaceae</i>	-	-	MI
<i>Eugenia</i> sp.	-	<i>Myrtaceae</i>	T	-	-
<i>Psidium friedrichsthalianum</i>	Cas	<i>Myrtaceae</i>	T	MI	T
<i>Psidium guajava</i>	Guayaba	<i>Myrtaceae</i>	SE	SE	MI
<i>Psidium guineense</i>	Guísaro	<i>Myrtaceae</i>	MI	MI	T
<i>Passiflora</i> sp.	-	<i>Passifloraceae</i>	-	T	-
<i>Panicum</i> sp.	-	<i>Poaceae</i>	T	T	-

<i>Calicophyllum candidissimum</i>	Madroño	<i>Rubiaceae</i>	-	-	T
<i>Palicourea</i> sp.	-	<i>Rubiaceae</i>	-	-	T
<i>Psychotria acuminata</i>	-	<i>Rubiaceae</i>	-	T	-
<i>Paullinia</i> sp.	-	<i>Sapindaceae</i>	T	-	-
<i>Serjania</i> sp.	-	<i>Sapindaceae</i>	T	-	-
<i>Cestrum</i> sp.	Zorrillo	<i>Solanaceae</i>	-	T	SE
<i>Physalis angulata</i>	-	<i>Solanaceae</i>	-	T	-
<i>Solanum</i> sp.	-	<i>Solanaceae</i>	SE	MI	-
<i>Solanum torvum</i>	-	<i>Solanaceae</i>	-	MI	-
<i>Solanum hayesii</i>	-	<i>Solanaceae</i>	-	T	-

Número total de especies (S)

48

Abreviaturas: (D) Dominante: >45%, (SE) Secundario: 16-45%, (MI) Menor importancia: 3-15% y (T) Traza <3%. (S) Riqueza específica.

4.2. Análisis del recurso polen

Al analizar las cargas de polen de las obreras durante febrero a junio, se encontró representando más del 98% del polen observado en una carga, un total de 13 plantas pertenecientes a seis familias. De estas, *Myrtaceae*, *Melastomataceae* y *Solanaceae*, resultaron de mayor importancia, debido a que las especies más dominantes fueron *Psidium guajava*, *Tibouchina* sp., y *Solanum* sp., con una abundancia proporcional de 0.33, 0.25 y 0.21, respectivamente (Tabla 2), observándose sus granos de polen en la mayor parte de las láminas examinadas (Figura 1). Los resultados sobre estas tres familias botánicas, reafirman los diversos reportes de su importancia como fuentes de alimento para las diferentes especies de abejas sin aguijón del género *Melipona* (Ramalho et al., 2007; Obregón, 2011; Pinto da Luz et al., 2011; Villanueva et al., 2018; Garzón, 2019; da Silva et al., 2020).

A pesar de que se conoce que las obreras pecoreadoras transportan en sus corbículas granos de polen de una sola especie de planta (Slaa y Biesmeijer, 2003), en este caso se identificó otros tipos polínicos dentro de una misma carga de polen, los cuales fueron considerados minoritarios o traza, debido a que representaban menos del 2% del total de polen observado en la carga. Dentro de estos se pueden mencionar *Cordia alliodora* y *Serjania* sp. (Tabla 1) (Anexo 3). Esto coincide con estudios realizados en Colombia, en los

que reportan *C. alliodora* y varias especies del género *Serjania* spp., como recursos alimenticios minoritarios utilizados por *Melipona eburnea* (Obregón, 2011; Garzón, 2019). Por otro lado, investigaciones anteriores realizadas en Centroamérica, señalan a *C. alliodora* como fuente importante no sólo de polen, sino también de néctar para la abeja nativa *M. beecheii* (Landaverde et al., 2004).

Otro de los tipos polínicos que se encontró únicamente como traza dentro de las cargas de las obreras fue *Bursera simaruba* (Tabla 1) (Anexo 3), lo que resultó contrario a otras investigaciones realizadas en colonias de *M. beecheii*, en las que se observó una marcada preferencia de esta abeja hacia las flores de *B. simaruba*, y se considera un recurso alimenticio primordial (Fonte et al., 2012; Villanueva et al., 2018). De la misma forma, otros autores refieren este árbol como proveedor de polen y néctar para *M. beecheii* (Quezada-Euán, 2018; Ramírez et al., 2018), así como sitio para anidar (Aguilar et al., 2013; Ravelo et al., 2014b).

Con respecto a la abundancia de las especies identificadas en los análisis de los potes de polen, los resultados fueron similares a lo encontrado en las cargas de las obreras, ya que entre las especies más abundantes se encontró *Tibouchina* sp. (0.34), *P. guajava* (0.33) y *Solanum* sp. (0.07), seguido de otros estratos arbóreos como *Psidium guineense* (Guísaro) y *Psidium friedrichsthalianum* (Cas) (Tabla 3).

Según los resultados obtenidos y de acuerdo con la literatura consultada, las abejas sin aguijón son generalistas en sus patrones de forrajeo, ya que como grupo de insectos sociales colectan alimento de muchas plantas diferentes todo el año, para subsistir (Michener, 2007; Henao, 2019). Sin embargo, a menudo muestran preferencias distintivas y se encuentran en flores particulares (Biesmeijer y Slaa, 2004; Michener, 2007). Como se observó en el presente estudio, *M. beecheii* visitó una gran diversidad de plantas, no obstante, hubo una distinción hacia ciertas especies botánicas de las familias *Myrtaceae*, *Melastomataceae* y *Solanaceae*, compartiendo estas dos últimas la característica de sus flores con anteras poricidas, lo que hace necesario un mecanismo de vibración para que el polen sea extraído, es decir, dependen de una polinización por zumbido (Hokche y Ramírez, 2006; Mendoza y Ramírez, 2006; Garzón, 2019; Vallejo-Marín, 2019).

La polinización por vibración o zumbido (“buzz-pollination”), hace referencia a la capacidad que tienen algunas abejas de liberar el polen de las anteras de las flores, a través de vibraciones en su tórax (Rosi-Denadai et al., 2020). Este comportamiento de pecoreo se encuentra en el género *Melipona* (Michener, 2007; Rosi-Denadai et al., 2020), señalado como un polinizador eficiente en cultivos que requieren ser polinizados por zumbido (Caro et al., 2017). Lo anterior, podría justificar las preferencias observadas por parte de *M. beecheii* hacia dichas familias botánicas. Igualmente, se ha reportado que la polinización por vibración es común en algunas especies de la familia *Myrtaceae*, especialmente en aquellas que tienen anteras poricidas, lo cual se determinó al comprobar que sus principales visitantes son abejas que presentan esta característica en su patrón de pecoreo (Fidalgo y Kleinert, 2009; Proença, 2009).

Es evidente la preferencia por parte de *M. beecheii* hacia la familia *Myrtaceae*, al identificarse *P. guajava* como recurso polen, en una alta proporción en las cargas (Tabla 2), así como en los potes (Tabla 3). Esto coincide con estudios realizados en Cuba, los cuales demuestran que *M. beecheii* presenta preferencias hacia las flores de Guayaba (Fonte et al., 2012; Leal y León 2013; Álvarez et al., 2017). Asimismo en México, al analizar tanto potes de polen como de miel, se encontró esta especie botánica dentro del estrado arbóreo más importante utilizado como fuente de alimento por dicha abeja (Quezada-Euán, 2018; Ramírez et al., 2018). Por tanto, se puede decir que *P. guajava* es de gran interés para *M. beecheii*, ya que provee ambos recursos alimenticios y se ha reportado que ofrece sitios de anidación (Arce et al., 2001; Aguilar et al., 2013; Ravelo et al., 2014b).

Además, como se mencionó anteriormente, se identificaron otras Mirtáceas, entre ellas *P. guineense* y *P. friedrichsthalianum*, en las cargas de las obreras, los potes e incluso en pequeñas proporciones en la miel (<3%). Esto reafirma la gran relevancia que se atribuye a la familia *Myrtaceae* en su producción de néctar y polen como recompensa, para las abejas nativas del género *Melipona*, e incluso para las abejas melíferas (Villanueva et al., 2018; Nascimento y Carvalho, 2019). Por tanto, cultivar estas especies de árboles de la familia *Myrtaceae*, es una muy buena opción para proporcionar recursos a las abejas, debido a que están ampliamente distribuidos en nuestro país, por lo que se adaptan a diversas zonas, desde el nivel del mar hasta aproximadamente 2500 metros de altura,

florece durante todo el año y se reproducen fácilmente por medio de sus semillas (Arce et al., 2001; Viquez y Sánchez, 2020).

