

**CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL  
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA**

**DIVISIÓN DE EDUCACIÓN**

**PROGRAMA DE POSGRADO**

**Comunidades de abejas (Hymenoptera: Apidae) en ambientes contrastantes de un paisaje de la Chiquitanía, Santa Cruz, Bolivia.**

**Tesis sometida a consideración de la División de Educación y el Programa de Posgrado  
como requisito para optar al grado de**

***MAGISTER SCIENTIAE***

**en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad**

**Nombre del estudiante**

**Denis Padilla Raudales**

**Turrialba, Costa Rica**

**2022**

Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del estudiante, como requisito parcial para optar por el grado de

**MAGISTER SCIENTIAE EN MANEJO Y CONSERVACIÓN DE  
BOSQUES TROPICALES Y BIODIVERSIDAD**

**FIRMANTES:**



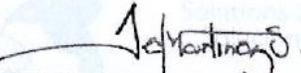
---

Diego Delgado Rodríguez, M.Sc.  
**Codirector de tesis**

CHRISTIAN BRENES P

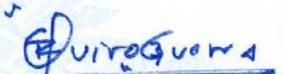
---

Christian Brenes Pérez, M.Sc.  
**Codirector de tesis**



---

Alejandra Martínez-Salinas, Ph.D.  
**Miembro Comité Consejero**



---

Roberto Quiroz Guerra, Ph.D.  
**Decano, Escuela de Posgrado**



---

Denis Padilla Raudales  
**Candidato**

## **Dedicatoria**

Esta tesis está dedicada a mis amados padres, Inés Raudales y Denis Padilla, por su sacrificio para darnos lo mejor siempre, por su constante apoyo y de los cuales sigo aprendiendo cada día, son un ejemplo para mí y mis hermanos y un orgullo y privilegio ser sus hijos.

También quiero dedicar este trabajo a mis queridos hermanos Daniel y Walter, que siempre me llenan de alegría y de quienes siempre he obtenido un apoyo incondicional.

## **Agradecimientos**

Al Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). A la unidad de Bosques y Biodiversidad por admitirme en su programa de maestría, especialmente, a Roger Villalobos. Al proyecto RestaurAcción que financió mis estudios en CATIE.

A los profesores miembros de mi comité, Diego Delgado, Alejandra Martínez y Cristhian Brenes, por su paciencia, guía, apoyo y consejos brindados sin los cuales no hubiese podido culminar este proyecto, también a Adina Chain por el apoyo brindado durante mi seminario y examen de grado. A todo el claustro de profesores, que se esfuerzan para que CATIE sea un ejemplo en cuanto a investigación y formación de profesionales a nivel internacional.

A la Fundación para la Conservación del Bosque Chiquitano (FCBC), por el apoyo brindado durante el desarrollo de mi tesis en Bolivia. Me gustaría extender mi más sincero agradecimiento a Hermes Justiniano, Roberto Vides, Huáscar Azurduy, Roger Coronado, Ronald Cortez, Rossy Montaña, Edgar Viveros y a todo el personal que trabaja en Alta Vista que fue mi casa durante cuatro meses y en el que hice muchas amistades, en especial, a Donald, Cunay y Akori, que me apoyaron durante la fase de campo.

Al Museo Nacional de Historia Natural Noel Kempff Mercado, por su colaboración en la identificación de los organismos colectados en este proyecto. En especial, a Julieta Ledezma, Daniela Morón, Marcia Adler, Luzmila Arroyo y Rommel Churqui. A la Universidad Nacional Autónoma de Honduras, lugar en el que me formé y ejercí como profesional de Biología durante tantos años.

A todos mis compañeros de CATIE con los que forjé una gran amistad y se han convertido en mis hermanos, principalmente a Cherly, Paty, Vicky, José Rosa, Deyvis, Norman y especialmente a Tatiana por su constante cariño y apoyo. A mis hermanos de la potra, Benjamín, Yefrin, Johnny, Javi, José Daniel, Ana, Flor, Vanessa y Aurorita.

## Índice general

1. Resumen.....	1
2. Introducción.....	3
3. Metodología.....	5
4. Análisis de los datos .....	12
5. Resultados.....	14
6. Discusión .....	30
7. Conclusiones.....	33
8. Bibliografía .....	34
9. Anexos .....	41

## Índice de tablas

Tabla 1 Especies arbóreas más comunes encontradas en los bosques del CEBST-AV, según la altura del estrato vertical.....	7
Tabla 2. Cantidad de nidos seleccionados por especie y uso en el CEBST-Alta Vista en los que se caracterizó el hábitat alrededor del nido.....	11
Tabla 3. Resultados del ANOSIM de la comparación de la composición de las comunidades de abejas entre usos del suelo.....	19
Tabla 4. Valores promedio y pruebas de comparación de medias del índice de Thiollay (Índice promedio de cobertura de follaje) para los hábitats de anidamiento de las abejas. Valores promedio con una letra en común, no son significativamente diferentes ( $p > 0.05$ ).....	20
Tabla 5. Análisis de la varianza multivariado (MANOVA), para las variables cuantitativas del nido. La prueba de Hotelling indica que existen diferencias estadísticamente significativas entre las características del nido y las especies de abejas. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0.05$ ). .....	25
Tabla 6. Análisis de la varianza multivariado (MANOVA), para las variables cuantitativas de la parcela. La prueba de Hotelling indica que existen diferencias estadísticamente significativas entre las características de la parcela y las especies de abejas. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0.05$ ). .....	25
Tabla 7. Índices de riqueza ( $q_0$ ) y diversidad ( $q_1$ y $q_2$ ) promedio observadas y estimadas $\pm$ el error estándar para las especies de plantas en cada hábitat de anidamiento. ....	27

## Índice de figuras

Figura 1. Mapa del área de estudio con los diferentes usos de suelo analizados, la línea amarilla corresponde al perímetro de la zona de amortiguamiento de 10 km alrededor del CEBST-AV, (polígono rojo). Las siglas en la leyenda corresponden a BR: bosque ribereño, y BSC: bosque seco chiquitano. GEE (Google Earth Engine 2002). ....	6
---	---

Figura 2. Mapa con el diseño y ubicación de los transectos de muestreo para caracterizar a las comunidades de abejas, los símbolos cuadrados representan la ubicación de los transectos, los rectángulos a los usos de suelo. Las siglas en la leyenda corresponden a BR: bosque ribereño, y BSC: bosque seco chiquitano. *GEE (Google Earth Engine 2002). .....	8
Figura 3. Diseño de los transectos donde se realizaron los muestreos de las comunidades de abejas utilizando trampeo activo (redes entomológicas) y trampeo pasivo (platos de colores y trampas de paleta azul). .....	9
Figura 4. Especies seleccionadas para la caracterización de los nidos, todas las especies son abejas nativas sin aguijón de la tribu meliponini. Fotografías por Roger Coronado.....	10
Figura 5. Ubicación de los nidos en los que se evaluó la estructura y composición de la vegetación circundante. ....	11
Figura 6. Diseño de parcela para evaluar la estructura y composición vegetal en los hábitats de anidamiento de las abejas. ....	12
Figura 7. Abundancia total registrada para cada tribu de la familia Apidae. ....	14
Figura 8. Abundancia promedio de abejas y errores estándar en los diferentes usos de suelo. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre los usos de suelo ( $p \leq 0.05$ ). BSC: bosque seco chiquitano, Pasto: pasturas, BR: bosque ribereño. ....	15
Figura 9. Valores promedio $\pm$ errores estándar de los índices de riqueza y diversidad observados en BSC, BR y pasto. * $q_0$ riqueza de especies, $q_1$ índice de Shannon, $q_2$ índice de Simpson, BSC: bosque seco chiquitano, Pasto: pasturas, BR: bosque ribereño. ....	16
Figura 10. Curvas de interpolación-extrapolación para; A) Riqueza de especies ( $q_0$ ) de abejas, B) índice de diversidad de Shannon ( $q_1$ ) y C) índice de Simpson. D) Curva de completitud de la muestra. Los símbolos muestran el número real de registros de especímenes y separan las regiones interpoladas (izquierda, línea completa) de las extrapoladas (derecha, línea discontinua) de cada curva.....	17
Figura 11. Distribución de la abundancia por especies, curva rango-abundancia para los tres usos de suelo. ....	18
Figura 12. Curvas para especies compartidas singleton's (A) y doubleton's (B) para los tres usos de suelo. ....	18
Figura 13. NMS de la distribución de las comunidades de abejas sobre los usos de suelo. Los triángulos con números representan a las especies, los círculos azules a los transectos de BR, los verdes a BSC y los amarillos a pasto. ....	19
Figura 14. Abundancia promedio de especies vegetales en los hábitats de anidamiento de cada una de las especies de abejas. ....	20
Figura 15. Distribución de las clases diamétricas de las especies vegetales en los hábitats de anidamiento de las abejas. ....	21
Figura 16. Valores promedio $\pm$ errores estándar de las variables estructurales de la parcela, en los diferentes hábitats de anidamiento de las especies de abejas, A) cobertura vegetal, B) DAP promedio, C) área basal y D) altura de los árboles en la parcela, medias con letras distintas son significativamente diferentes ( $p \leq 0.05$ ). ....	22
Figura 17. Pendiente promedio en los hábitats de anidamiento de las abejas .....	23
Figura 18. Valores promedio $\pm$ error estándar de las variables específicas del nido en los diferentes hábitats de las especies de abejas. A) Altura promedio del piquete, B) DAP promedio del árbol hospedero C) altura promedio del árbol hospedero, D) área basal del árbol hospedero. Medias con letras distintas son significativamente diferentes ( $p \leq 0.05$ ). ....	24
Figura 19. Análisis discriminante lineal combinando las variables del nido y la parcela, los diferentes símbolos representan a las parcelas de las especies, las elipses representan a los centroides de las variables con una confianza del 95%. ....	26

Figura 20. Curvas de rarefacción-extrapolación para A) q0 riqueza de especies, B) q1 índice de Shannon, C) q2 índice de Simpson y D) curva de completitud de la muestra, Las áreas sombreadas representan los intervalos de confianza superior e inferior al 95%. Los símbolos muestran el número real de registros de especímenes y separan las regiones interpoladas (izquierda, línea completa) de las extrapoladas (derecha, línea discontinua) de cada curva.... 28

Figura 21. Distribución de la abundancia por especies vegetales, curva rango-abundancia para los tres usos de suelo..... 29

Figura 22. Frecuencia del tipo de sustrato utilizado por las abejas para construir sus nidos. .. 29

## índice de Anexos

Anexo 1. Cantidad de organismos identificados por familia en diferentes categorías taxonómicas. .... 41

Anexo 2. Abundancia de cada especie de la familia Apidae en cada uno de los usos de suelo estudiados..... 41

Anexo 3. Abundancia, riqueza máxima (ACE), riqueza(q0) e índices de diversidad (q1 y q2) observados y estimados para cada transecto. .... 42

Anexo 4. Diagrama de Venn que muestra las relaciones que existen entre los usos de suelo en cuanto a la riqueza observada de especies, a grandes rasgos se observa una mayor riqueza en pasto y una mayor similitud entre BSC y pasto en cuanto a la composición de especies. .... 44

Anexo 5. Datos estandarizados por varianzas comunes. análisis discriminante lineal (ADL), variables del nido y la parcela..... 44

Anexo 6. Centroides en el espacio discriminante. análisis discriminante lineal (ADL), variables del nido y la parcela. .... 45

Anexo 7. Valores promedio de índices de riqueza y diversidad observados y estimados, de las especies vegetales presentes en los diferentes hábitats de anidamiento de las abejas. .... 45

Anexo 8. Familias más abundantes de la totalidad del muestreo. .... 46

Anexo 9. Mapa de calor, con la lista de especies vegetales presentes en los hábitats de anidamiento de las abejas ..... 47

Anexo 10. El 32% de los nidos de las abejas se encontró en arboles de la especie *Anadenanthera macrocarpa* (Curupau), aunque no fue estadísticamente significativo en las pruebas de chi cuadrado. Otra variable que presento una mayor tendencia para uno de sus factores fue la orientación del piquete, ya que el 46% de los nidos muestreados tenía el piquete en dirección al oeste, principalmente para *S. polysticta*, 8 de 11 nidos (72%) para la especie. La posición topográfica más frecuente fue ladera 44%, y la competencia con lianas más frecuente fue sin Lianas 75%. .... 48

## Lista de acrónimos

### SIGLA

ADL  
ANOSIM  
ANOVA  
APG  
BR  
BSC  
CEBST-AV  
DAP  
FCBC  
GEE  
GFW  
LSD  
MANOVA  
MNHNNKM  
SRI

### DEFINICIÓN

Análisis discriminante lineal.  
Análisis multivariado de similaridad.  
Análisis de la varianza.  
Angiosperm Phylogeny Group.  
Bosques ribereños.  
Bosque seco chiquitano.  
Centro de estudios del bosque seco tropical – Alta Vista.  
Diámetro a la altura del pecho.  
Fundación para la conservación del bosque Chiquitano.  
*Google Earth Engine*.  
Global Forest Watch.  
Fisher's least significant difference.  
Análisis multivariado de la varianza.  
Museo Nacional de Historia Natural Noel Kempff Mercado.  
Sistema de registro de información.

# Comunidades de abejas (Hymenoptera: Apidae) en ambientes contrastantes de un paisaje de la Chiquitanía, Santa Cruz, Bolivia.

Denis Padilla Raudales<sup>1,2</sup>, Diego Delgado<sup>2</sup>, Alejandra Martínez-Salinas<sup>2</sup>, Christian Brenes<sup>2</sup>,

1. Universidad Nacional Autónoma de Honduras en el Valle De Sula (UNAH-VS), San Pedro Sula, Honduras.

2. CATIE - Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 30501, Turrialba, Costa Rica.

## 1. Resumen

Las abejas son uno de los grupos de insectos más diversos del planeta, su importancia va mucho más allá de la producción de miel, ya que son los principales polinizadores de las angiospermas. En la actualidad, diversas amenazas están causando la rápida disminución de estos insectos, por ejemplo, deforestación, uso de pesticidas e incendios. Los neotrópicos es una de las regiones con mayor riqueza de especies de abejas a nivel mundial, y dentro del neotrópico Bolivia se ubica como uno de los países con mayor riqueza, sin embargo, aún se conoce poco sobre este grupo especialmente considerando que Bolivia alberga importantes ecosistemas como el bosque seco Chiquitano, el cual es considerado como un ecosistema altamente biodiverso. El objetivo de esta investigación es contribuir al conocimiento sobre las comunidades de abejas de la Chiquitanía boliviana. Mediante métodos de muestreo activos y pasivos (redes entomológicas, trampas de paleta azul y platos de colores) se evaluaron las comunidades de abejas en tres usos de suelo (pastos, bosque seco chiquitano y ribereños) con la hipótesis de que las áreas boscosas tenían mayor riqueza, abundancia y diversidad. Además, con el objetivo de distinguir la estructura, composición y diversidad de la vegetación cercana a las áreas de anidamiento, se estudiaron las características de estos hábitats de cuatro especies de abejas nativas: *Cephalotrigona capitata*, *Scaptotrigona polysticta*, *Tetragona clavipes* y *Tetragonisca angustula*. Los resultados sugieren que la familia Apidae es más abundante en las áreas boscosas, pero no se encontraron diferencias en términos de riqueza y diversidad, solamente en las curvas de interpolación-extrapolación para los índices de Shannon y Simpson los bosques ribereños obtuvieron los valores más altos. Los hábitats de anidamiento fueron diferentes entre *T. angustula* y las demás especies, en cuanto a variables de la estructura de la vegetación. Se reporta que *S. polysticta* prefiere árboles hospederos con mayor DAP y área basal que *T. angustula*. Los hábitats de *C. capitata* presentaron mayor cobertura vegetal en estratos altos (> 30 m) en relación con las demás especies. *T. angustula* se encontró con mayor frecuencia (81% de todos sus nidos) en árboles muertos. Mediante curvas de extrapolación se estimó que la riqueza de especies vegetales fue mayor en hábitats de anidamiento de *T. angustula* y *S. polysticta* en comparación con *T. clavipes*. Los resultados sugieren que las abejas de pequeño tamaño (< 6 mm), se encontraron con mayor frecuencia en áreas boscosas, mientras que las especies más grandes en los pastos. Las características del hábitat y el nido indican una mayor similitud entre *C. capitata*, *S. polysticta* y *T. clavipes*, que necesitan hábitats de bosque relativamente bien conservado, mientras que *T. angustula* se adapta bien a sitios con menor cobertura arbórea como las pasturas.

Palabras clave: Abejas sin aguijón, Meliponini, bosque seco, riqueza y diversidad, hábitats de anidamiento de abejas.