Por otra parte, algunos géneros en las Mirtáceas, entre ellos *Psidium*, producen frutos comestibles, ricos en vitamina C (Mitra et al., 2012), que además, tienen importancia ecológica: son alimento para una gran diversidad de animales silvestres, comercial: se utilizan en la industria alimentaria para la elaboración de jugos, jaleas, entre otros, y medicinal: especialmente los frutos de Guayaba se consumen contra dolores estomacales (Rodríguez, 2017), y se dice que tienen acción contra patógenos intestinales (Mitra et al., 2012). El árbol de *P. guajava*, también se conoce por ser ampliamente utilizado como sombra en cafetales de todo Centroamérica, debido a sus beneficios medioambientales (Watton, 2020). Mientras que sería conveniente conservar al Guísaro, ya que se considera una especie en peligro de extinción (Viquez y Sánchez, 2020).

En cuanto al resultado de dominancia de la familia *Melastomataceae*, se obtuvo tanto en el polen analizado (Tabla 3), como en la miel (sección 4.3), lo cual está relacionado con otras investigaciones. Estudios realizados en Brasil mencionan que las principales fuentes de alimento para las abejas del género *Melipona* spp. incluyen plantas de la familia *Melastomataceae* (Ramalho et al., 1989; Pinto da Luz et al., 2011; Barth et al., 2018). De la misma forma, en Colombia se observó preferencias en el forrajeo por parte de *Melipona eburnea* hacia esta familia botánica (Henao, 2019), y en Costa Rica se menciona que ofrece recursos poliníferos importantes para *M. beecheii* (Landaverde et al., 2004).

Otra de las familias botánicas que sobresale en su aporte de polen a *Melipona*, es *Solanaceae* (Pinto da Luz et al., 2011; Villanueva et al., 2018; da Silva et al., 2020), y el género con mayor número de especies es *Solanum* (Sierra et al., 2015), el cual resultó entre los más dominantes con una abundancia igual y superior al 7% en cargas y potes (Tabla 2 y 3). Esto concuerda con investigaciones realizadas en México, en las cuales se analizó los granos de polen almacenado por *M. beecheii* dentro de sus nidos y se encontró diversas especies de *Solanum*, como *S. verbascifolium*, *S. americanum*, *S. lanceolatum*, *S. lanceifolium* y *S. torvum*, entre los recursos preferidos como fuente de proteína (Ramírez et al., 2018; Villanueva et al., 2018), e incluso se han encontrado sus granos de polen en la miel (Quezada-Euán, 2018, López et al., 2020).

Tabla 2. Abundancia proporcional de las principales especies botánicas identificadas en las cargas de polen de las obreras.

Especie	Familia	Frecuencia observada	Abundancia proporcional
<i>Psidium guajava</i>	<i>Myrtaceae</i>	54	0.33
<i>Tibouchina</i> sp.	<i>Melastomataceae</i>	42	0.25
<i>Solanum</i> sp.	<i>Solanaceae</i>	34	0.21
<i>Miconia argentea</i>	<i>Melastomataceae</i>	11	0.07
<i>Psidium guineense</i>	<i>Myrtaceae</i>	6	0.04
<i>Ricinus communis</i>	<i>Euphorbiaceae</i>	6	0.04
<i>Cassia grandis</i>	<i>Fabaceae</i>	3	0.02
<i>Eugenia</i> sp.	<i>Myrtaceae</i>	3	0.02
<i>Psidium friedrichsthalianum</i>	<i>Myrtaceae</i>	2	0.01
<i>Brosimum alicastrum</i>	<i>Moraceae</i>	1	0.01
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	<i>Fabaceae</i>	1	0.01
<i>Inga vera</i>	<i>Fabaceae</i>	1	0.01
<i>Samanea saman</i>	<i>Fabaceae</i>	1	0.01

Los granos de polen de las especies que presentaron una abundancia proporcional ≤ 0.07 se muestran en el anexo 3.

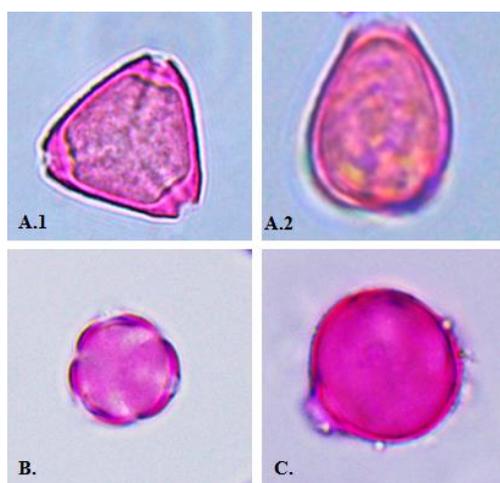


Figura 1. Principales granos de polen identificados en las cargas de las obreras pecoreadoras de *M. beecheii*, vistos a 100x. A.1. *Psidium guajava* (vista polar), A.2. *P. guajava* (vista ecuatorial), B. *Tibouchina* sp. (vista polar), C. *Solanum* sp. (vista polar).

Tabla 3. Abundancia proporcional de las principales especies botánicas observadas en los potes de polen.

Especie	Familia	Frecuencia observada	Abundancia proporcional
<i>Tibouchina</i> sp.	<i>Melastomataceae</i>	205	0.34
<i>Psidium guajava</i>	<i>Myrtaceae</i>	198	0.33
<i>Solanum</i> sp.	<i>Solanaceae</i>	39	0.07
<i>Psidium guineense</i>	<i>Myrtaceae</i>	35	0.06
<i>Psidium friedrichsthalianum</i>	<i>Myrtaceae</i>	25	0.04
<i>Solanum torvum</i>	<i>Solanaceae</i>	24	0.04
<i>Physalis angulata</i>	<i>Solanaceae</i>	15	0.03
<i>Acalypha</i> sp.	<i>Euphorbiaceae</i>	10	0.02
<i>Sterculia apetala</i>	<i>Malvaceae</i>	9	0.02
<i>Bravaisia integerrima</i>	<i>Acanthaceae</i>	7	0.01
<i>Inga</i> sp.	<i>Fabaceae</i>	6	0.01
<i>Senna obtusifolia</i>	<i>Fabaceae</i>	6	0.01
<i>Senna</i> sp.	<i>Fabaceae</i>	3	0.01
<i>Casearia</i> sp.	<i>Flacourtiaceae</i>	3	0.01
<i>Psychotria acuminata</i>	<i>Rubiaceae</i>	3	0.01

Las 11 especies restantes encontradas en los potes (Tabla 1), presentaron una abundancia proporcional inferior a 1%.

Por otro lado, si se comparan las especies botánicas identificadas como recurso polínico entre las tres colmenas, se puede decir que en los análisis de las cargas de las obreras, las colmenas 1 y 2 colectaron una mayor proporción del recurso Guayaba, 38% y 49% respectivamente, en comparación con la colmena 3 (11%) ($p < 0.05$), mientras que esta última prefirió colectar polen de *Miconia argentea* (15%), en relación con la colmena 1, la cual no presentó ningún resultado para este tipo polínico. En cuanto a las demás plantas identificadas en las cargas, entre ellas *Tibouchina* sp. y *Solanum* sp., no se encontró diferencias en la proporción de su colecta entre las colmenas (Figura 2).

Asimismo, al comparar los tipos polínicos identificados en sus potes, coinciden con los resultados de las cargas, las preferencias hacia *P. guajava* por parte de las colmenas 1 y 2 con respecto a la 3, representando la Guayaba un 44% del total de recursos visitados en la colmena 1, un porcentaje significativamente mayor en la 2 (55%) ($p < 0.05$), mientras que no se encontró en la colmena 3 (Figura 3). A su vez, esta última colmena tuvo una alta

preferencia por *Tibouchina* sp., ya que le correspondió más del 60% del polen encontrado ($p < 0.05$). Otra de las diferencias que se puede resaltar es la mayor proporción de *Solanum* sp., colectada por la colmena 1 y 3, en comparación con la colmena 2. Del tipo *P. guineense*, se encontraron proporciones significativamente diferentes entre las tres colmenas (Figura 3).

Estos resultados muestran que la mayoría de plantas utilizadas como fuente de polen por parte de *M. beecheii* en la zona de estudio, son similares en las tres colmenas analizadas. No obstante, algunas de estas mismas plantas fueron colectadas en proporciones muy distintas entre una colmena y otra, lo que indica que hay una asociación entre la colonia y las especies visitadas. Por lo cual, existe evidencia en contra de la hipótesis nula y se confirma una diferencia en las preferencias alimenticias asociadas al recurso polen entre las tres colmenas, aun cuando están ubicadas en el mismo sitio. Esto podría estar relacionado con la constancia floral de las abejas.

La constancia floral se puede definir como la tendencia de las abejas a restringir sus visitas hacia las flores de una misma especie o morfología, sin tomar en cuenta los recursos que ofrecen otras plantas (Slaa y Biesmeijer, 2003). Según Michener (2007), la constancia la aprende cada abeja de forma individual, puede diferir entre individuos de la misma especie en el mismo momento y lugar, y cambiar si hay nuevos recursos. Debido a que en la constancia floral influyen varios factores entre ellos la diversidad de flores disponibles, la distribución espacial de los mismos tipos de flores y la cantidad de la recompensa (Slaa y Biesmeijer, 2003).

Además, en los meliponinos la comunicación para dirigirse a una fuente específica de alimento, depende de la especie de abeja y ocurre desde el interior de cada nido (por trofalaxis, movimientos, sonidos), hasta el exterior, a través de feromonas (Aguilar, 2004; Sánchez y Vandame, 2013), lo que sugiere que podrían presentarse distinciones entre las colmenas al seleccionar las plantas. Algunas de estas distinciones fueron reportadas también por Biesmeijer y colaboradores (1999), quienes observaron que una colonia de *M. beecheii* en particular, utilizó una mayor diversidad de plantas como recurso alimenticio, en comparación con otras colonias de su misma especie.

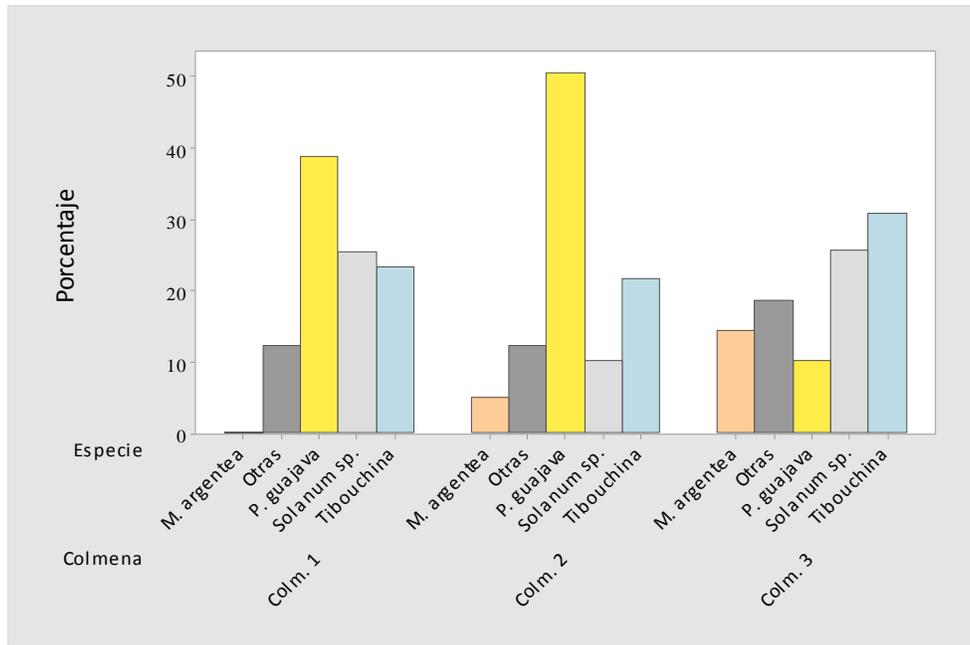


Figura 2. Principales plantas identificadas por colmena al analizar las cargas de polen de las obreras. “Otras” representa 9 especies con proporciones iguales e inferiores a 4%.

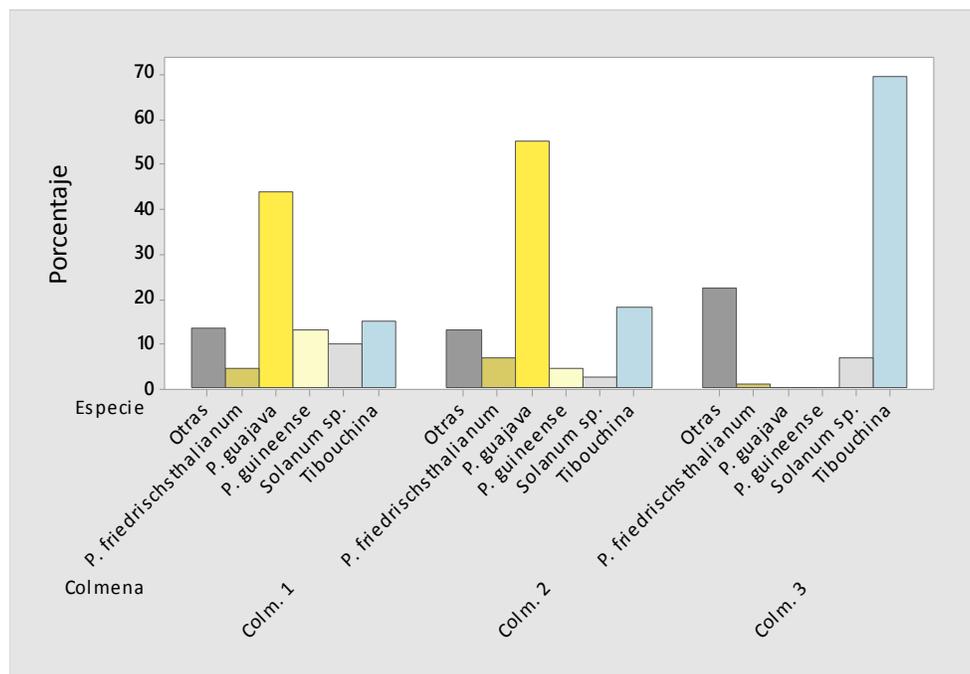


Figura 3. Principales plantas identificadas por colmena al analizar el polen de sus potes. “Otras” representa 21 especies con proporciones iguales e inferiores a 4%.

4.3. Análisis de la miel

Al analizar la miel, se identificó un total de 12 especies botánicas utilizadas por *M. beecheii* como fuente de néctar (Tabla 1). Las familias más representativas, al igual que en el recurso polínico, fueron *Melastomataceae*, *Solanaceae* y *Myrtaceae*. Dentro de estas, *Tibouchina* sp., fue la más abundante representando un 47% del total de especies, seguido de *Cestrum* sp. con un 21% y *P. guajava* con un 14%, cuyos granos de polen se encontraron en las tres colmenas. Además, las mieles de la colmena 1 y 3, resultaron monoflorales con una frecuencia superior al 45% de polen de *Tibouchina* sp., igualmente coinciden al coleccionar néctar de *Cestrum* sp. y *P. guajava* en frecuencias similares (secundaria y menor importancia, respectivamente). Por otro lado, la colmena 2 difirió al presentar miel polifloral y coleccionar néctar del estrato arbóreo *Ardisia revoluta* (Figura 4).

Es importante resaltar, que la familia *Solanaceae* se caracteriza por sus flores hermafroditas, con anteras poricidas que requieren polinización por vibración (Hokche y Ramírez, 2006). Según Roulston et al. (2000), esto implica un énfasis en la recompensa del polen y con ello la pérdida de néctar floral. Sin embargo, se reporta que algunas Solanáceas ofrecen néctar abundante a los polinizadores, entre ellas las del género *Cestrum* (Ramírez, 2013; Kerchner, 2019), segundo más diverso de la familia (Ramírez, 2013). Asimismo, se distingue por ofrecer polen a los polinizadores (Ruano et al., 2015; Villanueva et al., 2018). Esto, se relaciona con el presente estudio, ya que *Cestrum* sp., significó una fuente de néctar para las tres colmenas. En una investigación anterior en El Salvador, mencionan este género dentro de las plantas más importantes al proporcionar néctar y polen a *M. beecheii* (Ruano et al., 2015).

Al igual que en las Solanáceas, la mayoría de especies de la familia *Melastomataceae* ofrecen principalmente polen como recompensa y debido a sus anteras poricidas requieren polinización por vibración (Mendoza y Ramírez, 2006). Esto se ha visto como una especialización para proteger el polen, asegurando que sea recolectado por las abejas capaces de vibrar. A pesar de este enfoque en el recurso polínico, algunas Melastomatáceas también son nectaríferas, desarrollando otras estrategias para atraer polinizadores, entre ellas se conocen las plantas de los géneros *Miconia* y *Tibouchina* (Galarda et al., 2008).

El primer informe relacionado con la producción de néctar en *Melastomataceae*, fue en el año 1896 sobre *Tibouchina* (Galarda et al., 2008), género con la distribución más amplia de las Melastomatáceas neotropicales (desde el Noroeste de México, hasta el Norte de Argentina y Paraguay), y con un gran número de especies (aproximadamente 350) (De Santiago, 2009), las cuales tienen importancia ornamental por la belleza y colorido de las flores (da Silva, 2006; Mendoza y Ramírez, 2006), y en su mayoría, son polinizadas por abejas (Galarda et al., 2008). La relevancia de *Tibouchina* como recurso alimenticio para estas y su polinización, se comprueba en varios estudios que resaltan a las abejas de la familia *Apidae*, de tamaño superior a 10 mm, por ser los polinizadores más eficientes (da Silva, 2006; Franco et al., 2011; Pereira et al., 2011; Brizola et al., 2012).