## Abstract

Bees are one of the most diverse groups of insects in the planet. Their importance goes far beyond honey production since they are the main pollinators of angiosperms. Currently, various threats are causing the rapid decline of these insects, for example, deforestation, the use of pesticides, and fires. The neotropics are one of the regions with the greatest richness of bee species worldwide. Within the neotropics, Bolivia is one of the richest countries, however, little is still known about this group, especially considering that Bolivia is home to important ecosystems such as the Chiquitano dry forest, which is considered a highly biodiverse ecosystem. The aim of this research is to contribute to the knowledge about the bee communities of the Bolivian Chiquitanía. Using active and passive sampling methods (entomological nets, blue vane traps, and color pan traps), bee communities were evaluated in three land uses (pastures, Chiquitano dry forest and riparian forest) in terms of richness, abundance, diversity, and composition, with the hypothesis that forested areas had greater richness, abundance, and diversity. Furthermore, to distinguish the structure, composition, and diversity of the vegetation near the nesting areas, the characteristics of these habitats of four species of native bees were studied: *Cephalotrigona capitata*, *Scaptotrigona polysticta*, *Tetragona clavipes*, and *Tetragonisca angustula*. The results suggest that the Apidae family is more abundant in forested areas, but no differences were found in terms of richness and diversity, only in the interpolation-extrapolation curves for the Shannon and Simpson indices riparian forests obtained the highest values. The nesting habitats were different between *T. angustula* and the other species, in terms of variables of the vegetation structure. *S. polysticta* is reported to prefer host trees with higher DBH and basal area than *T. angustula*. The habitats of *C. capitata* presented greater vegetation cover in high strata (> 30 m) about the other species. *T. angustula* was found most often (81% of all nests) in dead trees. Using extrapolation curves, plant species richness was estimated to be higher in the nesting habitats of *T. angustula* and *S. polysticta* compared to *T. clavipes*. The results suggest that small-sized bees (< 6 mm) were found more often in forested areas, while larger species were found in pastures. Habitat and nest characteristics show greater similarity between *C. capitata*, *S. polysticta*, and *T. clavipes*, which require well-preserved forest habitats, while *T. angustula* is adapted to sites with less tree cover, such as pastures

Keywords: Stingless bees, Meliponini, Dry Forest, Richness and diversity, nesting habitats of bees.

## 2. Introducción

Las abejas son insectos polinizadores que poseen una gran importancia ecológica, económica y cultural. En la actualidad, se han descrito cerca de 20,000 especies (Zattara y Aizen 2021). Las abejas contribuyen a procesos naturales de gran valor para los ecosistemas, ya sean naturales o antropogénicos (Townsend *et al.* 2021). Por ejemplo, apoyan al flujo de genes entre plantas y a la producción de semillas (Klein *et al.* 2018), así como su calidad y cantidad (Roulston y Goodell 2011, Rhoades *et al.* 2017). Existen siete familias de abejas, siendo Apidae la más numerosa y estudiada y en la cual destacan por su utilidad económica y vistosidad las abejas melíferas, las abejas de las orquídeas, las abejas sin aguijón y los abejorros (Michener 2007).

Las poblaciones de abejas están disminuyendo a nivel mundial a una tasa alarmante. Las principales causas de esta disminución incluyen la pérdida y fragmentación de hábitat, el aumento de áreas bajo monocultivos y la alta frecuencia en el uso de agroquímicos que inducen el fenómeno conocido como trastorno de colapso de colonias (Goulson *et al.* 2015, Gedye 2017, Zattara y Aizen 2021), que consiste en una rápida disminución de las abejas obreras en la colmena, hasta que mueren todas (Evans y Chen 2021). La evidencia sobre la disminución de estas poblaciones ha provocado un gran interés en el estudio de estas poblaciones, quizás porque se ha visibilizado su importancia, el incremento de las perturbaciones y por qué las actividades humanas son principalmente responsables de su disminución (Grüter 2020).

Las abejas melíferas de la familia Apidae son el principal polinizador gestionado en la agricultura, pero su declive en algunos países (Wardell *et al.* 1997, Potts *et al.* 2003) ha centrado una atención considerable en las poblaciones de abejas nativas como alternativa para la polinización de cultivos agrícolas (Roulston y Goodell 2011). Aproximadamente, el 87% de los cultivos a nivel mundial son angiospermas (plantas con flores), y las abejas visitan más del 90% de estos cultivos, lo que representa entre el 5 y 8% de la producción agrícola mundial equivalente a 1000 millones de euros anuales (Klein *et al.* 2018).

La distribución y abundancia de las comunidades de abejas depende de múltiples factores, pero los más importantes son la cantidad y calidad de recursos para su alimentación (forrajeo), que a su vez, están determinados por la heterogeneidad del hábitat y las relaciones ecológicas, que existen entre las especies vegetales (Potts *et al.* 2003). El impacto de enemigos naturales y la diversidad estructural de la vegetación también se han estudiado para explicar la biogeografía de las comunidades de abejas (Potts *et al.* 2004).

Las diferentes especies de abejas tienen características específicas de forrajeo y anidamiento y por lo tanto, se espera que estén asociadas a comunidades florales específicas, esto hace que usualmente las familias de abejas más emparentadas tengan hábitos de alimentación y anidamiento muy similares, por lo tanto, es probable que estén vinculadas a usos de suelo particulares (Potts *et al.* 2003).

El néctar y el polen son la principal fuente de energía para la mayoría de las especies de abejas y comprenden dietas tanto para larvas como para adultos (Roulston y Goodell 2011, Potts *et al.* 2004). Se espera que las comunidades de abejas estén estrechamente relacionadas con la heterogeneidad del hábitat, por ejemplo la variedad de recursos florales, néctar, polen y resinas de las cuales obtienen los materiales para elaborar sus alimentos, construir sus nidos y obtener otros subproductos como la cera y el propóleo (Torné-Noguera *et al.* 2014).

En zonas agrícolas, el nivel de compactación del suelo y la cobertura vegetal son factores que influyen en la conformación de las comunidades de abejas, la ganadería de alta intensidad puede

afectar negativamente a las poblaciones de abejas, ya que se asocia con una menor abundancia y diversidad de recursos florales (Holzschuh *et al.* 2007, Xie *et al.* 2008, Kearns y Oliveras 2009). Los incendios pueden servir como impulsores de la diversidad de abejas en hábitats resilientes al fuego como los bosques de pino en el sur de Oregón, EE. UU. (Galbraith *et al.* 2019) y contrario a lo que se cree, la quema de madera prescrita puede aumentar la abundancia y diversidad de abejas en zonas recientemente quemadas (Moylett *et al.* 2020, Baronio *et al.* 2021) el fuego también puede promover la floración y la disponibilidad de recursos florales, pero también una disminución de estos recursos según su intensidad o gravedad (Carbone *et al.* 2019).

La importancia global de los pastizales se debe a su amplia extensión, comprenden alrededor del 26% de la superficie continental y hasta el 80% de la tierra agrícola productiva (Boval y Dixon 2012). Los pastizales de floración masiva, aún gestionados de forma intensiva, podrían ser beneficiosos al menos para las abejas generalistas en paisajes que consisten de zonas agrícolas y seminaturales (Holzschuh *et al.* 2013).

El neotrópico es una de las regiones con mayor riqueza de especies de abejas a nivel mundial, los países con mayor cantidad de especies son Brasil (1678), Argentina (1021) y México (916) (Moure *et al.* 2007). Bolivia tiene registradas 487 especies distribuidas en cinco subfamilias, Apinae (248), Megachillidae (111), Halictinae (75), Colletinae (52) y Andreninae (1) (Townsend *et al.* 2021). Las abejas han sido muy importantes para las comunidades indígenas, especialmente en actividades como la producción de miel, cera, polen y propóleo. El manejo y aprovechamiento de abejas representa una alternativa sostenible para los recursos no maderables de los bosques bolivianos (Townsend *et al.* 2021).

Los bosques neotropicales estacionalmente secos se encuentran desde el noroeste de México hasta el norte de Argentina y suroeste de Brasil (Linares-Palomino *et al.* 2011). Se encuentran entre los ecosistemas más amenazados (Janzen 1988, Miles *et al.* 2006). En Bolivia, el bosque estacionalmente seco está situado en una zona de transición entre los bosques siempreverdes húmedos de la Amazonia y los matorrales caducifolios del Chaco (Killeen *et al.* 2006), y es conocido como Bosque Seco Chiquitano (BSC), es el bloque más grande de bosque tropical seco estacional intacto en Sudamérica (Plumpton *et al.* 2020).

Las especies que se pueden encontrar en este hábitat son un conjunto distinto a lo que se puede encontrar en la Amazonia o el Chaco, lo que convierte al BSC en una ecorregión única (Killeen *et al.* 2006). El BSC está amenazado por el cambio de uso de la tierra y la degradación de los bosques debido a la tala y los incendios (GFW 2021). La extensión original del BSC se estima en 125.000 km<sup>2</sup>, de este total y para el año 2001, se estimaba que cerca del 15% ya se ha deforestado (Killeen *et al.* 2006).

El nido es el lugar donde las abejas pasan la mayor parte del tiempo, solo al final de su vida las abejas dejan el nido regularmente, para forrajear o proteger el nido de depredadores, también es el sitio donde las abejas almacenan su alimento y crían a las larvas (Grüter 2020). La ubicación, materiales y configuración arquitectónica del nido es muy importante, pues influye en la operatividad de la colmena y las condiciones climáticas experimentadas por las crías (Jones y Oldroyd 2006). Las abejas suelen anidar en cavidades de árboles, ramas, rocas, construcciones humanas, termiteros o en nidos expuestos, otra cantidad menor de especies anida en el suelo, aprovechando hormigueros abandonados (Grüter 2020). La mayoría de especies excavan túneles, pero otras requieren estructuras o recursos que tienen un suministro limitado, como lodo, hojas, resina, madera muerta, cavidades estrechas y grandes cámaras protegidas (Roubik

1992). Es muy probable que los recursos de anidación se correlacionen con la estructura de la vegetación local y los recursos florales, y por ende, con las comunidades de abejas (Roulston y Goodell 2011).

En Bolivia se han realizado diversos estudios sobre abejas, desde el forrajeo en plantas acuáticas (Gumbert y Kunze 1999), los patrones de nidificación en meliponas (Copa - Álvaro 2004), las propiedades químicas de la miel (Ferrufino y Vit 2013) y el propóleo (Çelemlı 2013), o los tipos de polen utilizados por *Tetragonisca angustula* (Saravia-Nava *et al.* 2018). Estas investigaciones contribuyen al conocimiento de estas poblaciones, sin embargo, aún existen amplios vacíos de conocimiento que incluyen aspectos ecológicos básicos (Townsend *et al.* 2021), por esta razón y el rápido deterioro que está sufriendo el BSC, esta investigación brinda un aporte muy importante sobre el conocimiento de estas comunidades.

En esta investigación se estudió la riqueza, abundancia, diversidad y composición de especies de abejas en tres diferentes usos de suelo, con la finalidad de determinar cuáles son las características de las comunidades de abejas en bosques y pastos y distinguir como cambia la composición de las comunidades de abejas en los diferentes usos de suelo, Además, se estudiaron las características de hábitat de anidamiento para cuatro especies de abejas nativas (*Cephalotrigona capitata*, *Scaptotrigona polysticta*, *Tetragona clavipes* y *Tetragonisca angustula*) para diferenciar cuáles son las características específicas de la estructura, composición y diversidad de la vegetación con las cuales está asociado el hábitat de anidamiento de cada especie.

### **3. Metodología**

#### *3.1. Área de estudio*

El área de estudio se ubica en el departamento de Santa Cruz (352.6 km<sup>2</sup>), provincia Ñuflo de Chávez, municipio de Concepción de la Chiquitanía boliviana. La temperatura promedio anual en Concepción es de 25.3°C, la precipitación promedio anual es de 1300 mm al noreste y 800 mm al sureste (Navarro y Maldonado 2002).

El sitio específico del estudio comprende un área de amortiguamiento de 10 km alrededor del Centro de Estudios del Bosque Seco Tropical Alta Vista (CEBST-AV), con un área total de 75,520.43 ha (Figura 1). La topografía del terreno presenta llanuras y serranías, pero es principalmente ondulado y se encuentra a una altura promedio de 400 msnm (Vides-Almonacid *et al.* 2007). El CEBST-AV constituye un predio rural demostrativo de la Fundación para la Conservación del Bosque Seco Chiquitano (FCBC), y cuenta con 3 mil hectáreas de bosque con pasturas para la ganadería ecológica, que promueve un cuidado del medio ambiente y sin residuos de medicamentos y pesticidas (Kijlstra y Eijck 2006), en el que se desarrollan actividades forestales sostenibles e investigación sobre la flora y la fauna. cuenta con un programa apícola y de abejas sin aguijón, en el que se producen anualmente más de 400 kg de miel de *Apis mellifera* y 48 kg de miel de abejas nativas, principalmente *Tetragonisca angustula*. Además, se realizan monitoreos para registrar la presencia de nidos de abejas en el predio y alrededores mediante búsquedas activas en senderos y potreros, con la finalidad de mejorar la gestión del recurso a través de la investigación.

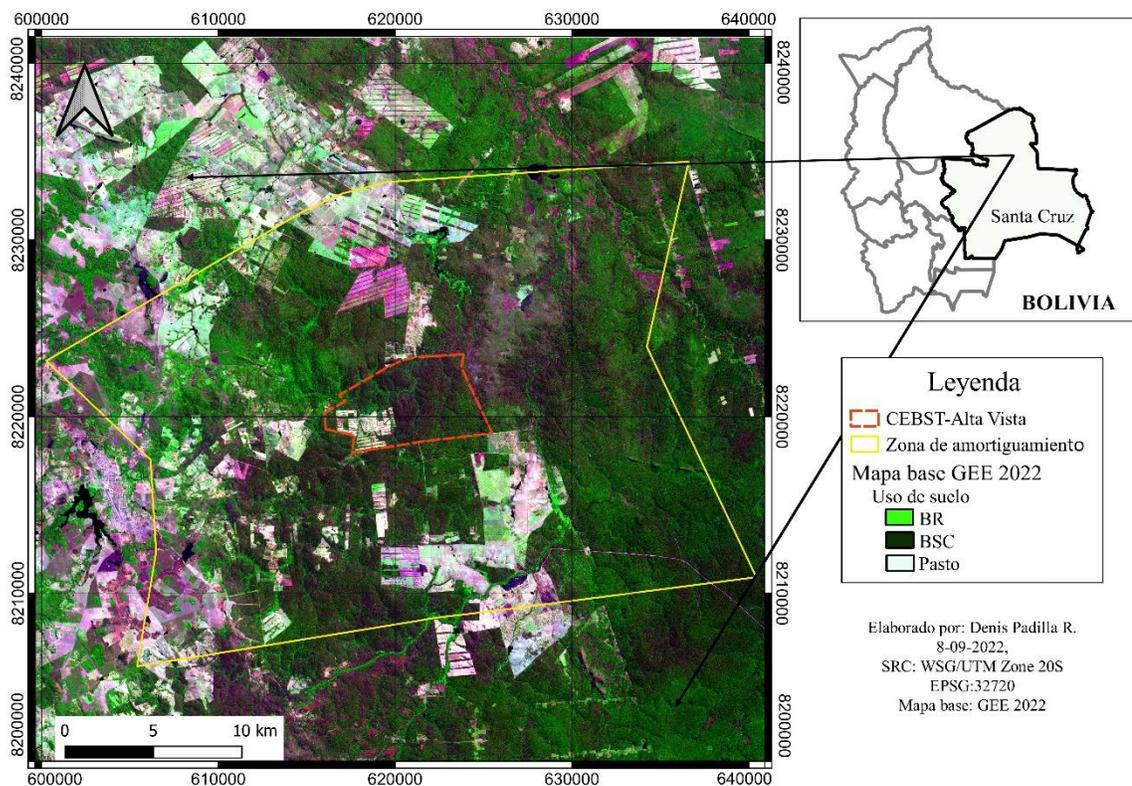


Figura 1. Mapa del área de estudio con los diferentes usos de suelo analizados, la línea amarilla corresponde al perímetro de la zona de amortiguamiento de 10 km alrededor del CEBST-AV, (polígono rojo). Las siglas en la leyenda corresponden a BR: bosque ribereño, y BSC: bosque seco chiquitano. GEE (Google Earth Engine 2002).

El área de estudio es dominada por tres usos de suelo (Baldviezo 2014):

- Bosques subhúmedos semidecíduos de la Chiquitanía (bosque seco Chiquitano, BSC): vegetación climatófila en suelos bien drenados con dosel semidecíduo, denso a semidenso, la altura de la vegetación está en un rango entre 16 y 22 m.
- Bosques semidecíduos hidrofíticos y freatófítico de la Chiquitanía (bosques ribereños, BR): se desarrollan sobre suelos profundos que están húmedos la mayor parte del año, y en la época de lluvia pueden llegar a inundarse.
- Pastos: son grandes áreas deforestadas en donde se encuentra la zona ganadera y producción agrícola, que comprende las zonas de pastoreo, cultivos, arbustales y pastos arbolados, en los que se utilizan principalmente especies nativas.

La vegetación natural leñosa tiende a estar dominada por fabáceas y bignoniáceas, y existe mucha variación florística al acercarse a los ecotonos y el tipo de sustrato geológico (Plumpton *et al.* 2020). La vegetación no es tan heterogénea entre el BSC y el BR. Las principales especies vegetales que se pueden encontrar en ambos usos son mencionadas en la Tabla 1 (Baldviezo 2014).

Tabla 1 Especies arbóreas más comunes encontradas en los bosques del CEBST-AV, según la altura del estrato vertical.

Estrato	Altura promedio del estrato	Principales especies arbóreas
Dominante	30 m	<i>Ceiba saumama</i> , <i>Cariniana estrellensis</i> , <i>Calycophyllum multiflorum</i> , <i>Macherium scleroxylum</i> , <i>Tabebuia impetiginosa</i> , <i>Hymenaea parvifolia</i> , <i>Astronium uruderva</i>
Codominante	19-29m	<i>Ficus insipida</i> , <i>Virola sebifera</i> , <i>Ormosia nobilis</i> , <i>Caesalpinia pluviosa</i> , <i>Clarisia biflora</i> , <i>Zanthoxylum rhoifolium</i> , <i>Sapium longifolium</i>
Intermedio	15 a 18 m	<i>Aspidosperma rigidum</i> , <i>Albertia sp</i> , <i>Urera laciniata</i> , <i>Inga marginata</i> , <i>Bauhinia unguolata</i>

### 3.2. Caracterización de las comunidades de abejas

#### *Selección de sitios de muestreo*

La selección de los sitios de muestreo se realizó con ayuda de una grilla de 18 cuadrículas (6x6 km) que se ubicó sobre la totalidad del área de estudio (Figura 2). Con base en esta grilla y de forma aleatoria se eligieron cinco cuadrículas. Dentro de cada cuadrícula se ubicaron tres transectos, uno por cada uso de suelo de interés (BR, BSC y pasto), estableciéndose un total de 15 transectos. Con el fin de asegurar la independencia de las observaciones y minimizar la autocorrelación espacial, los transectos se ubicaron a una distancia mínima de un kilómetro entre sí (Figura 2), lo que excede el rango promedio de vuelo de la mayoría de las especies de abejas (Gathmann y Tscharrntke 2002).

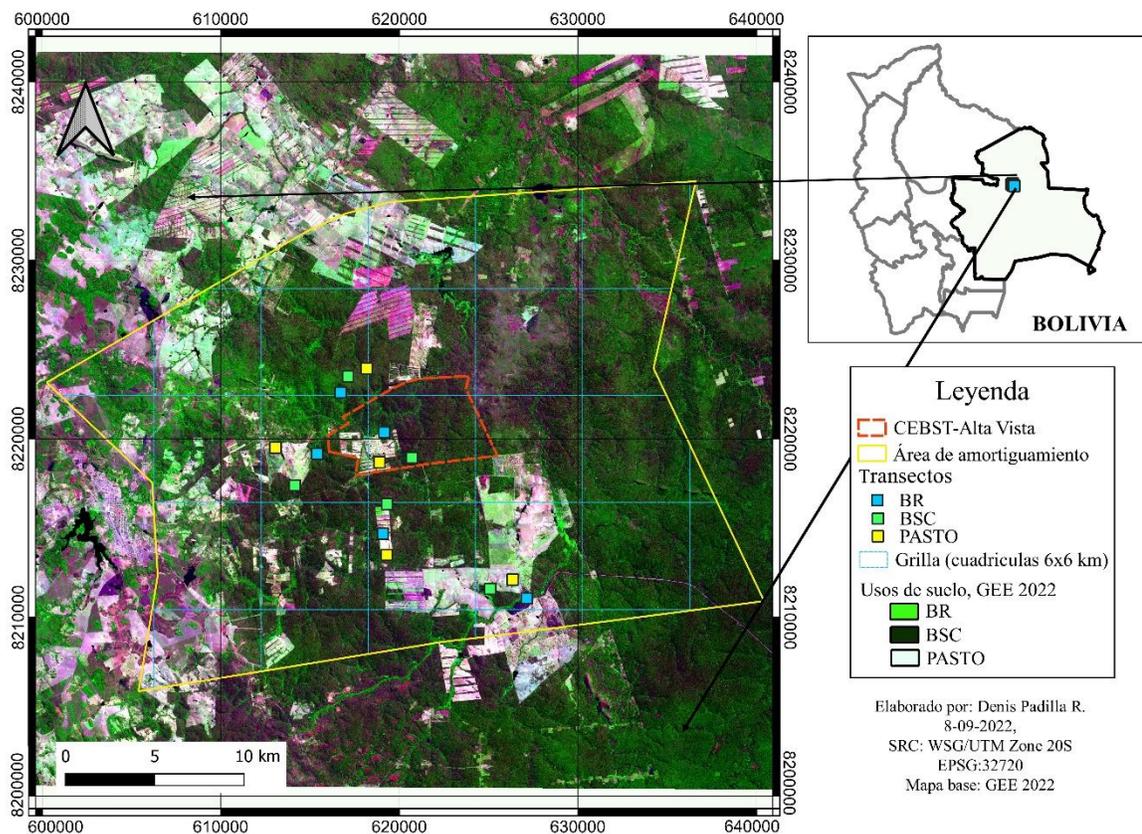


Figura 2. Mapa con el diseño y ubicación de los transectos de muestreo para caracterizar a las comunidades de abejas, los símbolos cuadrados representan la ubicación de los transectos, los rectángulos a los usos de suelo. Las siglas en la leyenda corresponden a BR: bosque ribereño, y BSC: bosque seco chiquitano. \*GEE (Google Earth Engine 2002).

### Métodos de muestreo

Se realizaron muestreos por medio de transectos en donde se combinaron métodos de trampeo activos y pasivos. Esta combinación de métodos obedece a la eficiencia de estos observada en múltiples estudios (Potts *et al.* 2003, Droege 2006, Rhoades *et al.* 2017, Prendergast *et al.* 2020).

El muestreo activo se implementó en los transectos por medio de redes entomológicas. Cada transecto contó con un área de muestreo de 0.1 ha (100 m de largo x 10 m de ancho, Figura 3). Todos los transectos se ubicaron en dirección norte, a excepción de los transectos en BR, estos se ubicaron en paralelo a los cuerpos de agua.

En cada transecto se realizó un recorrido completo de 30 minutos efectivos, es decir, se utilizó un cronómetro y el tiempo se detenía cada vez que la red entomológica estaba llena, para colocar a las abejas en un frasco con agua jabonosa, luego se continuaba con el muestreo hasta completar 30 min. Durante el recorrido se buscó activamente a las abejas en vuelo o posadas sobre las plantas, realizando un recorrido en zigzag a lo largo del transecto.

Al inicio de cada recorrido se tomó datos de temperatura y humedad con un medidor ambiental marca REED® modelo LM-800. Una vez concluido el muestreo activo se procedió a la instalación de las trampas pasivas.

El muestreo pasivo combinó dos métodos de captura con trampas: (1) platos de colores y (2) trampas de paleta azul con agua jabonosa. Los platos de colores consisten en recipientes de 350 ml de material plástico de color rojo, amarillo y azul. De acuerdo con Droege (2006), estos son colores atrayentes de abejas. En cada transecto se colocaron seis grupos de platos conteniendo cada uno un plato por cada color (en total se utilizó 18 platos). Dos grupos de platos fueron colocados en los extremos y dos en el centro del transecto, distanciados de este perpendicularmente a cinco metros y a una elevación de un metro sobre el suelo sostenidos por una base de madera (Figura 3). A cada plato se le añadió una solución de 1:6 detergente líquido/agua para capturar a las abejas, llenando 2/3 del plato.

Las trampas de paleta azul consisten en un recipiente de plástico de 15 cm de diámetro  $\times$  15 cm de alto, con un embudo de rosca con dos paletas transversales de 24 cm  $\times$  13 cm y 3 mm de espesor. Tanto el recipiente plástico como las paletas son de polipropileno azul semitransparente (*SpringStar*™ LLC, [www.springstar.net](http://www.springstar.net)) (Stephen y Rao 2005). A lo largo del transecto se instalaron tres trampas de paleta azul, dos en los extremos y uno en el centro. Las trampas de paleta azul se colocaron a cinco metros de distancia hacia el norte de los platos de colores (Figura 3).

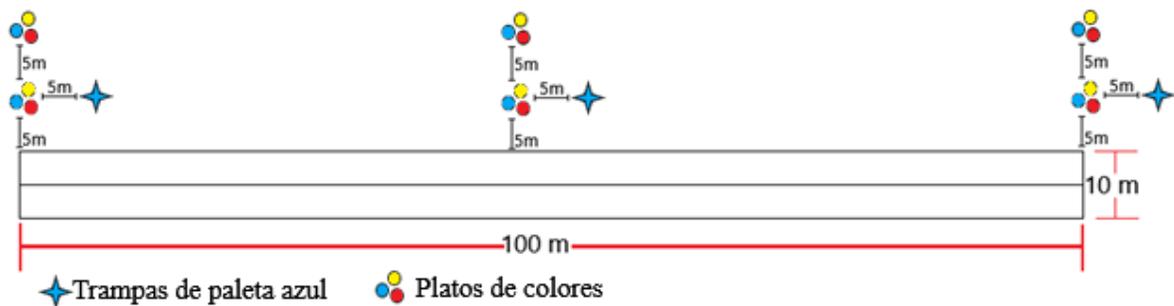


Figura 3. Diseño de los transectos donde se realizaron los muestreos de las comunidades de abejas utilizando trampeo activo (redes entomológicas) y trampeo pasivo (platos de colores y trampas de paleta azul).

En cada uno de los transectos se llevaron a cabo tres réplicas temporales. Es decir, cada transecto se muestreó con redes entomológicas en tres fechas y horarios diferentes. Los periodos de muestreo se seleccionaron con base en la recomendación de Holzschuh *et al.* (2007) y Potts *et al.* (2003) que indican que las abejas presentan mayor actividad entre las 8:00 a.m. y las 2:00 p.m. Nuestros muestreos se realizaron en tres horarios diferentes 8:00 a.m., 11:00 a.m. y 2:00 p.m. en diferentes días. Todos los muestreos con redes se realizaron entre los meses de marzo y mayo del 2022 y únicamente cuando la temperatura era superior a 18°C y no había lluvia (Rhoades *et al.* 2017). Las trampas pasivas se colocaron después de realizar el muestreo con redes entomológicas y permanecieron en los transectos por un periodo de 24 horas. La secuencia de los muestreos se realizó de forma aleatoria para evaluar los tres usos de suelo en diferentes días y horarios.

#### *Identificación de las abejas*

Todas las abejas recolectadas con redes entomológicas se colocaron en frascos con etanol al 70%. Las abejas colectadas por medio de trampas pasivas se enjuagaron con etanol y se secaron (Droege *et al.* 2010). La identificación de los individuos se realizó con el apoyo de entomólogas expertas del Museo Nacional de Historia Natural Noel Kempff Mercado (MNHNNKM), utilizando claves taxonómicas y bibliografía especializada (Camargo 1984, Camargo y Pedro

2008, Michener 2007, Rasmussen y González 2017, Álvarez 2016). Todos los individuos colectados se depositaron bajo el resguardo del MNHNNKM.

### 3.3. Caracterización de hábitats de anidamiento

#### Selección de especies

Se utilizó la base de datos del Sistema de Registro de Información (SRI) del CEBST-AV sobre nidos de abejas nativas. Esta base de datos está conformada por registros de nidos que se realizan mediante búsquedas activas en senderos y potreros, aproximadamente una vez por semana. La base de datos incluye: ubicación geográfica del nido, especie de abeja y tipo de sustrato en el que se encuentra el nido (p. ej., en el suelo, en un árbol, entre rocas, termiteros o construcciones humanas). En caso de encontrarse en un árbol, se registra la altura a la que se ubica el nido, la altura del árbol, la especie del árbol y la condición del árbol (vivo o muerto).

Con base en la información contenida en el SRI, se seleccionaron los nidos de las especies con más registros en los usos de suelo BR, BSC y pasto. Las especies seleccionadas fueron *Tetragonisca angustula*, *Cephalotrigona capitata*, *Tetragona clavipes* y *Scaptotrigona polysticta* (Figura 4). Los nidos se ubicaron en un mapa y se corroboró la presencia de estos en campo. En primera instancia se planteó el muestro para 15 nidos de cada especie, cinco para cada uso de suelo. Sin embargo, no hubo la misma cantidad de nidos por especie y por uso, por lo que se seleccionaron aleatoriamente en BSC y pasto y no en BR, ya que en este uso no abundantes. Para *T. clavipes* se muestrearon todos los nidos disponibles, ya que solo se contó con 9 registros en total. En total se seleccionaron 49 nidos (Tabla 2) distribuidos como se muestra en la figura 5.



Figura 4. Especies seleccionadas para la caracterización de los nidos, todas las especies son abejas nativas sin aguijón de la tribu meliponini. Fotografías por Roger Coronado.

Tabla 2. Cantidad de nidos seleccionados por especie y uso en el CEBST-Alta Vista en los que se caracterizó el hábitat alrededor del nido.

Nombre común	Nombre científico	Usos del suelo			Total
		BR	BSC	Pasto	
Suro barcino	<i>Cephalotrigona capitata</i>	1	8	4	13
Suro barcino	<i>Scaptotrigona polysticta</i>	2	1	8	11
Bora negra	<i>Tetragona clavipes</i>	1	3	5	9
Señorita	<i>Tetragonisca angustula</i>	2	8	6	16
Total, usos del suelo		6	20	23	49

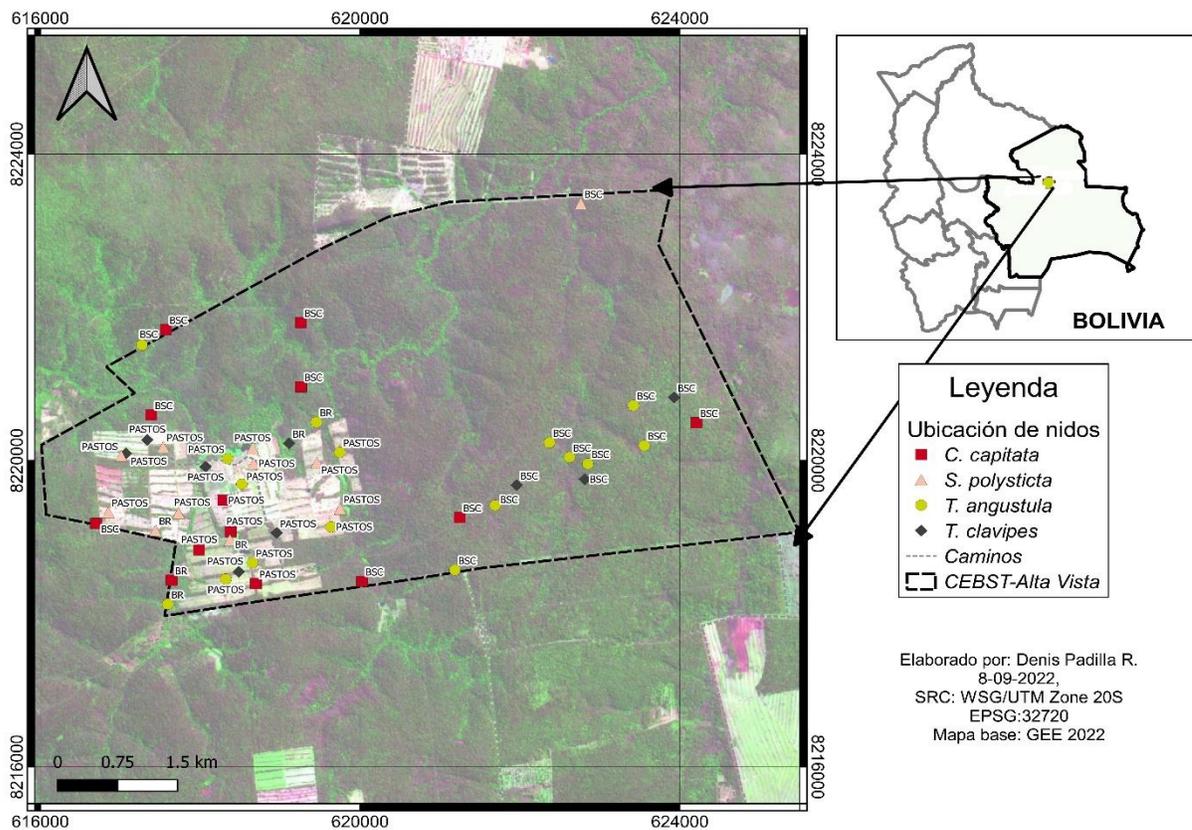


Figura 5. Ubicación de los nidos en los que se evaluó la estructura y composición de la vegetación circundante.

En cada uno de los nidos seleccionados se estableció una parcela de 20 m x 20 m (0.04 ha) dividida en cuatro subparcelas de 10 m x 10 m (Figura 6), utilizando como centroide la ubicación del nido.

En cada parcela se registró y midió con cinta diamétrica de fibra de vidrio el diámetro a la altura del pecho (DAP) de cada individuo de planta > 10 cm de dap y su altura utilizando un clinómetro ®Sunnto. Cada árbol se identificó con la ayuda de un parataxónomo de la FCBC. Cuando la vegetación era desconocida se realizaron colectas, para que fueran corroboradas por un especialista botánico del MNHNNKM utilizando principalmente el catálogo de las plantas vasculares de Bolivia (Jørgensen *et al.* 2014, APG III). Adicionalmente, se midió en árboles el grado de infestación por lianas utilizando la metodología de Hutchinson (1993), con una

adaptación en el uso de las escalas, donde 1 = lianas ausentes o solo unas pocas y delgadas, 2 = lianas presentes en el fuste pero sin afectación al crecimiento del árbol, 3 = lianas presentes en copa y fuste que sí afectan el crecimiento del árbol.