Específicamente, para las abejas nativas del género *Melipona* hay reportes de su importancia como fuente de néctar y polen en la región neotropical, desde inicios de los años 90 (Ramalho et al., 1990). Un estudio realizado en Brasil menciona el polen de *Tibouchina* entre los más frecuentes (>45%), al analizar potes de la abeja *Melipona capixaba* (Pinto da Luz et al., 2011). En Colombia, se reportó *Tibouchina longifolia* entre los principales recursos, tanto de polen como de néctar, utilizados por *Melipona eburnea* (Obregón, 2011). Esto coincide con lo obtenido en el presente estudio, en el cual *Tibouchina* sp., fue una de las especies más importantes como recurso de polen y néctar para *M. beecheii* en la zona de Atenas, presentando proporciones iguales y superiores al 25% en las cargas de las abejas y los potes, así como más del 45% en la miel de dos colmenas (monofloral). La producción de miel monofloral, parece ser una característica sobresaliente en abejas del género *Melipona* (Catzín et al., 2009; Obregón, 2011; López et al., 2020).

Otra especie de *Melastomataceae* que se identificó en las cargas de las obreras, con una abundancia proporcional de 0.07 (Tabla 2), y con una frecuencia promedio en la miel de 4% (Figura 4), fue *M. argentea*, cuya relevancia como proveedora de recursos alimenticios a las abejas ha sido citada en diversos estudios. En Costa Rica Barquero y colaboradores (2019), señalan que *M. argentea* provee polen con un 20% de importancia a la abeja nativa *Trigona fulviventris*, en el Parque Nacional Guanacaste. Mientras que como fuente de néctar, *M. argentea* se ha reportado en mieles de diferentes especies de abejas,

principalmente en México, entre ellas *Scaptotrigona mexicana* y *Apis mellifera* en Puebla (Ramírez-Arriaga y Martínez- Hernández, 2007), mieles monoflorales de *A. mellifera* en Oaxaca (Ramírez-Arriaga et al., 2011), así como miel de *M. beecheii* en Chiapas (López et al., 2020). En Costa Rica se encontró que *M. argentea* fue uno de los principales recursos botánicos que proporcionó néctar, en mieles analizadas de *M. costaricensis* y *M. beecheii* con un destacado efecto antimicrobiano (Zamora et al., 2014).

De acuerdo con la primer hipótesis planteada, se esperaba que la familia *Fabaceae*, representara las principales especies botánicas que proporcionan alimento a *M. beecheii* en la zona de Atenas, debido a su reconocimiento dentro de las más importantes como recurso alimenticio para esta especie de abeja (Ramalho et al., 1989; Arce et al., 2001; Fonte et al., 2013; Villanueva et al., 2018; López et al., 2020). Sin embargo, no resultó ser dominante, pero sí aportó a los valores de diversidad, ya que representó el 23% de las especies identificadas, con una importancia inferior al 3% en todos los métodos de muestreo (Tabla 1). Por tanto, se requiere realizar más muestreos a lo largo del tiempo, para determinar la selectividad de pecoreo de *M. beecheii* hacia dicha familia botánica en la zona de Atenas, ya que *Fabaceae* comprende gran diversidad de especies, hábitos (árboles, arbustos, o hierbas) y floración (Cascante y Estrada, 2012; Llamas y Acedo, 2016), lo que podría significar recursos disponibles para las abejas en diferentes épocas del año.

Asimismo, la especie *Bravaisia integerrima* (Anexo 3), se conoce como fuente importante de néctar y polen para las abejas (Arce et al., 2001; Aguilar et al., 2013). En una investigación realizada anteriormente en Costa Rica, se encontró que la mayor parte del néctar colectado por dos especies del género *Melipona* correspondió a *B. integerrima* (Biesmeijer et al., 1999). No obstante, en el presente estudio, aunque sus granos de polen se observaron al analizar la miel, las cargas de las abejas y los potes, no representó un recurso alimenticio tan relevante, ya que se encontró en una proporción inferior al 2% en todos los casos. Esto podría estar relacionado con la selectividad de pecoreo de la abeja en su sitio y la disponibilidad del recurso, pues se dice que *M. beecheii* usa una pequeña porción de las especies de flores potencialmente disponibles (Villanueva et al., 2018).

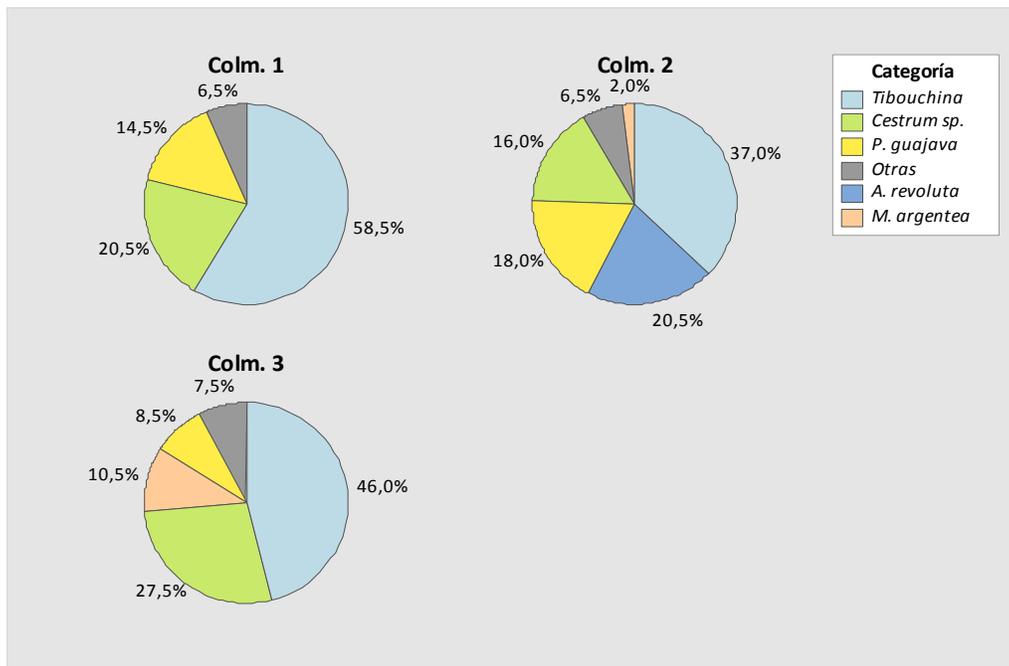


Figura 4. Origen botánico de la miel de *M. beecheii* de cada una de las colmenas analizadas. "Otras" representa 7 especies con proporciones iguales e inferiores al 2%.

5. Conclusiones

- Se rechaza la hipótesis planteada sobre la familia *Fabaceae* como principal recurso alimenticio para *M. beecheii*, en la zona de Atenas, debido a que las familias más importantes en su aporte de polen y néctar fueron *Melastomataceae*, *Myrtaceae* y *Solanaceae*.

Las especies botánicas que le proporcionaron el mayor recurso polinífero a la abeja nativa *M. beecheii*, durante los meses de febrero a junio, en la zona de Atenas, fueron *Psidium guajava* (*Myrtaceae*), *Tibouchina* sp. (*Melastomataceae*) y *Solanum* sp. (*Solanaceae*).

- Las plantas que representaron las principales fuentes de néctar para *M. beecheii*, en los meses de estudio, fueron *Tibouchina* sp. (*Melastomataceae*), *Cestrum* sp. (*Solanaceae*) y *P. guajava* (*Myrtaceae*).
- La mayoría de plantas utilizadas como fuente de polen por parte de *M. beecheii* en la zona de estudio, fueron similares entre las tres colmenas. No obstante, algunas de estas plantas fueron colectadas en proporciones muy distintas entre una colonia y otra, lo que confirma una diferencia en las preferencias alimenticias asociadas al recurso polen entre las colmenas, aunque estén ubicadas en un mismo sitio. Por tanto, se rechaza la segunda hipótesis nula propuesta.