Para evaluar la cobertura vegetal en los diferentes estratos de altura se utilizó el índice de Thiollay (1992). En cada subparcela de 10 m x 10 m, se estimó el porcentaje de cobertura de la vegetación para cinco estratos: a) 0-2 m, b) 2-9 m, c) 10-20 m, d) 20-30 m y e) >30 m, utilizando una escala de 0, 1, 2 o 3 si el porcentaje de cobertura era de 0, 1-33, 34-66 y 67-100% respectivamente. Para cada estrato se obtuvo un valor de cobertura promedio utilizando los datos de las cuatro subparcelas de 10 m x 10 m. También se utilizó un densiómetro cóncavo esférico para medir la cobertura vegetal, realizándose cuatro lecturas en cada subparcela de 10 m x 10 m en dirección al norte, sur, este y oeste. Los valores se promediaron para obtener un solo valor por parcela (Lemmon 1956).

Adicionalmente, se evaluó el tipo de sustrato en el que se encontró al nido (árbol vivo, árbol muerto y termitero), también, se midió la orientación del piquete o entrada de los nidos, utilizando una brújula @Suunto. En cada parcela se midió la pendiente máxima con un clinómetro @Sunnto, siguiendo la metodología de García-Villacorta (2009). Por último, se determinó la posición topográfica de la parcela en términos de tres categorías: cima, ladera y bajos de ladera (Delgado y Finegan 1999).

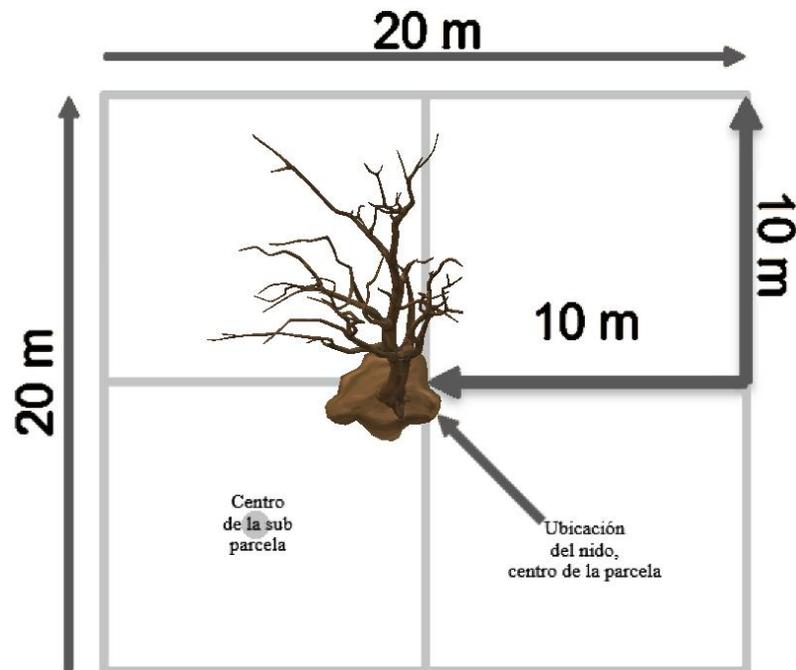


Figura 6. Diseño de parcela para evaluar la estructura y composición vegetal en los hábitats de anidamiento de las abejas.

#### 4. Análisis de los datos

##### 4.1. Caracterización de las comunidades de abejas

Todas las muestras de abejas colectadas se agruparon por transecto, ya que esta fue la unidad de muestreo. Utilizando el *software Estimates* (Colwell 2006), se calcularon para cada uso de suelo

diferentes estimadores de riqueza y diversidad, riqueza absoluta, riqueza máxima (ACE) y los estimadores de especies compartidas entre muestras (Singleton's y Doubleton's). Utilizando la librería iNEXT (Hsieh y Chao 2022) en R 4.2.1 se calculó los índices de riqueza ( $q_0$ ), y diversidad ( $q_1$  y  $q_2$ ) basados en los números de Hill. Además, se construyeron curvas de rarefacción-extrapolación para comparar entre los diferentes usos y curvas de cobertura de la muestra para evaluar la completitud del muestreo. Para describir la estructura de las comunidades se construyeron curvas de rango abundancia para cada uso de suelo utilizando las librerías Vegan (Oksanen *et al.* 2022) y Biodiversity (Kindt 2022) en R 4.2.1.

Para comparar la abundancia, riqueza y los estimadores de diversidad entre los usos de suelo se utilizaron pruebas ANOVA con modelos lineales generales y mixtos, con un  $\alpha = 0.05$ , y la prueba de comparación múltiple LSD de Fisher. En todos los modelos, el uso de suelo se declaró un efecto fijo y el sitio (Anexo 3) y transectos se declararon efectos aleatorios. Para variables discretas como la abundancia se utilizaron modelos lineales generalizados y mixtos y se utilizó una distribución binomial negativa.

Para comparar las comunidades de abejas entre los usos de suelo muestreados, se realizó un análisis multivariado de similaridad (ANOSIM) utilizando la distancia de Bray Curtis. Finalmente, se aplicó la corrección para comparaciones múltiples SidakSS para los p-valores, con la finalidad de evitar el error tipo I. Para visualizar la disimilitud de cada uno de los transectos con respecto a todos los demás en cuanto a la composición de especies se realizó un análisis multidimensional no métrico (NMS), utilizando el índice de disimilitud de Bray Curtis. Los análisis ANOVA, ANOSIM y NMS se realizaron por medio del *software Infostat* (Di Rienzo *et al.* 2017). Todas las figuras, se construyeron utilizando la librería ggplot2 (Wickham *et al.* 2022) en R 4.2.1. e *Infostat*.

#### 4.2. Caracterización de los hábitats de anidamiento

Para caracterizar la riqueza y diversidad de la vegetación (vegetación con DAP > 10 cm) en las parcelas, se utilizó la librería iNEXT (Hsieh y Chao 2022) en R 4.2.1, con el cual se calculó los índices de riqueza ( $q_0$ ), y diversidad ( $q_1$  y  $q_2$ ) basados en los números de Hill, con el cual se construyeron curvas de rarefacción-extrapolación para comparar los hábitats de las especies evaluadas (*C. capitata*, *S. polysticta*, *T. clavipes* y *T. angustula*). Para comparar la abundancia, riqueza y estimadores de diversidad de la vegetación se utilizaron pruebas ANOVA con modelos lineales generales y mixtos, con un  $\alpha = 0.05$ , y la prueba de comparación múltiple LSD de Fisher. Cada una de las especies se declararon efecto fijo (tratamiento), mientras que las parcelas se declararon efectos aleatorios, para efectos de comparación y mayor claridad en el documento se hará referencia a los tratamientos (especies de abejas) como hábitats de anidamiento.

Para describir la estructura de las comunidades en términos de abundancia, se realizaron curvas de rango-abundancia para el hábitat de cada especie utilizando las librerías Vegan (Oksanen *et al.* 2022) y Biodiversity (Kindt 2022) en R 4.2.1.

Para comparar las variables cuantitativas de la estructura de la vegetación y del nido, se realizaron pruebas ANOVA con modelos lineales generales y mixtos, con un  $\alpha = 0.05$ , y pruebas de comparación múltiple LSD de Fisher. En el caso de las variables cualitativas (competencia con lianas, tipo de sustrato, orientación del piquete y posición topográfica) se realizaron pruebas de chi cuadrado con tablas de contingencia. Para observar el efecto combinado de las variables se realizaron pruebas MANOVA para las variables de la estructura de la vegetación y el nido,

utilizando el método de comparación de Hotelling. En todos los análisis se utilizaron las especies de abejas como tratamientos.

Para identificar las características que separan los hábitats de anidamiento de las especies de abejas en función de las semejanzas entre las variables cualitativas, se realizó un análisis discriminante lineal (ADL) utilizando el *software Infostat*. En el cual, se estandarizaron los datos y se calcularon las funciones discriminantes canónicas utilizando la distancia euclídea. Los análisis ANOVA, MANOVA, tablas de contingencia y ADL se realizaron por medio del *software Infostat* (Di Rienzo *et al.* 2017).

## 5. Resultados

### 5.1 Características generales de la familia Apidae registrada en el estudio

El 97% de las muestras recolectadas fueron abejas de la familia Apidae (Anexo 1), de las cuales se diferenciaron 41 taxones, 10 a nivel de morfoespecie, 14 a nivel de género y 17 a nivel de especie, en lo sucesivo nos referiremos a los 41 taxones como “especies” para facilitar la comunicación de los hallazgos (Anexo 2).

Las especies de la familia Apidae reportadas correspondieron a ocho tribus. La tribu Meliponini (abejas sin aguijón) presentó la mayor abundancia representando el 98.85% de todos los individuos capturados, seguida por Apini (Tribu de *Apis mellifera*, 0.37%), Xylocopini (Abejas carpinteras, 0.29%), Anthophorini (Abejas excavadoras, 0.13%), Ceratinini (Abejas carpinteras pequeñas, 0.12%), Euglossini (Abejas de las orquídeas, 0.12%), Exomalopsini (Abejas patas de miel, 0.09%) y Centridini (Abejas aceiteras, 0.04%) (Figura 7).

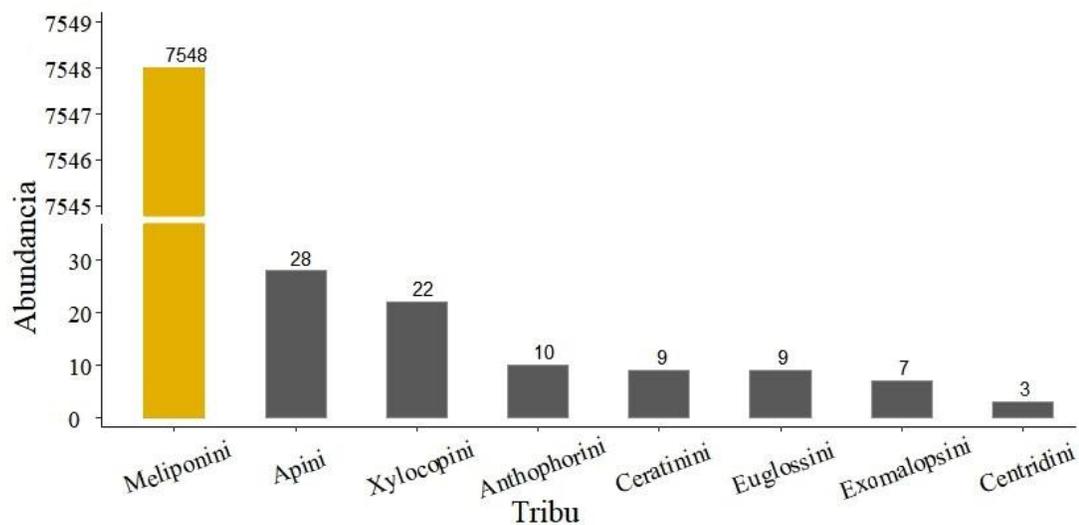


Figura 7. Abundancia total registrada para cada tribu de la familia Apidae.

Más del 97% de los individuos correspondieron a las diez especies más abundantes y estas fueron, *Scaura latitarsis* (44.96%), *Plebeia alvarengai* (25.46%), *Tetragonisca angustula* (11.26%), *Plebeia kerry* (5.43%), *Plebeia droryana* (4.87%), *Trigonisca* spp. (1.86%), *Scaura*

spp. (1.62%), *Trigona chanchamayoensis* (1.62%), *Leurotrigona muelleri* (0.84%) y *Trigona spp* (0.52%). La lista completa de especies se incluye en el anexo 2.

### 5.1.1. Estructura de la comunidad de abejas

La abundancia promedio de abejas (Figura 8) fue estadísticamente mayor en BSC ( $531.0 \pm 238.6$ ) que en BR ( $41.8 \pm 15.5$ ) y pasto ( $93.9 \pm 42.6$ ), ( $p \leq 0.05$ ), y la abundancia promedio en pasto fue mayor que en BR.

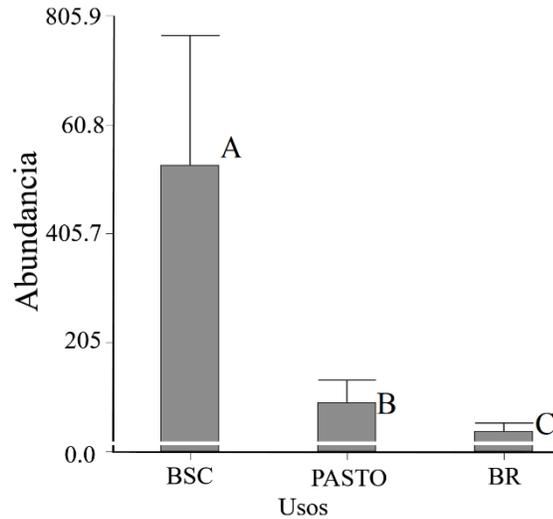


Figura 8. Abundancia promedio de abejas y errores estándar en los diferentes usos de suelo. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre los usos de suelo ( $p \leq 0.05$ ). BSC: bosque seco chiquitano, Pasto: pasturas, BR: bosque ribereño.

### 5.1.1 Comparación de la riqueza y diversidad de especies de abejas Apidae entre hábitats

Al comparar las medias de los índices de riqueza y diversidad observados no se encontraron diferencias estadísticas significativas ( $p > 0.05$ ). La riqueza máxima de especies (ACE) (Figura 9A) fue de  $25.7 \pm 2.8$  en pasto,  $24.6 \pm 2.8$  en BSC y  $24.5 \pm 2.8$  en BR, la riqueza de especies ( $q_0$ ) (Figura 9B) fue de  $11.9 \pm 1.9$  en pasto,  $11.5 \pm 1.9$  en BSC y  $7.6 \pm 1.9$  en BR, el índice de Shannon ( $q_1$ ) (Figura 9C) fue de  $1.6 \pm 0.2$  en pasto,  $1.4 \pm 0.2$  en BR y  $1.0 \pm 0.2$  en BSC y la diversidad de Simpson ( $q_2$ ) (Figura 9D) fue de  $0.7 \pm 0.1$  en pasto,  $0.6 \pm 0.1$  en BR y  $0.5 \pm 0.1$  en BSC.

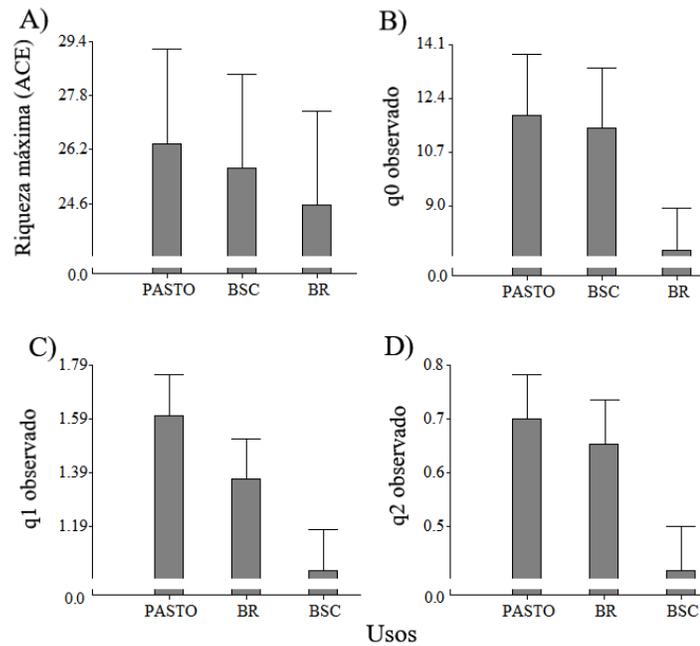


Figura 9. Valores promedio  $\pm$  errores estándar de los índices de riqueza y diversidad observados en BSC, BR y pasto. \*q0 riqueza de especies, q1 índice de Shannon, q2 índice de Simpson, BSC: bosque seco chiquitano, Pasto: pasturas, BR: bosque ribereño.

La riqueza de especies (q0, figura 10A) fue muy similar entre los diferentes usos de suelo, ya que los intervalos de confianza se superponen entre todos los usos, mientras que los números de Hill, Shannon (q1, figura 10B) y el índice de Simpson (q2, figura 10C), fueron mayores en bosques ribereños con respecto a otros usos del suelo, y estas diferencias se mantienen al aumentar el tamaño de la muestra. La curva de completitud de la muestra (figura 10D) sugiere que la muestra es suficiente para hacer comparaciones estadísticas confiables, ya que las curvas alcanzan la asíntota para los tres usos. Todas las figuras están basadas en individuos.

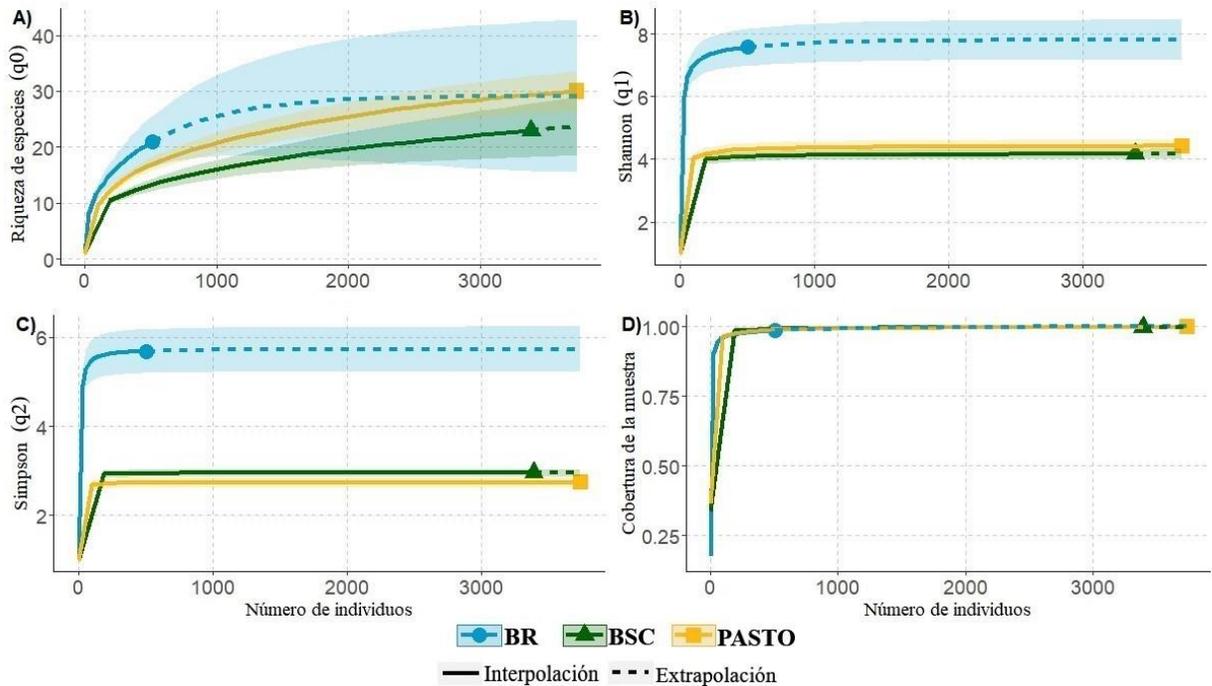


Figura 10. Curvas de interpolación-extrapolación para; A) Riqueza de especies ( $q_0$ ) de abejas, B) índice de diversidad de Shannon ( $q_1$ ) y C) índice de Simpson. D) Curva de completitud de la muestra. Los símbolos muestran el número real de registros de especímenes y separan las regiones interpoladas (izquierda, línea completa) de las extrapoladas (derecha, línea discontinua) de cada curva.

### 5.1.2 Composición de las comunidades de abejas en los usos de suelo

Los usos de suelo presentaron patrones de dominancia distintos entre ellos. En el caso del pasto y el BSC se observó un reducido número de especies marcadamente dominantes (Figura 11) y una alta cantidad de especies raras con bajas abundancias, principalmente en pastos. Este patrón no es observado en BR, donde se muestra mayor equitatividad en la abundancia de las especies. Las especies más abundantes en pasto fueron *S. latitarsis* (2111), *T. fiebregii* (658) y *P. alvarengai* (362), en BSC fueron *P. alvarengai* (1472), *S. latitarsis* (1286) y *T. fiebregii* (174), mientras que en BR fueron *P. kerry* (138), *P. alvarengai* (110) y *P. droryana* (97). La mayor cantidad de abejas raras pertenecieron al género *Exomalopsis*.

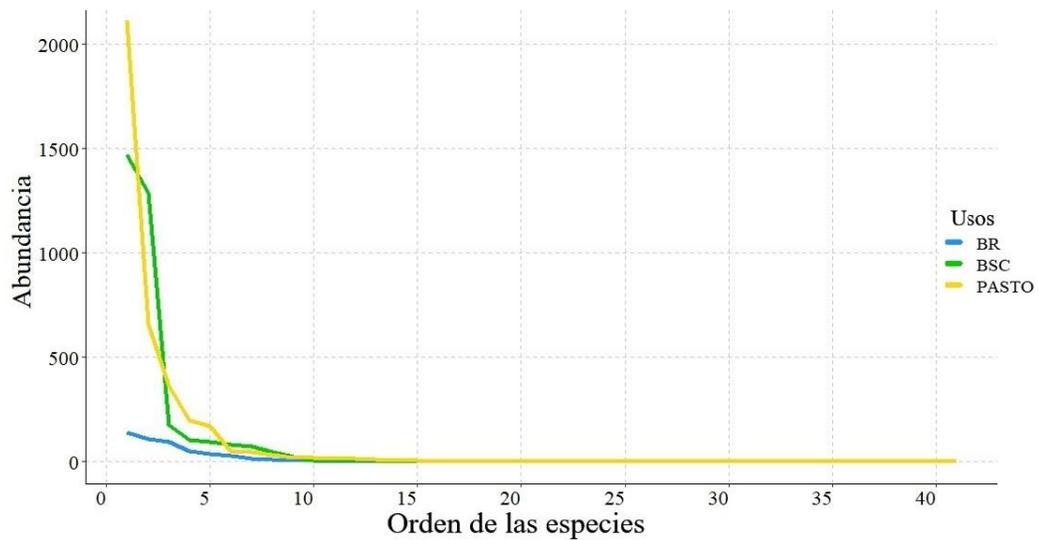


Figura 11. Distribución de la abundancia por especies, curva rango-abundancia para los tres usos de suelo.

En general, se encontraron muchas especies raras, en el estudio. Las especies representadas por un solo individuo (singleton's) y por dos individuos (doubleton's) representaron el 48.7 % de todas las especies reportadas en esta investigación. El número de especies con un individuo aumenta con el número de transectos muestreados para los usos pastos y BSC (Figura 12A). En el caso de los doubleton's el BSC aumenta de manera similar a BR, sin embargo, muestra una disminución después del octavo transecto muestreado (Figura 12B).

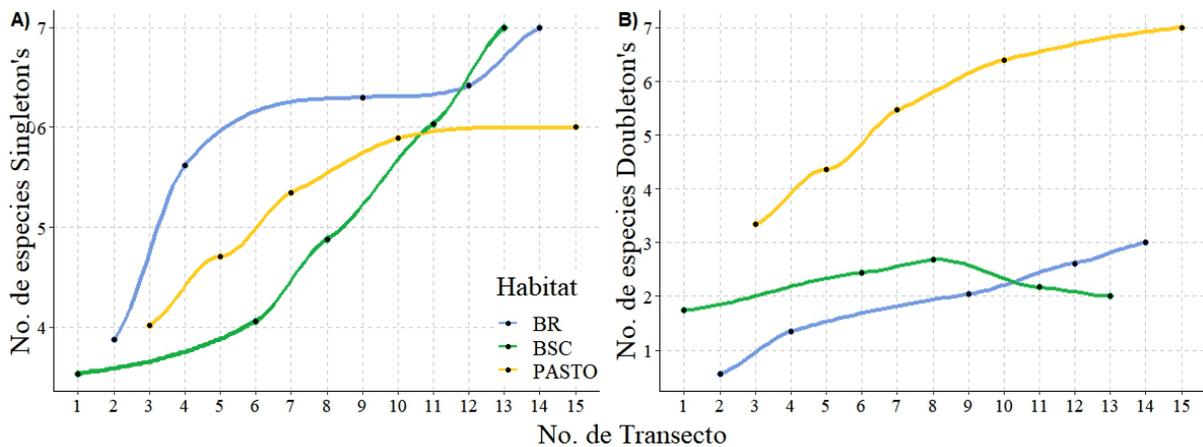


Figura 12. Curvas para especies compartidas singleton's (A) y doubleton's (B) para los tres usos de suelo.

En general, 11 especies (26% del total) se encontraron en todos los usos de suelo, 13 especies (31%) únicamente en pasto, mientras que en BSC cinco especies (12%) y en BR apenas tres especies (7%) (Anexo 4). Según la prueba de corrección para comparaciones múltiples SidakSS, para evitar el error tipo I, no hay diferencias estadísticamente significativas en la comunidad de abejas entre los diferentes usos, por lo tanto, no es necesario interpretar los valores de R para las distancias entre grupos (Tabla 3).

Tabla 3. Resultados del ANOSIM de la comparación de la composición de las comunidades de abejas entre usos del suelo

Distancia de Bray		Distancia entre grupos				
R	p-value	Uso	Uso	R	p-value	SIDAKSS
0.44	0.005	BR	BSC	0.64	0.03	0.08
		BR	Pasto	0.18	0.13	0.35
		BSC	Pasto	0.45	0.02	0.07

El escalamiento multidimensional No-métrico, logró representar un 96% de la variabilidad de los datos y muestra un ajuste de la ordenación de  $R^2 = 0.98$  y un valor de Stress de 10.37. En general, los transectos para cada uso de suelo no se agruparon de forma clara, a excepción de BSC, que se agrupó al lado derecho de la figura 13, en el polo positivo del primer eje. La dispersión en los transectos de BR y pasto indica que los transectos son muy heterogéneos en cuanto a su composición de especies, en cambio BSC es muy homogéneo en cuanto a su composición de especies y, por tanto, diferente al resto (Figura 13). Se observa además que especies conocidas como lameojos, (especies de tamaño pequeño de los géneros *Nannotrigona spp*, *Plebeia spp* y *Scaura spp*, ver nombres de especies y su correspondiente número en el anexo 2) están principalmente asociadas a el BSC, las especies de la tribu Anthophorini están más asociadas a pastos (Especies 1,2 y 6), al igual que *Apis mellifera* (Especie 7, figura 13).

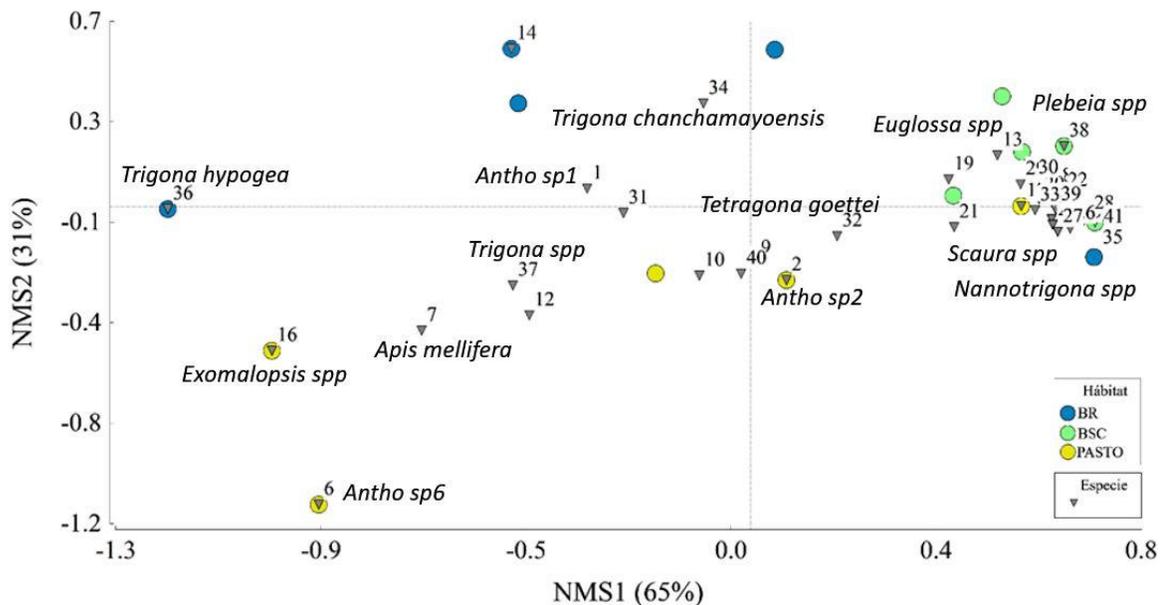


Figura 13. NMS de la distribución de las comunidades de abejas sobre los usos de suelo. Los triángulos con números representan a las especies, los círculos azules a los transectos de BR, los verdes a BSC y los amarillos a pasto.

### 5.2. Caracterización del hábitat de anidamiento

Se determinaron las características para el hábitat de anidamiento en 49 nidos de las especies *C. capitata*, *S. polysticta*, *T. clavipes* y *T. angustula fiebregii*. Se encontró un total de 639 individuos vegetales  $\geq 10$  cm de dap que corresponden a 53 especies distribuidas en 24 familias. En este

total, se incluye la familia Arecaceae con dos especies y Cactaceae con una especie, las restantes 50 especies correspondieron a árboles.

La abundancia promedio de especies vegetales con  $\text{dap} \geq 10$  cm no fue estadísticamente diferente ( $p > 0.05$ ) entre los hábitats de anidamiento de las abejas (Figura 14).

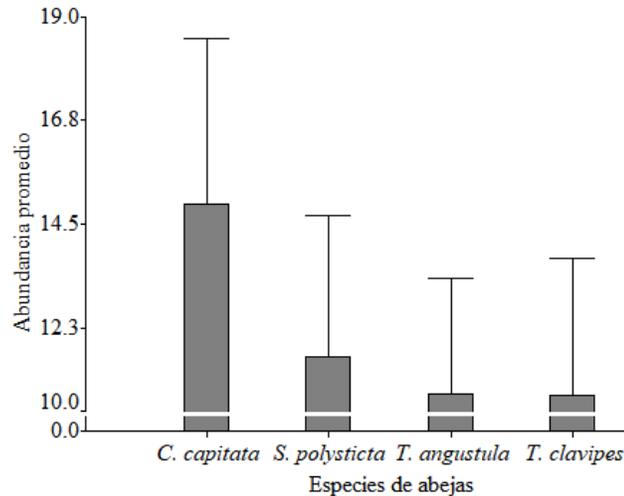


Figura 14. Abundancia promedio de especies vegetales en los hábitats de anidamiento de cada una de las especies de abejas.

La estructura vertical de Thiollay fue similar en los primeros tres estratos (0-2m, 2-10m y 10-20m) entre los diferentes hábitats de anidamiento de las abejas (Tabla 4). Sin embargo, para el estrato de 20-30m, los valores promedio del índice de Thiollay fueron superiores ( $p \leq 0.05$ ) en los hábitats de anidamiento de *C. capitata* ( $0.9 \pm 0.1$ ), *S. polysticta* ( $0.8 \pm 0.1$ ) y *T. clavipes* ( $0.8 \pm 0.1$ ) en comparación con *T. angustula* ( $0.6 \pm 0.1$ ). Esta diferencia también se observó en el estrato  $> 30$  m, en el que el valor promedio del índice de Thiollay fue estadísticamente superior ( $p \leq 0.05$ ) para los hábitats de anidamiento de *C. capitata* ( $0.5 \pm 0.1$ ) en comparación con *S. polysticta* ( $0.2 \pm 0.1$ ), *T. clavipes* ( $0.1 \pm 0.1$ ) y *T. angustula* ( $0.1 \pm 0.1$ ) (Tabla 4).

Tabla 4. Valores promedio y pruebas de comparación de medias del índice de Thiollay (Índice promedio de cobertura de follaje) para los hábitats de anidamiento de las abejas. Valores promedio con una letra en común, no son significativamente diferentes ( $p > 0.05$ )

Variables		<i>C. capitata</i>	<i>S. polysticta</i>	<i>T. clavipes</i>	<i>T. angustula</i>	<i>P</i> valor	
Estructura Vertical de Thiollay (m)	0 - 2 m	$2.3 \pm 0.3$	$2.0 \pm 0.3$	$2.3 \pm 0.3$	$2.3 \pm 0.3$	0.93	
	2- 10 m	$1.8 \pm 0.2$	$1.4 \pm 0.2$	$1.5 \pm 0.2$	$1.6 \pm 0.2$	0.55	
	10 - 20 m	$1.2 \pm 0.2$	$1.1 \pm 0.2$	$1.1 \pm 0.2$	$1.0 \pm 0.2$	0.37	
	Promedio $\pm$ Error estándar	20 -30 m	$0.9 \pm 0.1a$	$0.8 \pm 0.1ab$	$0.8 \pm 0.1ab$	$0.6 \pm 0.1b$	0.05
	> 30 m	$0.5 \pm 0.1a$	$0.2 \pm 0.1b$	$0.1 \pm 0.1b$	$0.1 \pm 0.1b$	0.01	

El 65% de las especies vegetales registradas en los diferentes hábitats de anidamiento, se distribuyeron en dos clases diamétricas, de 10-20(cm) y de 20-30(cm), sin embargo, no hubo diferencias estadísticamente significativas ( $p > 0.05$ ) en la distribución de las clases diamétricas entre los diferentes hábitats de anidamiento de las abejas (Figura 15).

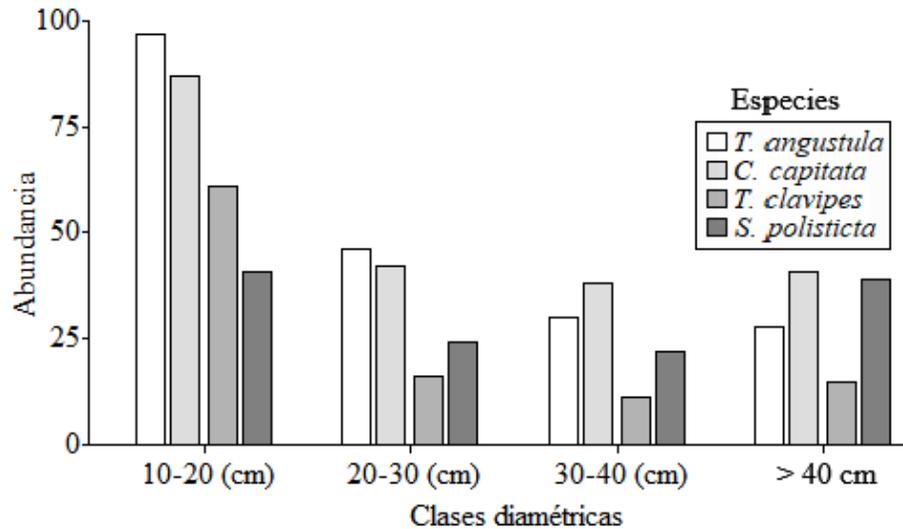


Figura 15. Distribución de las clases diamétricas de las especies vegetales en los hábitats de anidamiento de las abejas.