6. Recomendaciones

- Incluir las principales especies botánicas de importancia para *M. beecheii*, en proyectos de reforestación y de agricultura agroecológica, con el fin de proporcionar recursos alimenticios y sitios de anidación a las abejas. De esta forma promover la conservación de la flora y fauna nativa, en este caso, en especial la conservación de *M. beecheii*, así como mantener estable la interacción planta-abeja, indispensable para los ecosistemas tropicales.
- Realizar el estudio durante al menos un año, para determinar la selectividad de pecoreo de *M. beecheii*, hacia otras familias botánicas reportadas de gran relevancia como fuente de alimento. Así, brindar información más amplia a meliponicultores y público en general, interesado en la conservación de las abejas.
- Replicar este tipo de estudios en otras zonas donde hay distribución natural de *M. beecheii* en Costa Rica, con el fin de generar mayor información sobre las plantas de importancia para esta abeja y el valor en su conservación.

7. Bibliografía

- Absy, M., Rech, A., & Ferreira, M. (2018). Pollen Collected by Stingless Bees: A Contribution to Understanding Amazonian Biodiversity. En Vit, P., Pedro, S. & Roubik, D (Eds.). Pot-Pollen in Stingless Bee Melittology. Springer. doi: 10.1007/978-3-319-61839-5
- Aguilar, I. (2004). Communication and recruitment for the collection of food in stingless bees: a behavioral approach. (Tesis de Doctorado, Universidad de Utrecht, Holanda).
- Aguilar, I., Herrera, E. & Zamora, G. (2013). Stingless bees of Costa Rica. En Vit, P., Pedro, S. & Roubik, D (Eds.). Pot Honey. Springer. doi: 10.1007/978-1-4614-4960-7.
- Aguilar, I., Gallardo, M., Herrera, E., y Sánchez, L. (2020). Conservación y manejo racional de abejas sin aguijón, consecuencias del movimiento de colmenas a regiones fuera de su hábitat. Tomo 1: Generalidades. Boletín Electrónico Especial de Noticias y Eventos. 58 (07-2020). Centro de Investigaciones Apícolas Tropicales, Universidad Nacional. Costa Rica.
- Álvarez, J., Giampieri, F., Brenciani, A., Mazzoni, L., Gasparrini, M., González, A., Santos, C., Morroni, G., Simoni, S., Forbes, T., Afrin, S., Giovanetti, E., & Battino, M. (2017). *Apis mellifera* vs *Melipona beecheii* Cuban polyfloral honeys: A comparison based on their physicochemical parameters, chemical composition and biological properties. *LWT - Food Science and Technology*. doi: 10.1016/j.lwt.2017.08.079.
- Amaya, M. (2016). Polinización y biodiversidad. En Nates-Parra, G (ed.). Iniciativa colombiana de polinizadores: abejas ICPA. ISBN 978-958-775-866-5.

- Arce, H., Sánchez, L., Sllaa, J., Sánchez, P., Ortiz, A., van Veen, J., y Sommeijer, M. (2001). Árboles melíferos nativos de Mesoamérica. Centro de Investigaciones Apícolas Tropicales. Heredia, Costa Rica.
- Arnold, N., Ayala, R., Mérida, J., Sagot, P., Aldasoro, M., y Vandame, R. (2018). Registros nuevos de abejas sin aguijón (Apidae: Meliponini) para los estados de Chiapas y Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89, 651-665.
- Ayala, R., González, V., & Engel, M. (2013). Mexican Stingless Bees (Hymenoptera: Apidae): Diversity, Distribution, and Indigenous Knowledge. En Vit, P., Pedro, S. & Roubik, D (Eds.). Pot Honey. Springer. doi: 10.1007/978-1-4614-4960-7.
- Barquero, A., Aguilar, I., Méndez, A., Hernández, G., Sánchez, H., Montero, W., Herrera, E., Sánchez, L., Barrantes, A., Gutiérrez, M., Mesén, I., y Bullé, F. (2019). Asociación entre abejas sin aguijón (Apidae, Meliponini) y la flora del bosque seco en la región norte de Guanacaste, Costa Rica. *Revista de Ciencias Ambientales (Tropical Journal of Environmental Sciences)*, 53(1), 70-91. <http://dx.doi.org/10.15359/rca.53-1.4>
- Barrantes, A., Sánchez, L., Hernández, G., y Montero, W. (2018). Principales plantas de importancia alimenticia para la abeja nativa sin aguijón *Trigona fulviventris* (Guérin- Méneville) en Pocosol, Guanacaste, Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 16(38), 13-23. doi: 10.18845/rfmk.v16i38.3992
- Barth, O., da Silva, A., & Vanderborgth, B. (2018). Pollen Storage by *Melipona quadrifasciata anthidioides* in a Protected Urban Atlantic Forest Area of Rio de Janeiro, Brazil. En Vit, P., Pedro, S. & Roubik, D (Eds.). Pot-Pollen in Stingless Bee Melittology. Springer. doi: 10.1007/978-3-319-61839-5.

- Biesmeijer, J., & Tóth, E. (1998). Individual foraging, activity level and longevity in the stingless bee *Melipona beecheii* in Costa Rica (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Insectes Sociaux*, 45, 427-443. doi: 10.1007/s000400050099
- Biesmeijer, J., Smeets, M., Richter, J., & Sommeijer, M. (1999). Nectar foraging by stingless bees in Costa Rica: botanical and climatological influences on sugar concentration of nectar collected by *Melipona*. *Apidologie*, 30, 43-55. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00891565>
- Biesmeijer, J., & Slaa, J. (2004). Information flow and organization of stingless bee foraging. *Apidologie*, 35, 143-157. doi: 10.1051/apido:2004003.
- Bonilla, V. (2018). Estructura y composición de dos mosaicos del paisaje en el bosque húmedo premontano transición seca, Costa Rica. (Tesis de Maestría, Universidad Estatal a Distancia, San José, Costa Rica).
- Brizola, A., Marques, V., Alves, V., Chaud, J., & Pereira, L. (2012). Bee Visitors of Quaresmeira Flowers (*Tibouchina granulose* Cogn.) in the Region of Dourados (MS-Brasil). *Sociobiology*, 59(4), 1253-1257.
- Byatt, M., Chapman, N., Latty, T., & Oldroyd, B. (2015). The genetic consequences of the anthropogenic movement of social bees. *Insectes Sociaux*, 63, 15-24. <https://doi.org/10.1007/s00040-015-0441-3>
- Cairns, C., Villanueva, R., Koptur, S., & Bray, D. (2005). Bee Populations, Forest Disturbance, and Africanization in Mexico. *Biotropica*, 37(4), 686-692. doi: 10.1111/j.1744-7429.2005.00087.x

- Caro, A., Moo, H., Alfaro, R., & Quezada-Euán, J. (2017). Pollination services of Africanized honey bees and native *Melipona beecheii* to buzz-pollinated annatto (*Bixa orellana* L.) in the neotropics. *Agricultural and Forest Entomology*, 1-7. doi: 10.1111/afe.12206.
- Cascante, A., y Estrada, A. (2001). Composición florística y estructura de un bosque húmedo premontano en el Valle Central de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 49(1), 213-225.
- Cascante, A., y Estrada, A. (2012). Las plantas vasculares de El Rodeo, Costa Rica. *Brenesia*, 77, 71-128.
- Catzín, G., Alfaro, R., Medina, L., y Delgado, María. (2009). Actividad antimicrobiana y origen botánico en mieles de *Melipona beecheii*, *Scaptotrigona pectoralis* y *Apis mellifera* del Estado de Yucatán. En Yurrita, C (Ed.). Memorias VI Congreso Mesoamericano sobre Abejas Nativas. Universidad de San Carlos de Guatemala.
- da Silva, J. (2006). Biología das interações entre os visitantes florais (Hymenoptera, Apidae) e *Tibouchina pulchra* Cogn. (*Melastomataceae*). (Tesis de Maestría, Universidad Federal de Paraná, Brasil). Biblioteca digital DSpace. <https://www.acervodigital.ufpr.br/handle/1884/5767>
- da Silva, F., Ferreira, M., Peruquetti, R., & Gomes, F. (2020). Trophic resources collected by *Melipona grandis* Guérin, 1844 (Apidae: Meliponina) in rural area of Rio Branco, Acre - Brazil. *Oecologia Australis*, 24(3), 676-687. doi:<https://doi.org/10.4257/oeco.2020.2403.11>

de Morais, C., Travençolo, B., Carvalho, S., Beletti, M., Vieira, V., Campos, C., de Campos, E., Pereira, B., Carvalho, M., de Rezende, A., Spanó, M., Vieira, C., & Bonetti, A. (2018). Ecotoxicological effects of the insecticide fipronil in Brazilian native stingless bees *Melipona scutellaris* (Apidae: Meliponini). *Chemosphere*, 206, 632-642. doi: 10.1016/j.chemosphere.2018.04.153.

De Santiago, J. (2009). Una nueva especie de *Tibouchina* (Melastomataceae) del Sur de México. *Brittonia*, 61(1), 50-55.