El DAP promedio (Figura 16B) fue estadísticamente mayor ( $p \leq 0.05$ ) para el hábitat de anidamiento de *S. polysticta* ( $48.90 \pm 5.88$  cm) en comparación con los hábitats de anidamiento de *T. clavipes* ( $32.5 \pm 6.5$  cm), *T. angustula* ( $28.9 \pm 4.9$  cm) y *C. capitata* ( $28.3 \pm 5.4$  cm), cuyos valores promedios fueron similares. Asimismo, la altura promedio de la vegetación (Figura 16 16D) fue estadísticamente mayor ( $p \leq 0.05$ ) para el hábitat de anidamiento de *C. capitata* ( $18.78 \pm 1.55$  m) que, con respecto al hábitat de anidamiento de *T. angustula* ( $14.1 \pm$  cm), pero no fue diferente de los hábitats de anidamiento de *S. polysticta* ( $17.5 \pm 1.6$  m) y *T. clavipes* ( $16.7 \pm 1.7$  m). Para el grado de cobertura de la vegetación (Figura 16A), y área basal (Figura 16C) no se encontraron diferencias significativas ( $p > 0.05$ ) entre los hábitats de anidamiento de las abejas.

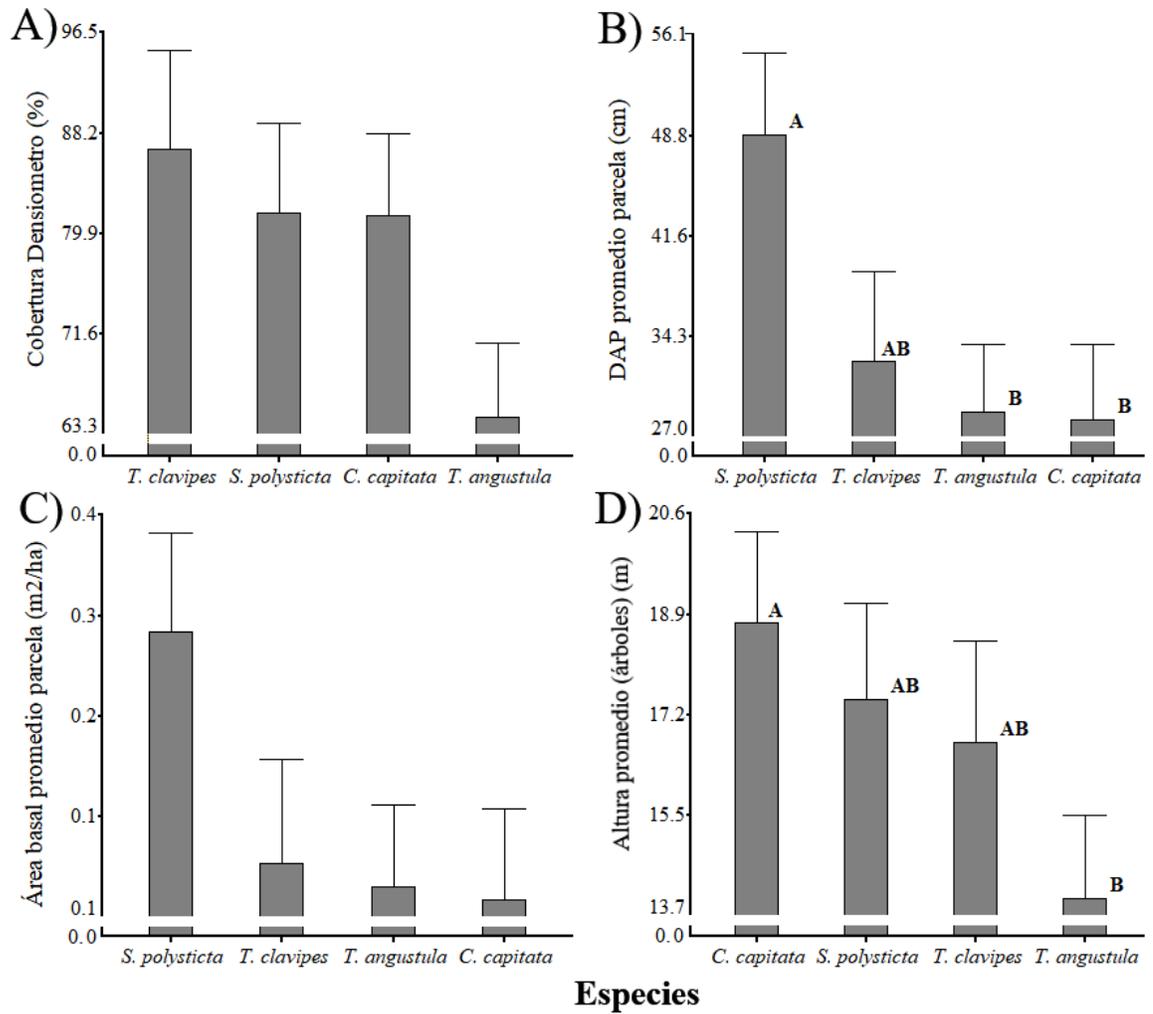


Figura 16. Valores promedio  $\pm$  errores estándar de las variables estructurales de la parcela, en los diferentes hábitats de anidamiento de las especies de abejas, A) cobertura vegetal, B) DAP promedio, C) área basal y D) altura de los árboles en la parcela, medias con letras distintas son significativamente diferentes ( $p \leq 0.05$ ).

### 5.2.1. Características específicas del nido

La pendiente promedio no fue estadísticamente diferente ( $p > 0.05$ ) entre los hábitats de anidamiento de las abejas y varió entre 6 y 8.5% (Figura 17).

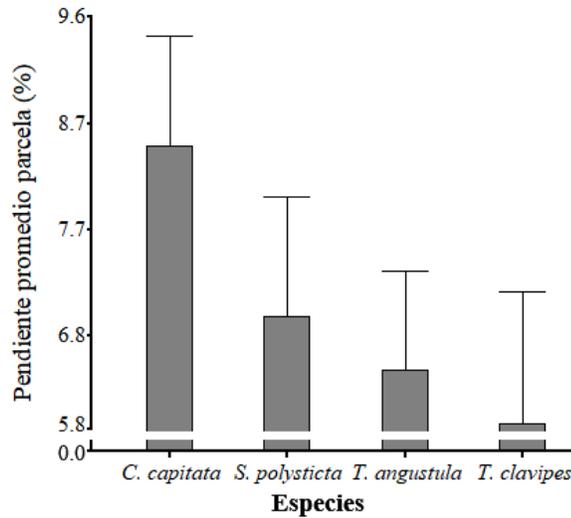


Figura 17. Pendiente promedio en los hábitats de anidamiento de las abejas

La entrada a los nidos (piquete) de *S. polysticta* se encuentra en promedio a mayor altura sobre el suelo ( $2.77 \pm 0.67$  m), con respecto a *T. angustula* ( $0.31 \pm 0.58$  m) (Figura 18A). Entre las otras especies no se encuentran diferencias estadísticas significativas. Asimismo, el DAP promedio del árbol hospedero (Figura 18B) también fue mayor para *S. polysticta* ( $65.86 \pm 8.04$  cm) con respecto a *C. capitata*. En cuanto a la altura promedio del árbol hospedero (Figura 18C), fue mayor para *C. capitata* ( $26.60 \pm 2.08$  m) y similar con *S. polysticta* ( $25.15 \pm 2.26$  m) y *T. clavipes* ( $22.70 \pm 2.50$  m), pero muy diferente a *T. angustula* ( $13.06 \pm 1.88$ ). Finalmente, el área basal promedio del árbol hospedero (Figura 18D) fue estadísticamente mayor para *S. polysticta* ( $0.45 \pm 2.50$ ), y similar para *C. capitata* ( $0.22 \pm 0.09$ ), *T. clavipes* ( $0.21 \pm 0.10$ ) y *T. angustula* ( $0.12 \pm 0.08$ ).

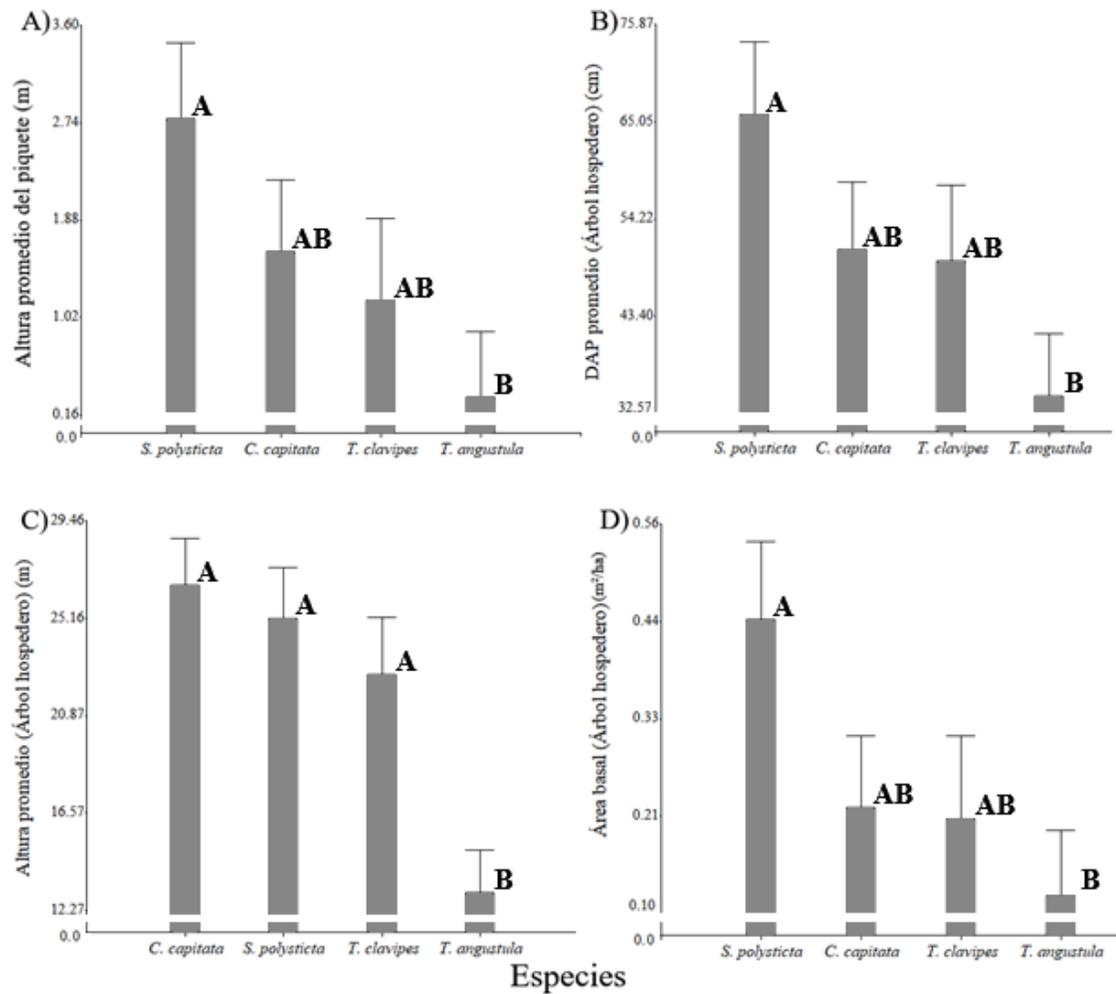


Figura 18. Valores promedio  $\pm$  error estándar de las variables específicas del nido en los diferentes hábitats de las especies de abejas. A) Altura promedio del piquete, B) DAP promedio del árbol hospedero C) altura promedio del árbol hospedero, D) área basal del árbol hospedero. Medias con letras distintas son significativamente diferentes ( $p \leq 0.05$ ).

La prueba de MANOVA para las variables del nido (Tabla 5) indica que las especies forman dos grupos en cuanto a la variabilidad de sus factores medios. Las diferencias entre las medias de las variables para *T. angustula* y las demás especies son estadísticamente significativas (Lawley-Hotelling,  $p \leq 0.05$ ) En general, las medias de las variables para *T. angustula* fueron más bajas.

Tabla 5. Análisis de la varianza multivariado (MANOVA), para las variables cuantitativas del nido. La prueba de Hotelling indica que existen diferencias estadísticamente significativas entre las características del nido y las especies de abejas. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0.05$ ).

Cuadro de Análisis de la Varianza (Lawley-Hotelling)						
F.V.	Estadístico	F	gl(num)	gl(den)	p	
abejas	1.16	3.93	12	122	0.0001	
Variables (Prueba Hotelling) Alfa = 0.05						
Especie de abeja	Altura promedio del piquete (m)	DAP promedio del árbol hospedero (cm)	Altura promedio del árbol hospedero (m)	Área basal promedio del árbol hospedero (m <sup>2</sup> /ha)	n	
<i>T. angustula</i>	0.28	35.18	13.06	0.12	16	<b>A</b>
<i>T. clavipes</i>	1.04	51.61	22.7	0.23	9	<b>B</b>
<i>S. polysticta</i>	2.54	69.25	25.15	0.47	11	<b>B</b>
<i>C. capitata</i>	1.61	50.94	26.6	0.22	13	<b>B</b>

La prueba de MANOVA para las variables de la parcela (Tabla 6) indica que las especies forman dos grupos en cuanto a la variabilidad de sus factores medios. Las diferencias entre las medias de las variables para *T. angustula* y las demás especies son estadísticamente significativas (Lawley Hotelling,  $p \leq 0.05$ ) A excepción de *T. clavipes*. Las medias de *S. polysticta* y *C. capitata* son más similares.

Tabla 6. Análisis de la varianza multivariado (MANOVA), para las variables cuantitativas de la parcela. La prueba de Hotelling indica que existen diferencias estadísticamente significativas entre las características de la parcela y las especies de abejas. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0.05$ ).

Cuadro de Análisis de la Varianza (Lawley-Hotelling)						
F.V.	Estadístico	F	gl(num)	gl(den)	p	
sp abejas	0.57	1.92	12	122	0.0386	
Variables (Prueba Hotelling) Alfa = 0.05						
Especie de abeja	Cobertura vegetal promedio densiómetro (%)	DAP promedio (Parcela) (cm)	Altura promedio (Parcela) (m)	Área basal promedio (Parcela) (m <sup>2</sup> /ha)	n	
<i>T. clavipes</i>	86.81	32.52	17.04	0.12	9	<b>A B</b>
<i>T. angustula</i>	64.81	28.93	14.48	0.09	16	<b>A</b>
<i>S. polysticta</i>	81.62	48.9	17.52	0.31	11	<b>B</b>
<i>C. capitata</i>	81.38	28.33	19.35	0.08	13	<b>B</b>

El análisis discriminante lineal (LDA) en el cual se combinaron las variables del nido y la parcela representó el 93.53% de la variabilidad de los datos. Los resultados de los datos estandarizados por varianzas comunes indican que la altura promedio del árbol hospedero y el

DAP promedio de la parcela son las variables más importantes para la discriminación del primer eje, ya que poseen valores absolutos de coeficientes más altos, -0.66 y -0.61 respectivamente (Anexo 5), observaciones con valores más altos para esta variable aparecen a la izquierda de la figura 19. Mientras que para el segundo eje las variables más importantes son el DAP promedio del árbol hospedero y DAP promedio de la parcela con coeficientes de -1.25 y 1.68 respectivamente, entre mayor es el valor absoluto del coeficiente para cada variable, mayor importancia tiene en cuanto a la agrupación de los hábitats de anidamiento de las abejas.

Los centroides en el espacio discriminante muestran que *T. angustula* se opone a las otras especies en el primer eje, indicando que la altura promedio del árbol hospedero y el DAP promedio de la parcela, permiten separar a *T. angustula* de las demás especies, ya que posee valores más bajos para estas variables (Anexo 6).

El resultado del análisis discriminante (Figura 19) indica que *T. angustula* posee características del hábitat de anidamiento diferentes a las de *C. capitata*, *S. polysticta* y *T. clavipes*, ya que en promedio se encuentra en hábitats con valores de DAP, altura de la vegetación y cobertura vegetal más bajos, lo mismo ocurre con las variables del nido, debido a que *T. angustula* tiene valores más bajos para la altura del piquete, altura del árbol hospedero y DAP más bajos que las demás especies, esto se observa en la separación de los elipses de confianza que se muestran en la Figura 19.

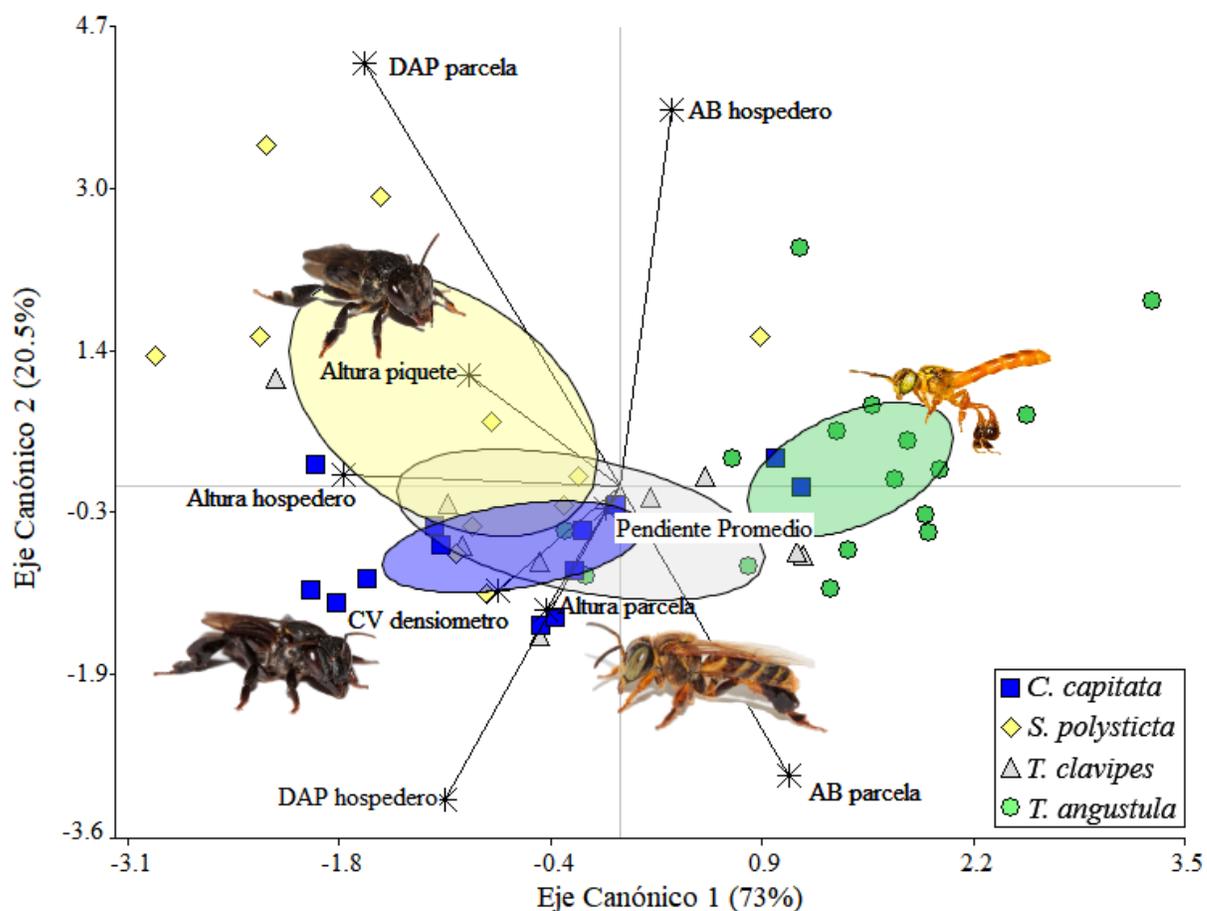


Figura 19. Análisis discriminante lineal combinando las variables del nido y la parcela, los diferentes símbolos representan a las parcelas de las especies, las elipses representan a los centroides de las variables con una confianza del 95%.

### 5.2.2. Riqueza y diversidad entre hábitats

Al comparar los índices de riqueza y diversidad observados y estimados (Tabla 7), no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los hábitats de anidamiento para las diferentes especies de abeja, de acuerdo con las pruebas ANOVA ( $p > 0.05$ ). La lista completa de índices estimados y observados por parcela está en el anexo 7.

Tabla 7. Índices de riqueza (q0) y diversidad (q1 y q2) promedio observadas y estimadas  $\pm$  el error estándar para las especies de plantas en cada hábitat de anidamiento.

	Especie	Observado $\pm$ E.E.			Estimado $\pm$ E.E.		
		q0	q1	q2	q0	q1	q2
Especies	<i>C. capitata</i>	7.5 $\pm$ 1.5	1.7 $\pm$ 0.3	0.8 $\pm$ 0.1	15.4 $\pm$ 4.4	2.2 $\pm$ 0.4	0.8 $\pm$ 0.1
	<i>S. polysticta</i>	6.4 $\pm$ 1.5	1.4 $\pm$ 0.3	0.6 $\pm$ 0.1	12.7 $\pm$ 4.6	1.9 $\pm$ 0.4	0.7 $\pm$ 0.1
	<i>T. angustula</i>	6.8 $\pm$ 1.4	1.5 $\pm$ 0.3	0.7 $\pm$ 0.1	17.5 $\pm$ 4.0	2.1 $\pm$ 0.4	0.8 $\pm$ 0.1
	<i>T. clavipes</i>	5.8 $\pm$ 1.5	1.3 $\pm$ 0.3	0.6 $\pm$ 0.1	11 $\pm$ 4.8	1.8 $\pm$ 0.4	0.7 $\pm$ 0.1
P valor		0.85	0.83	0.64	0.73	0.86	0.71

En las curvas de rarefacción, la riqueza de especies vegetales (q0, figura 20A) es mayor para los hábitats de anidamiento de *T. angustula* y *S. polysticta* en comparación con *T. clavipes*., no obstante, solo para *T. clavipes* la curva alcanzó la asíntota. El índice de Shannon (q1, figura 20B) fue mayor para los hábitats de *S. polysticta* y *T. angustula* en comparación con *C. capitata* y *T. clavipes* al compararlos con los datos de abundancia extrapolados al final de la curva, en cambio el índice de Simpson (q2, figura 20C) no mostró diferencias entre los diferentes hábitats de las abejas. La curva de cobertura de la muestra (Figura 20D) indica que se alcanzó una buena completitud de muestreo para todos los hábitats de anidamiento.

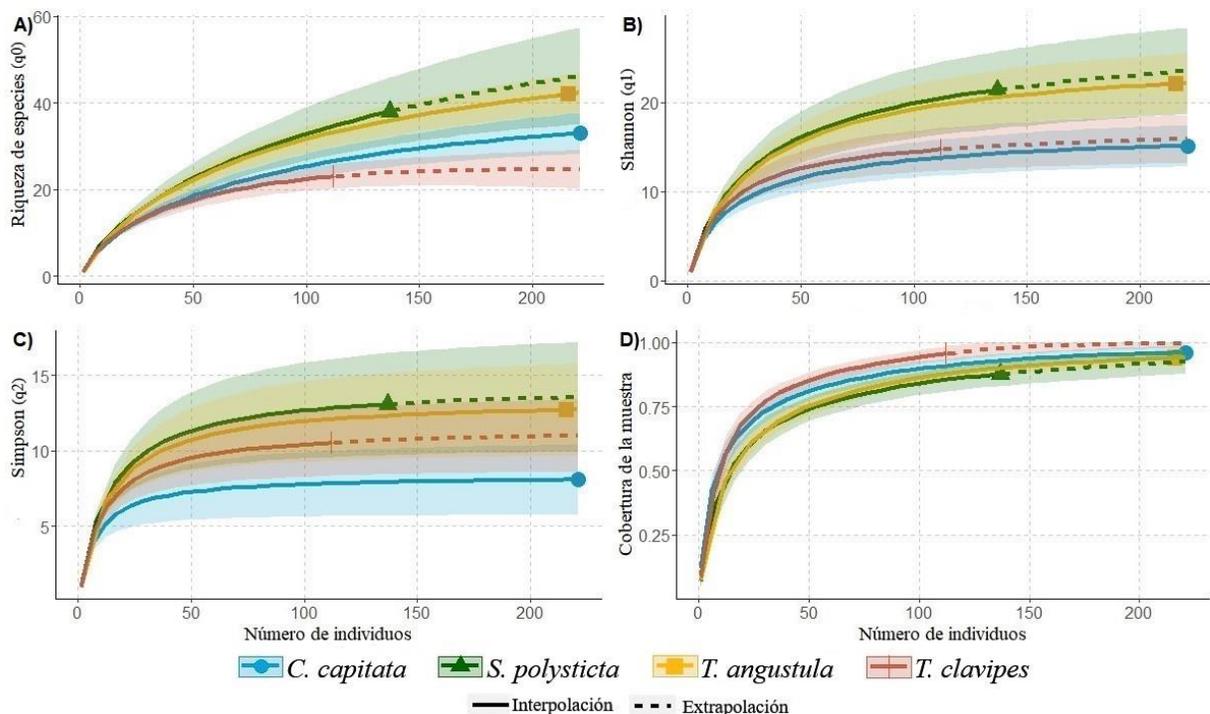


Figura 20. Curvas de rarefacción-extrapolación para A)  $q_0$  riqueza de especies, B)  $q_1$  índice de Shannon, C)  $q_2$  índice de Simpson y D) curva de completitud de la muestra, Las áreas sombreadas representan los intervalos de confianza superior e inferior al 95%. Los símbolos muestran el número real de registros de especímenes y separan las regiones interpoladas (izquierda, línea completa) de las extrapoladas (derecha, línea discontinua) de cada curva.

### 5.2.3. Composición de especies vegetales en los hábitats de anidamiento de las abejas

Las familias más abundantes fueron Fabaceae (401 individuos) y Apocynaceae (43 individuos), que representan el 63% y 6% respectivamente, se determinaron la mayoría de las especies a excepción de 4 individuos a los cuales se les asignó la categoría de indeterminado (Anexo 8).

En cuanto a la distribución de la abundancia de las especies vegetales, en los hábitats de anidamiento de *C. capitata* algunas especies vegetales son muy abundantes, esto también se observa en los hábitats de anidamiento de *T. angustula*, mientras que para *T. clavipes* y *S. polysticta* la distribución de las abundancias vegetales es más equitativa. Además, *T. clavipes* parece ser el hábitat de anidamiento con mayor diversidad ya que se puede apreciar una cola larga de especies raras (Figura 21). Las tres especies más abundantes en hábitats de *C. capitata* fueron *Acosmiun cardenasii* (66), *Anadenanthera macrocarpa* (22) y *Centrolobium microchaete* (22), en hábitats de *S. polysticta* fueron *Acosmiun cardenasii* (27), *Anadenanthera macrocarpa* (15) y *Caesalpinia pluviosa* (9), en hábitats de *T. clavipes* fueron *Acosmiun cardenasii* (22), *Anadenanthera macrocarpa* (17) y *Casearia gossypiosperma* (22) y, por último, en hábitats de *T. angustula* las especies arbóreas más abundantes fueron *Acosmiun cardenasii* (46), *Acacia polyphyla* (21) y *Caesalpinia pluviosa* (17), ver lista completa de especies en el anexo 9.

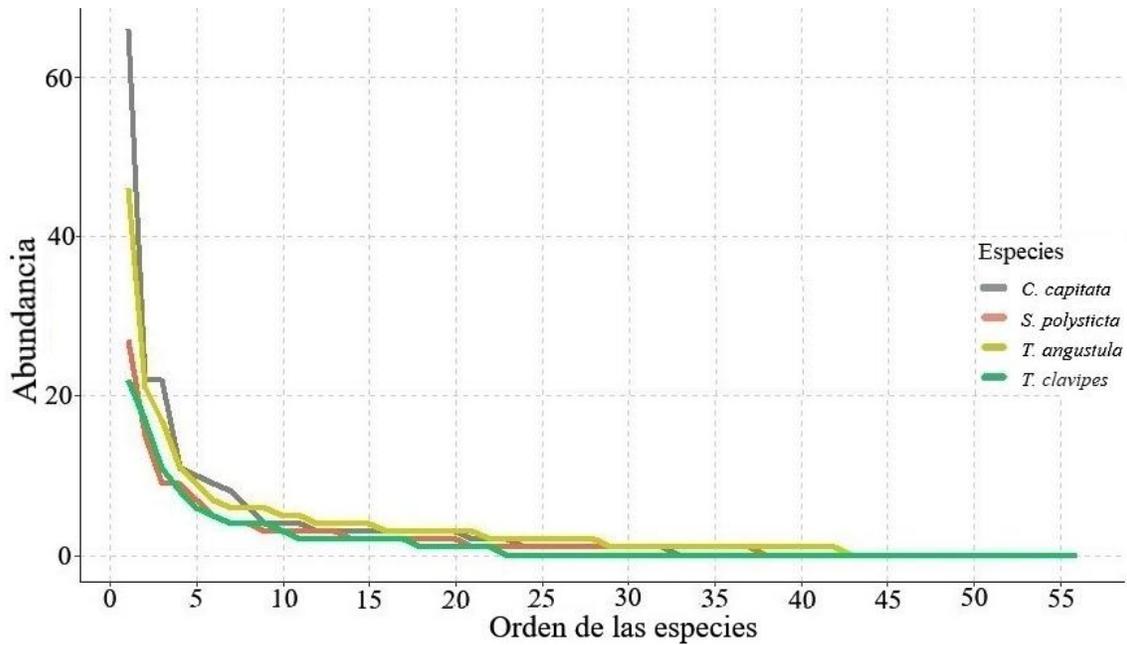


Figura 21. Distribución de la abundancia por especies vegetales, curva rango-abundancia para los tres usos de suelo.

#### 5.2.4. Variables cualitativas del nido y la parcela

Las variables cualitativas se analizaron utilizando tablas de contingencia con pruebas de Chi cuadrado. El tipo de sustrato fue el único que mostró diferencias estadísticamente significativas ( $p \geq 0.05$ ), siendo más frecuente la utilización de árboles vivos como sitios hospederos para *C. capitata*, *S. polysticta* y *T. clavipes*, mientras que *T. angustula* eligió con mayor frecuencia árboles muertos como hospederos para construir sus nidos (Figura 22). Otras variables que se analizaron fueron el árbol hospedero, la posición topográfica de la parcela, la orientación del piquete y la competencia con lianas, sin embargo, ninguna fue estadísticamente significativa en las pruebas de Chi cuadrado ( $p > 0.05$ ), para ver las frecuencias de todas las variables ver anexo 10.

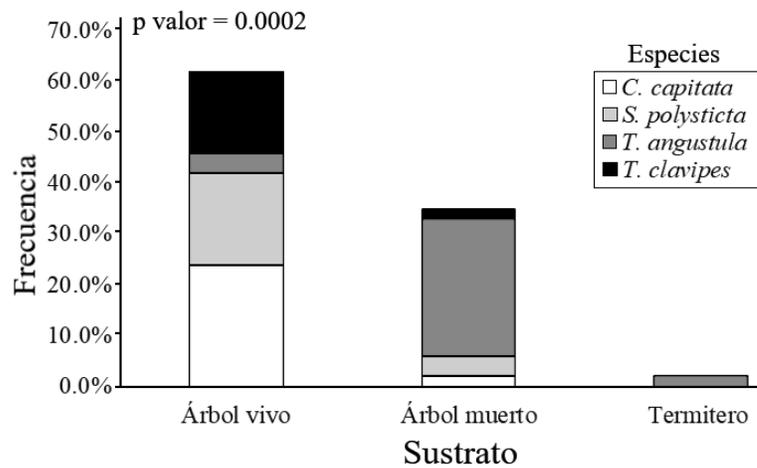


Figura 22. Frecuencia del tipo de sustrato utilizado por las abejas para construir sus nidos.

## 6. Discusión

### 6.1. Caracterización de las comunidades de abejas en BSC, BR y pasto

Partiendo que la principal hipótesis que se pone a prueba en esta investigación es que las áreas boscosas facilitan una mayor abundancia de abejas (Hymenoptera: Apidae) en comparación con pasto, pero en cuanto a riqueza y diversidad de especies los usos de suelo son similares. En general, se conoce muy poco sobre la diversidad de familias de abejas en Bolivia a excepción de Apidae (Urquizo *et al.* 2022, Townsend *et al.* 2021) y para determinar especies se utilizan principalmente guías y claves taxonómicas de Argentina (Álvarez 2016), Brasil (Camargo 1984, Camargo y Pedro 2008), que poseen una diversidad muy similar.

La familia Apidae es reportada como la más abundante y con mayor cantidad de especies en este estudio, seguida de otras como Halictidae y Megachillidae (Ramello *et al.* 2021), esta distribución es similar a la encontrada por Ramírez *et al.* (2016) en el bosque subcaducifolio de la península de Yucatán, México. Asimismo, la tribu meliponini presentó la mayor abundancia (98.85%) y riqueza de especies en este estudio, lo cual es característico en las zonas tropicales (Michener 2000, 2007, 2013 y Grüter 2020).

Las tribus Apini (*Apis mellifera*) y Euglossini (abejas de las orquídeas) reportadas aquí, son relevantes por su función en la polinización, se menciona que hasta 700 especies de orquídeas en el neotrópico son polinizadas por especies de Euglossini (Perger 2015), esto es muy importante, considerando que se registran unas 1500 especies de orquídeas en Bolivia (Vásquez *et al.* 2003).