Di Trani, J., & Villanueva, R. (2018). Annual Foraging Patterns of the Maya Bee *Melipona beecheii* (Bennett, 1831) in Quintana Roo, Mexico. En Vit, P., Pedro, S. & Roubik, D (Eds.). Pot-Pollen in Stingless Bee Melittology. Springer. doi: 10.1007/978-3-319-61839-5.

Espinoza, F., Padilla, S., Hernández, P., Benítez, J., Zamora, L., Aguilar, I., y Herrera, E. (2015). Guía práctica de identificación de abejas nativas sin aguijón (Apidae, Meliponini) por medio de sus entradas (1ª ed.). Centro de Investigaciones Apícolas Tropicales.

Fidalgo, A., & Kleinert, A. (2009). Reproductive biology of six Brazilian Myrtaceae: is there a syndrome associated with buzz-pollination?. *New Zealand Journal of Botany*, 47(4), 355-365. <http://dx.doi.org/10.1080/0028825x.2009.9672712>.

Fonte, L., Milera, M., y Blanco, D. (2012). Selectividad de pecoreo de la abeja sin aguijón *Melipona beecheii* Bennett en la EEPF “Indio Hatuey”, Matanzas. *Pastos y Forrajes*, 35(3), 333-342.

Fonte, L., Díaz, M., Machado, R., Demedio, J., García A., y Blanco, D. (2013). Caracterización físico-química y organoléptica de miel de *Melipona beecheii* obtenida en sistemas agroforestales. *Pastos y Forrajes*, 36(3), 345-349.

- Food and Agriculture Organization (FAO). (2014). Principios y avances sobre polinización como servicio ambiental para la agricultura sostenible en países de Latinoamérica y el Caribe. ISBN 978-92-5-308099-1.
- Franco, A., Renato Goldenberg, R., & Galarda, I. (2011). Pollinator guild organization and its consequences for reproduction in three synchronopatric species of *Tibouchina* (*Melastomataceae*). *Revista Brasileira de Entomologia*, 55(3), 381-388. doi: 10.1590/S0085-56262011005000040.
- Freitas, B., Imperatriz, V., Medina, L., Kleinert, A., Galetto, L., Nates-Parra, G., & Quezada, J. (2009). Diversity, threats and conservation of native bees in the Neotropics. *Apidologie*, 40(3), 332-346. doi:10.1051/apido/2009012.
- Galarda, I., Penneys, D., & Michelangeli, F. (2008). Comparative Anatomy and Morphology of Nectar-producing *Melastomataceae*. *Annals of Botany*, 102, 899-909. doi:10.1093/aob/mcn180
- Garzón, L. (2019). Determinación del origen botánico y análisis de la interacción planta-abeja en especies de meliponinos en un sistema agroforestal (La Mesa, Cundinamarca). (Tesis de Maestría, Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Bogotá DC, Colombia). Repositorio Institucional RIUD. <http://repository.udistrital.edu.co/bitstream/11349/23296/1/GarzontovarLigiaNathalya2019.pdf>
- Henao, M. (2019). Dependencia de la polinización por abejas para las especies de la familia *Melastomataceae* asociadas a los afloramientos rocosos al sur de la Serranía de la Macarena, Meta, Colombia. (Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá DC, Colombia). Repositorio Universidad Nacional de Colombia <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/77025>

- Hokche, D., y Ramírez, N. (2006). Biología reproductiva y asignación de biomasa floral en *Solanum gardneris* endth. (*Solanaceae*): una especie andromonoica. *Acta Botánica Venezuelica*, 29(1), 69-88. ISSN: 0084-5906.
- Hrncir, M., & Maia, C. (2013). On the Diversity of Foraging-Related Traits in Stingless Bees. En Vit, P., Pedro, S. & Roubik, D (Eds.). *Pot Honey*. Springer. doi: 10.1007/978-1-4614-4960-7.
- Instituto Meteorológico Nacional (IMN). (2020). Promedios mensuales de datos climáticos (estaciones mecánicas), estación: 84-04, Sabana Larga, Atenas. Departamento de información.
- Kajobe, R. (2013). Important Bee Plants for African and Other Stingless Bees. En Vit, P., Pedro, S. & Roubik, D (Eds.). *Pot Honey*. Springer. doi: 10.1007/978-1-4614-4960-7.
- Kerchner, A. (2019). Nectar chemistry and floral biology of some *Solanaceae* species. (Tesis Doctoral, Universidad de PÉCS, Hungría). http://biologia.ttk.pte.hu/pages/doktori-iskola/doc/dolg/KerchnerA_TA.pdf
- Landaverde, V., Sánchez, L., Ruano, C., & Smeets, M. (2004). Temporary dominance of pollen of nectiferous and polliniferous plants collected by *Melipona beecheii* in El Salvador and pollen of polliniferous plants collected by *Tetragonisca angustula* and *M. beecheii* in Costa Rica. *Tropical Beekeeping: Research and Development for Pollination and Conservation*. Conference 22-25 February 2004 San José, Costa Rica.

- Lavinas, F., Macedo, E., Sá, G., Amaral, A., Silva, J., Azevedo, M., Vieira, B., Domingos, T., Vermelho, A., Carneiro, C., & Rodrigues, I. (2019). Brazilian stingless bee propolis and geopropolis: promising sources of biologically active compounds. *Revista Brasileira de Farmacognosia*, 29, 389-399. <https://doi.org/10.1016/j.bjp.2018.11.007>
- Llamas, F., y Acedo, C. (2016). Las leguminosas (*Leguminosae* o *Fabaceae*): una síntesis de las clasificaciones, taxonomía y filogenia de la familia a lo largo del tiempo. *Ambio Ciencias*, 14, 5-18. doi:<http://dx.doi.org/10.18002/ambioc.v0i14.5542>.
- Leal, A., y León, L. (2013). Antagonismo de *Apis mellifera* y *Melipona beecheii* por las fuentes de alimentación. *Revista Cubana de Ciencias Forestales*, 1(2). <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=5223128>
- López, E., Espinoza, C., López, J., Grajales, J., & Quiroz, D. (2020). Floral resources collected by four native bees species in southern Mexico. *Grana*. doi: 10.1080/00173134.2020.1767195.
- Mendoza, H., y Ramírez, B. (2006). Guía ilustrada de géneros de *Melastomataceae* y *Memecylaceae* de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. ISBN: 958-8151-67-8.
- Michener, C. (2007). The bees of the world (2.^a ed). Johns Hopkins University Press; Baltimore MD, USA.
- Michener, C. (2013). The Meliponini. En Vit, P., Pedro, S. & Roubik, D (Eds.). Pot Honey. Springer. doi: 10.1007/978-1-4614-4960-7.
- Mitra, S., Irenaeus, T., Gurung, M., & Pathak, P. (2012). Taxonomy and Importance of *Myrtaceae*. *Acta Horticulturae*, 959, 23-34. doi: 10.17660 / ActaHortic.2012.959.2.

- Moreno, C. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. *M&T-Manuales y Tesis SEA, 1*, 1-84. ISBN: 84-922495-2-8.
- Museo Nacional de Costa Rica. (2019). Artrópodos: *Melipona beecheii*. <http://www.specify7.museocostarica.go.cr:8080/specify-solr/Arthropoda/>
- Nascimento, A., & Carvalho, C. (2019). Pollen morphology of *Myrtaceae* visited by social bees. *Plant Science Today*, 6(2), 98-105. <https://doi.org/10.14719/pst.2019.6.2.475>.
- Nates-parra, G., y Rosso, J. (2013). Diversidad de abejas sin aguijón (Hymenoptera: Meliponini) utilizadas en meliponicultura en Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 18(3), 415-425. ISSN: 0120-548X.
- Nicolson, S. (2007). Nectar consumers. En Nicolson, S., Nepi, M., & Pacini, E (Eds.). *Nectaries and nectar*. Springer. doi: 10.1007/978-1-4020-5937-7.
- Nicolson, S., & Thornburg, R. (2007). Nectar Chemistry. En Nicolson, S., Nepi, M., & Pacini, E (Eds.). *Nectaries and nectar*. Springer. doi: 10.1007/978-1-4020-5937-7.
- Obregón, 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. (Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia). Repositorio UNAL. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/8598>.
- Ocampo, G. (2013). Medicinal Uses of *Melipona beecheii* Honey, by the Ancient Maya. En Vit, P., Pedro, S. & Roubik, D (Eds.). *Pot Honey*. Springer. doi: 10.1007/978-1-4614-4960-7.

- Pacini, E., & Nepi, M. (2007). Nectar production and presentation. En Nicolson, S., Nepi, M., & Pacini, E (Eds.). *Nectaries and néctar*. Springer. doi: 10.1007/978-1-4020-5937-7.
- Pereira, A., da Silva, J., Goldenberg, R., Melo, G., & Galarda, I. (2011). Flower color change accelerated by bee pollination in *Tibouchina* (*Melastomataceae*). *Flora*, 206, 491-497. doi:10.1016/j.flora.2011.01.004.
- Pérez, A., y Canto, A. (2021). ¿Dónde desayuna Xunan kaab en la península de Yucatán? *Desde el Herbario CICY*, 13, 45-52. ISSN: 2395-8790.
- Pinto da Luz, C., Fernandes, T., Alvarenga, L., Canto, H., García, M., de Oliveira, L. (2011). Pollen Sources for *Melipona capixaba* Moure & Camargo: An Endangered Brazilian Stingless Bee. *Psyche: A Journal of Entomology*, 2011, 1-7. <https://doi.org/10.1155/2011/107303>
- Proença, C. (2009). Buzz pollination-older and more widespread than we think?. *Journal of Tropical Ecology*, 8(01), 115-120. doi: 10.1017/S0266467400006192.
- Quezada-Euán, J., May-Itzá, W., & González-Acereto, J. (2001). Meliponiculture in Mexico: problems and perspective for development. *Bee World*, 82(4), 160-167. doi: 10.1080/0005772X.2001.11099523.
- Quezada-Euán, J. (2018). Services Provided by Stingless Bees. En *Stingless Bees of Mexico*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-77785-6>
- Ramalho, M., Kleinert-Giovannini, A., & Imperatriz-Fonseca, V. (1989). Utilization of floral resources by species of *Melipona* (Apidae, Meliponinae): floral preferences. *Apidologie*, 20, 185-195.

- Ramalho, M., Kleinert-Giovannini, A., & Imperatriz-Fonseca, V. (1990). Important bee plants for stingless bees (*Melipona* and Trigonini) and Africanized honeybees (*Apis mellifera*) in neotropical habitats: a review. *Apidologie*, 21(5), 469-488.
- Ramalho, M., Silva, M., & Carvalho, C. (2007). Dinâmica de uso de fontes de pólen por *Melipona scutellaris* Latreille (Hymenoptera: Apidae): uma análise comparativa com *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae), no Domínio Tropical Atlântico. *Neotropical Entomology*, 36(1), 38-45.
- Ramírez-Arriaga, E., & Martínez-Hernández, E. (2007). Melitopalynological Characterization of *Scaptotrigona Mexicana* Guérin (Apidae: Meliponini) and *Apis mellifera* L. (Apidae: Apini) Honey Samples in Northern Puebla State, Mexico. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 80(4), 377-391. doi: [http://dx.doi.org/10.2317/0022-8567\(2007\)80\[377:MCOSMG\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.2317/0022-8567(2007)80[377:MCOSMG]2.0.CO;2)
- Ramírez-Arriaga, E., Navarro-Calvo, L., & Díaz-Carbajal, E. (2011). Botanical characterisation of Mexican honeys from a subtropical region (Oaxaca) based on pollen analysis. *Grana*, 50(1), 40-54. doi: 10.1080/00173134.2010.537767
- Ramírez, O. (2013). Biología reproductiva y síndrome de polinización de tres especies simpátricas de *Cestrum* (Solanaceae). (Tesis de Maestría, Universidad Autónoma de Querétaro, México). Repositorio Institucional UAQ. <http://ri.uaq.mx/handle/123456789/1377>
- Ramírez, E., Pacheco, K., Moguel, Y., Zepeda, R., & Godínez, L. (2018). Angiosperm Resources for Stingless Bees (Apidae, Meliponini): A Pot-Pollen Melittopalynological Study in the Gulf of Mexico. En Vit, P., Pedro, S. & Roubik, D (Eds.). Pot-Pollen in Stingless Bee Melittology. Springer. doi: 10.1007/978-3-319-61839-5

- Ravelo, K., Hernández, F., Paneque, I., Crespo, A., y Gutiérrez, H. (2014a). Factores naturales y antrópicos y su relación con la densidad de colonias de *Melipona beecheii* en cinco formaciones vegetales del valle San Andrés. *Revista Cubana de Ciencias Forestales*, 2(2).
- Ravelo, K., Hernández, F., Paneque, I., Toledo, L., & Gutiérrez, H. (2014b). Relación de la población natural de abejas de la tierra (*Melipona beecheii*) con la flora en el valle San Andrés. *Revista Cubana de Ciencias Forestales*, 2(1).
- Rodríguez, S., Manrique, A., y Velásquez, M. (2008). Diversidad de la comunidad de abejas sin aguijón (Hymenoptera: Apidae: Meliponina) en bosque seco tropical en Venezuela. *Zootecnia Tropical*, 26(4), 523-530.
- Rodríguez, H. (2017). La utilidad de las plantas medicinales en Costa Rica. EUNA. Heredia, Costa Rica.
- Rosi-Denadai, C., Souza, P., Oliveira, L., Lirio Cosme, L., & Carvalho, R. (2020). Buzz-pollination in Neotropical bees: genus-dependent frequencies and lack of optimal frequency for pollen release. *Insect Science*, 27, 133–142. doi 10.1111/1744-7917.12602.
- Roubik, D. (2006). Stingless bee nesting biology. *Apidologie*, 37, 124-143. doi: 10.1051/apido:2006026
- Roulston, T., Cane, J., & Buchmann, S. (2000). What governs protein content of pollen: pollinator preferences, pollen–pistil interactions, or phylogeny? *Ecological Monographs*, 70(4), 617-643.

- Ruano, C., Hernández, M., Alas, L., Claros, M., Rosales, D., & Rodríguez, V. (2015). Stingless bees distribution and richness in El Salvador (Apidae, Meliponinae). *Journal of Apicultural Research*, 54(1), 1-10. <http://dx.doi.org/10.1080/00218839.2015.1029783>
- Sánchez, L. (2001). Métodos palinológicos de análisis. Centro de Investigaciones Apícolas Tropicales.
- Sánchez, D., & Vandame, R. (2013). Stingless Bee Food Location Communication: From the Flowers to the Honey Pots. En Vit, P., Pedro, S. & Roubik, D (Eds.). Pot Honey. Springer. doi: 10.1007/978-1-4614-4960-7.
- Sánchez, M., Fierros, A., Velázquez, A., Santos, H., Aldrete, A., y Cortés, E. (2018). Estructura, riqueza y diversidad de especies de árboles en un bosque tropical caducifolio de Morelos. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 9(46), 131-156. doi: <https://doi.org/10.29298/rmcf.v9i46.115>
- Sánchez, L. (2020). Importancia Ecológica de las Abejas, Abejas nativas y comerciales. Centro de Investigaciones Apícolas Tropicales, Maestría en Apicultura Tropical (VIII Promoción), Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica.
- Shanahan, M., y Guzmán, M. (2017). Manual de meliponicultura básica (1a ed.). El Colegio de la Frontera Sur. ISBN: 978-607-8429-35-6
- Sierra, J., Siqueiros, M., Flores, E., Moreno, O., y Arredondo, J. (2015). Riqueza y distribución de la familia *Solanaceae* en el estado de Aguascalientes, México. *Botanical Sciences* 93(1), 97-117. doi: 10.17129/botsci.63.

- Slaa, J., & Biesmeijer, J. (2003). Flower constancy: A review of definitions, measurements and data analysis. En Slaa, J. Foraging ecology of stingless bees: from individual behavior to community ecology. (Tesis de Doctorado, Universidad de Utrecht, Holanda).
- Sotelo, L., & Álvarez, C. (2018). The Maya Universe in a Pollen Pot: Native Stingless Bees in Pre-Columbian Maya Art. En Vit, P., Pedro, S. & Roubik, D (Eds.). Pot-Pollen in Stingless Bee Melittology. Springer. doi: 10.1007/978-3-319-61839-5
- Vallejo-Marín, M. (2019). Buzz pollination: studying bee vibrations on flowers. *New Phytologist*, 224, 1068-1074. doi: 10.1111/nph.15666.
- van Veen, J., & Arce, H. (1999). Nest and colony characteristics of long-hive *Melipona beecheii* (Apidae; Meliponini). *Journal of Apicultural Research*, 38, 43-48.
- van Veen, J., Arce, H., Sommeijer, M. (2004). Production of queens and drones in *Melipona beecheii* (Meliponini) in relation to colony development and resource availability. *Proceedings of the Netherlands Entomological Society Meeting*, 15, 35-39.
- Villanueva, R., Roubik, D., & Porter, L. (2015a). Bee-Plant Interactions: Competition and Phenology of Flowers Visited by Bees. En Islebe et al. (eds.), Biodiversity and Conservation of the Yucatan Peninsula. doi: 10.1007/978-3-319-06529-8_6.
- Villanueva, R., Roubik, D., & Colli-Ucán, W. (2015b). Extinction of *Melipona beecheii* and traditional beekeeping in the Yucatán Península. *Bee World*, 86(2), 35-41. doi: 10.1080/0005772X.2005.11099651.

Villanueva, R., Roubik, D., Colli-Ucán, W., & Tuz-Novelo, M. (2018). The Value of Plants for the Mayan Stingless Honey Bee *Melipona beecheii* (Apidae: Meliponini): A Pollen-Based Study in the Yucatán Peninsula, Mexico. En Vit, P., Pedro, S. & Roubik, D (Eds.). Pot-Pollen in Stingless Bee Melittology. Springer. doi: 10.1007/978-3-319-61839-5.

Viquez, M., y Sánchez, Y. (2020). Guayaba. Mundo Forestal. San José, Costa Rica. <https://www.elmundoforestal.com/portfolio/guayaba/>

Vit, P. (2004). Productos de la colmena recolectados y procesados por las abejas: miel, polen y propóleos. *Revista del Instituto Nacional de Higiene Rafael Rangel*, 35(2). http://ve.scielo.org/scielo.php?pid=S0798-04772004000200006&script=sci_arttext

Watton, A. (2020). Utilización de Árboles en Cafetales en Centroamérica. https://www.academia.edu/37321717/Utilizaci%C3%B3n_de_%C3%81rboles_en_Cafetales_en_Centroam%C3%A9rica_versi%C3%B3n_espa%C3%B1ola_

Willie, A. (1976). Las abejas jicotes del género *Melipona* (Apidae: Meliponini) de Costa Rica. *Revista Biología Tropical*, 24(1), 123-147.

Zamora, G., Beukelman, K., van den Berg, B., Arias, M., Umaña, E., Aguilar, I., Sánchez, L., Fallas, N., Quarles, L., & Gross, N. (2014). The antimicrobial activity and microbiological safety of stingless bee honeys from Costa Rica. *Journal of Apicultural Research*, 53(5), 503-513. <http://dx.doi.org/10.3896/IBRA.1.53.5.04>.

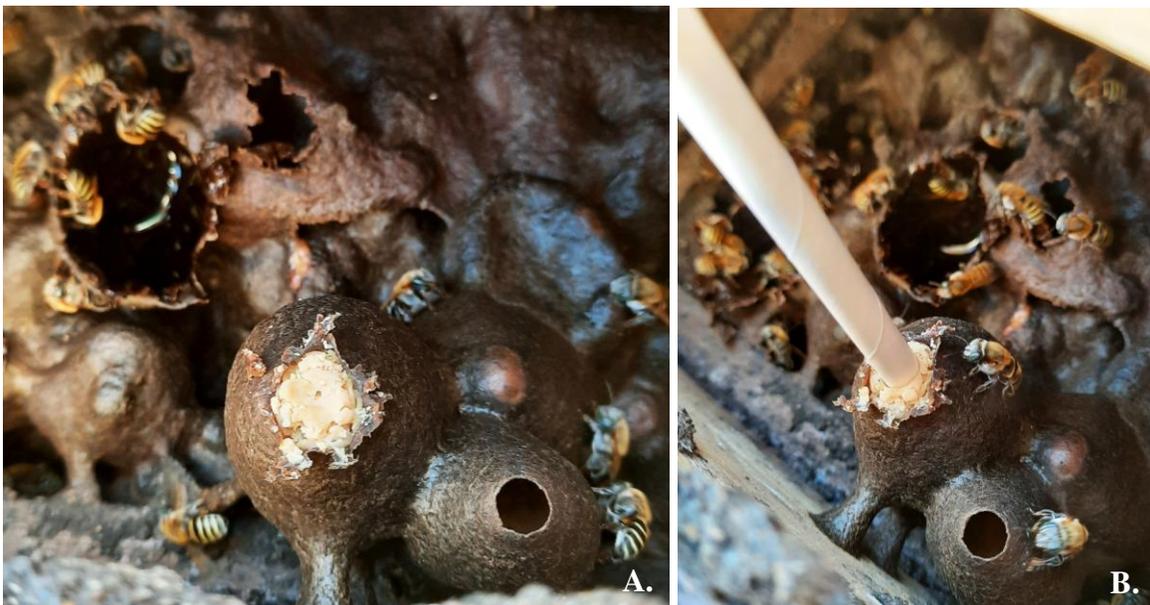
8. Anexos

Anexo 1. Jaulas utilizadas para el muestreo de las cargas de polen en las obreras.



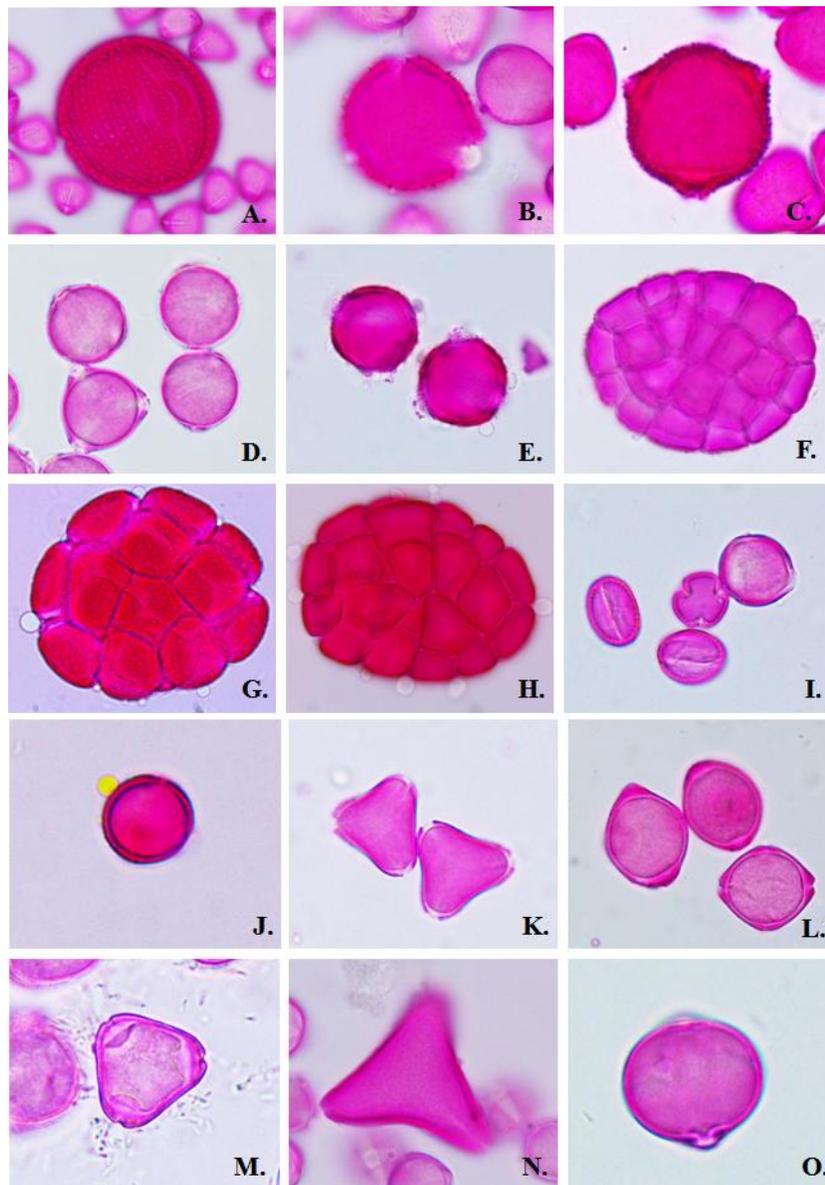
A. Jaulas utilizadas en las diferentes colmenas. B. Obrera con cargas de polen, dentro de una jaula.

Anexo 2. Muestreo de los pots de polen en el interior de los nidos de *M. beecheii*.



A. Pote de polen seleccionado para muestrear. B. Muestreo de una porción de polen del pote, utilizando una pajilla de papel.

Anexo 3. Algunos de los tipos polínicos identificados en las cargas de polen de las obreras, el polen almacenado en los pots y la miel de *M. beecheii*.



A. *B. integerrima* (Acanthaceae), B. *C. alliodora* (Boraginaceae), C. *B. simaruba* (Burseraceae), D. *R. communis* (Euphorbiaceae), E. *C. grandis* (Fabaceae), F. *E. cyclocarpum* (Fabaceae). G. *I. vera* (Fabaceae), H. *S. saman* (Fabaceae), I. *M. argentea* (Melastomataceae), J. *B. alicastrum* (Moraceae). K. *Eugenia* sp. (Myrtaceae), L. *P. friedrichsthalianum* (Myrtaceae), M. *P. guineense* (Myrtaceae), N. *Serjania* sp. (Sapindaceae), O. *Cestrum* sp. (Solanaceae).