La diversidad alfa no mostró diferencias entre usos de la tierra (con excepción del índice de Shannon (q1e) estimado que fue mayor en pasto que, con respecto a BSC y BR), Resultados similares han sido reportados por Ferreira *et al.* (2022) en Mato Grosso, y Antonini *et al.* (2013) quienes registran una mayor riqueza y diversidad de especies de abejas en áreas de pasto cercanas a bordes del bosque en el sureste de Brasil, esto resalta la importancia de los pastos como hábitat para la conservación de abejas de la familia Apidae, sobre todo cuando se acompañan de buenas prácticas de manejo.

### *Composición de las comunidades de abejas*

La abundancia de abejas exhibe una distribución típica en pasto y BSC: muchas especies raras y unas cuantas dominantes (Matthews y Whittaker 2015), esto no se observó en BR, donde hubo mayor equitatividad. En total 48.7% de las especies reportadas fueron singleton's y doubleton's, esta tendencia fue en aumento con el número de muestreos, por lo que se considera que la muestra de abejas registradas es un subconjunto de la totalidad de especies presentes en cada uno de los usos analizados (Moreno *et al.* 2011).

El BSC fue más homogéneo en cuanto a la composición de especies en relación con BR y pasto, las especies de menor tamaño (lameojos, p.ej., *Scaura spp*, *Plebeia spp* y *Nannotrigona spp*), se asociaron en mayor medida a BSC, mientras que especies de mayor tamaño (Tribus Anthophorini y Apini) se asociaron a pasto. Esta heterogeneidad responde a las características particulares del paisaje, sobre los usos de suelo.

## *Reflexiones sobre el muestreo implementado y esfuerzos futuros*

Es posible que, aun utilizando una combinación de métodos de muestreo activos y pasivos, el muestreo de abejas no haya sido suficiente para poder distinguir a las comunidades de abejas entre los diferentes usos, ya que los muestreos de abejas en bosques tropicales, y sobre todo en regiones con vegetación densa han mostrado ser muy complejos y no existe un consenso sobre los métodos que deben utilizarse (Prado *et al.* 2017), aunque los más recomendados en áreas boscosas son las trampas de paleta azul y las redes entomológicas (Prendergast *et al.* 2020).

El muestreo de abejas en zonas boscosas con vegetación densa y estratos verticales altos es muy complicado y podría estar generando un sesgo en cuanto a la posibilidad de detectar más especies de abejas en estos estratos. Otro factor por considerar es el tiempo y presupuesto para realizar investigaciones similares a esta, ya que hay procesos que pueden extenderse por factores imprevistos como el tiempo atmosférico, o la dificultad para identificar taxonómicamente a una a ciertas especies de abejas, ya que es una labor que requiere mucho entrenamiento y apoyo de expertos. Futuras investigaciones pueden considerar los aspectos antes mencionados para mejorar los resultados y productos de la investigación.

La época del año (abril-mayo) en la que se realizó el muestreo coincidió con frentes fríos, esto afectó negativamente el muestreo, entonces, los resultados aquí discutidos deben tomarse como parte de un subconjunto de especies, del total real de especies que componen cada uso de suelo. No obstante, la escasez de información sobre las poblaciones de abejas en regiones tropicales hace que la información aquí compartida tenga una relevancia mayor y contribuya a evaluar el estado y distribución de las comunidades de abejas, así como el impacto a los servicios ecológicos y la respuesta a acciones de gestión, como las realizadas en el CEBST-AV.

Esfuerzos futuros deberían enfocarse en proyectos de monitoreos continuos al menos en dos épocas del año, por ejemplo, en verano e invierno, con la finalidad de obtener una mayor representatividad de las comunidades de abejas en este sector de la Chiquitanía, esto también se podría acompañar de muestreos de los recursos florales para determinar los cambios en la disponibilidad de recursos a lo largo del año e investigar que efecto tiene sobre la abundancia riqueza y diversidad de las abejas. Otro vacío de información muy importante es la revisión de los grupos taxonómicos de las especies y la generación de guías y claves taxonómicas para las abejas de Bolivia.

### *6.2. Caracterización de los hábitats de anidamiento*

En general, las comunidades de especies vegetales en los hábitats de anidamiento fueron muy similares en términos de abundancia, riqueza ( $q_0$ ) y diversidad ( $q_1$  y  $q_2$ ). Sin embargo, en las curvas de interpolación-extrapolación se estimó mayor riqueza de especies vegetales en los hábitats de anidamiento de *T. angustula* y *S. polysticta* al compararlas con el hábitat de *T. clavipes*, esto puede ser resultado de la preferencia de *T. angustula* por sitios más abiertos, por ejemplo, claros de bosque, cortinas de vegetación en potreros o los bordes de bosque, tal como lo han reportado Vélez-Ruiz *et al.* (2013), en donde la aparición de especies pioneras (Laurance *et al.* 2002, 2009) es más probable en estas áreas.

#### *Estructura y características de la vegetación en los hábitats de anidamiento de las abejas*

En cuanto a la estructura vertical de la vegetación, los hábitats de anidamiento de *C. capitata*, mostraron un mayor índice de cobertura de follaje en los estratos más altos de la vegetación (20-

30m, >30m), esto sugiere que *C. capitata* prefiere hábitats más boscosos (Lorea y Brassiolo 2007), *T. angustula*, por otra parte, nidifica en áreas con menor cobertura de follaje para los estratos más altos, en tanto que *S. polysticta* y *T. clavipes* se encontraron en un nivel de cobertura intermedio. Estas diferencias son muy importantes para comprender cuáles son las características del hábitat que mejor se asocian con cada especie.

Los datos sugieren que el DAP promedio de la vegetación en los hábitats de *S. polysticta* fue mayor en comparación con *C. capitata*, *T. clavipes*, y *T. angustula*. Mientras que, la altura promedio de la vegetación fue mucho menor en los hábitats de anidamiento de *T. angustula* y mayor en los hábitats de *C. capitata*, *T. clavipes*, y *S. polysticta*, esto es similar a lo reportado por Alves *et al.* 2019 en el que menciona que *C. capitata* prefiere árboles con gran altura y diámetro, lo cual puede indicar la importancia del BSC bien conservado en el CEBST-AV para esta especie.

#### *Características específicas del nido de las abejas*

La altura promedio del piquete fue mayor en los nidos de *S. polysticta*, similar entre *C. capitata* y *T. clavipes* y menor en los nidos de *T. angustula*, estas relaciones se mantuvieron igual para el DAP y área basal del árbol hospedero, en los que el promedio fue mayor para *S. polysticta*, estos resultados son congruentes con los reportados por Roubik en 1983, en el que evalúa 351 nidos en Panamá y registra los mismos resultados descritos aquí, en el que *S. polysticta* tiene valores mayores para altura del piquete y DAP del árbol hospedero y *T. angustula* las medias más bajas.

La altura promedio del árbol hospedero fue mayor para *C. capitata*, similar entre *S. polysticta* y *T. clavipes*, y menor para *T. angustula*, Copa-Álvaro en 2004, menciona la predilección de *T. angustula* por construir sus nidos en árboles muertos, esto se relaciona con la altura promedio del piquete y la altura promedio del árbol hospedero registrado para esta especie en el CEBST-Alta Vista.

La altura promedio del árbol hospedero fue mayor para *C. capitata*, similar entre *S. polysticta* y *T. clavipes*, y menor para *T. angustula*, Copa-Álvaro en 2004, menciona la predilección de *T. angustula* por construir sus nidos en árboles muertos, esto se relaciona con la altura promedio del piquete y la altura promedio del árbol hospedero registrado para esta especie en el CEBST-Alta Vista. El análisis discriminante lineal, muestra una clara diferencia entre *T. angustula* y las otras especies, además, coincide con el análisis individual de las variables reportadas aquí y con los resultados expuestos por varios autores (Roubik 1979, 1983, Copa-Álvaro 2004, W. Roubik 2006, Duarte *et al.* 2016, Alves *et al.* 2019).

Las pruebas de chi cuadrado mostraron una asociación estadística significativa para el tipo de sustrato, los árboles vivos fueron frecuentemente más utilizados como hospederos por las abejas. No obstante, el 81.9% de los nidos de *T. angustula* se encontraron en árboles muertos, nuevamente esto coincide con lo descrito por Copa - Álvaro (2004). Otras variables como la orientación del piquete, la pendiente y la competencia con lianas no mostraron ningún tipo de asociación. La perturbación natural en el bosque seco chiquitano es muy importante para *T. angustula*, la apertura de un claro en un bosque puede ser aprovechado por esta especie, lo que

puede suponer que, en situaciones de un manejo forestal sostenible habría la posibilidad de explotar este valioso recurso, para recolección de miel y otros productos secundarios.

### *Reflexiones sobre la caracterización de los hábitats de anidamiento y esfuerzos futuros*

Los datos aquí mostrados deben interpretarse con cautela, ya que por efectos de disponibilidad no se pudo evaluar la misma cantidad de nidos por especie y por uso, esto dificultó la posibilidad de comparar la composición de especies vegetales por uso de suelo. Los análisis de abundancia riqueza y diversidad de especies se compararon utilizando a las especies de abejas como el tratamiento con la finalidad de comparar las características que prefiere cada especie en su hábitat.

En el Centro de Estudios del Bosque Seco Tropical Alta – Vista (CEBST-Alta Vista) existe la posibilidad de realizar otras investigaciones complementarias a los resultados presentados aquí, por ejemplo, estudiar que materiales utilizan las abejas para la construcción de sus nidos, cuáles son las principales amenazas para cada especie (depredadores y parásitos) y también con que especies desarrollan relaciones mutualistas o simbióticas (otros invertebrados, mohos, hongos o bacterias), estos factores sumados a los ya conocidos pueden ayudar a tener una mejor comprensión sobre la biología y dinámica ecológica de estas especies y con base en ello tomar decisiones relacionadas con gestión de los recursos y conservación.

Una investigación muy relevante podría ser la evaluación de los rangos de vuelo de las abejas en las áreas boscosas y áreas abiertas, ya que en el CEBST – Alta Vista se conocen las ubicaciones de los nidos y las especies, esto podría permitir realizar ensayos de captura-recaptura con especies de interés (p.ej., *Melipona spp*, *Cephalotrigona spp* o *Scaptotrigona spp*), esto con la finalidad de relacionarlo con temas de conectividad.

## **7. Conclusiones**

### *7.1. Caracterización de las comunidades de abejas*

La familia Apidae fue la más abundante de todo el muestreo, en especial, las abejas sin aguijón (tribu meliponini) y de este grupo *Scaura latitarsis* (44% del total de las muestras). La abundancia de abejas fue mayor en BSC, le siguió pasto y por último BR. La riqueza de especies fue similar entre los usos de suelo. La diversidad se estimó mayor en BR, lo cual se debió a una mayor equitatividad en cuanto a la abundancia de las especies en este uso.

En general, la composición de especies dentro de un mismo uso de suelo indica una gran heterogeneidad para el BR y pasto, en cambio para el BSC hubo una mayor homogeneidad entre sus transectos, esto puede ser debido a que el BSC propicio refugio a especies de pequeño tamaño (p.ej., *Scaura spp*, *Plebeia spp* y *Cephalotrigona spp* < 8 mm) que están en poblaciones reducidas o ausentes en los otros hábitats, esto convierte a los bosques en áreas prioritarias para conservación de estas especies. Asimismo, los pastos ofrecen refugio a especies de mayor tamaño (p.ej., *Apis mellifera* y *Exomalopsis spp*), por lo que se complementan con los bosques para mantener la diversidad de abejas.

Los resultados mostrados aquí, tienen mucha importancia para seguir conociendo la diversidad de abejas en Bolivia, sobre todo en el sector de la Chiquitanía que está sufriendo una gran presión antropogénica. Si bien se han realizado estudios similares, los métodos utilizados en esta investigación aportan otro enfoque, por ejemplo, la incorporación de los bosques ribereños como uso de suelo para comparar a las comunidades de abejas, así como la utilización de un

nuevo método de muestreo de abejas con trampas de paleta azul, lo que podría generar nuevos hallazgos (mayor captura de especies raras) en investigaciones de este tipo.

### 7.2. Caracterización de los hábitats de anidamiento

*C. capitata* habita en promedio sitios que poseen una mayor cobertura de vegetación en los estratos más altos en comparación con las demás especies, esto indica la importancia del bosque y de hábitats arbolados para esta especie.

En general, las características del hábitat para anidamiento fueron más similares entre *C. capitata*, *T. clavipes* y *S. polysticta* al compararla con *T. angustula*. las primeras tres especies necesitan hábitats de bosque relativamente bien conservado (mayor densidad de árboles y árboles más grandes), mientras que *T. angustula* se adapta a sitios con menor cobertura arbórea como el caso de las pasturas.

## 8. Bibliografía

- Álvarez, LJ. 2016. Diversidad de las abejas nativas de la tribu Meliponini (Hymenoptera, Apidae) en Argentina (en línea). Tesis. s.l., Universidad Nacional de La Plata. DOI: <https://doi.org/10.35537/10915/52025>.
- Alves, R; Waldschmidt, A; Paixão, J; Santos, D; Carvalho, C. 2019. Geographic Range and Nest Architecture of *Cephalotrigona Capitata* Smith, 1854 (Apidae: Meliponini) in the State of Bahia, Northeastern Brazil. *Journal of Apicultural Science* 63. DOI: <https://doi.org/10.2478/jas-2019-0006>.
- Antonini, Y; Martins, RP; Aguiar, LM; Loyola, RD. 2013. Richness, composition, and trophic niche of stingless bee assemblages in urban forest remnants. *Urban Ecosystems* 16(3):527-541. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11252-012-0281-0>.
- Baronio, GJ; Souza, CS; Maruyama, PK; Raizer, J; Sigrist, MR; Aoki, C. 2021. Natural fire does not affect the structure and beta diversity of plant-pollinator networks but diminishes floral-visitor specialization in Cerrado. *Flora* 281:151869. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151869>.
- Boval, M; Dixon, RM. 2012. The importance of grasslands for animal production and other functions: a review on management and methodological progress in the tropics. *Animal* 6(5):748-762. DOI: <https://doi.org/10.1017/S1751731112000304>.
- Brosi, BJ; Daily, GC; Ehrlich, PR. 2007. Bee Community Shifts with Landscape Context in a Tropical Countryside. *Ecological Applications* 17(2):418-430. DOI: <https://doi.org/10.1890/06-0029>.
- Camargo, J. 1984. Notas sobre o gênero *Oxytrigona* (Meliponinae, Apidae, Hymenoptera). *Boletim Do Museu Paraense Emilio Goeldi Zoologia* 1(1):115-124.

- Camargo, J; Pedro, S. 2008. Revision of the species of *Melipona* of the *fuliginosa* group (Hymenoptera, Apoidea, Apidae, Meliponini). *Revista Brasileira de Entomologia* 52:411-427. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0085-56262008000300014>.
- Carbone, LM; Tavella, J; Pausas, JG; Aguilar, R. 2019. A global synthesis of fire effects on pollinators. *Global Ecology and Biogeography* 28(10):1487-1498. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.12939>.
- Çelemlı, ÖG. 2013. Chemical properties of propolis collected by stingless bees. s.l., Springer. p. 525-537.
- Copa - Álvaro, M. 2004. Patrones de nidificación de *Trigona* (*Tetragonisca*) *angustula* y *Melipona rufiventris* (Hymenoptera: Meliponini) en el norte de la Paz, Bolivia. *Ecología Aplicada* 3(1-2):82-86.
- Delgado, D; Finegan, B. 1999. Biodiversidad vegetal en bosques manejados (en línea) (En accepted: 2015-03-20t19:54:11z). Consultado 10 sep. 2021. Disponible en <http://repositorio.bibliotecaorton.catie.ac.cr:80/handle/11554/6966>.
- Di Rienzo, JA; Macchiavelli, R; Casanoves, F. 2017. Modelos lineales generalizados mixtos aplicaciones en *InfoStat* (en línea). s.l., s.e. Consultado 21 ago. 2021. Disponible en <http://repositorio.bibliotecaorton.catie.ac.cr:80/handle/11554/8691>.
- Droege, S. 2006. Impact of Color and Size of Bowl Trap on Numbers of Bees Captured (en línea, sitio web). Consultado 25 oct. 2021. Disponible en <https://studylib.net/doc/18756962/impact-of-color-and-size-of-bowl-trap-on-numbers-of-bee>
- Droege, S; Tepedino, VJ; Lebuhn, G; Link, W; Minckley, RL; Chen, Q; Conrad, C. 2010. Spatial patterns of bee capture in North American bowl trapping surveys. *Insect Conservation and Diversity* 3(1):15-23. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2009.00074.x>.
- Duarte, R; Souza, J; Soares, E. 2016. Nest Architecture of *Tetragona clavipes* (Fabricius) (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). *Sociobiology* 63:813. DOI: <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v63i2.1019>.
- Evans, JD; Chen, Y (Judy). 2021. Colony Collapse Disorder and Honeybee Health (en línea). *In Kane, TR; Faux, CM (eds.)*. s.l., Wiley. p. 229-234 DOI: <https://doi.org/10.1002/9781119583417.ch19>.
- Ferreira, JVA; Storck-Tonon, D; Ramos, AWP; Costa, HCM; Nogueira, DS; Mahlmann, T; Oliveira, ML; Pereira, MJB; da Silva, DJ; Peres, CA. 2022. Critical role of native forest and savannah habitats in retaining neotropical pollinator diversity in highly mechanized agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 338:108084. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.108084>.
- Ferrufino, U; Vit, P. 2013. Pot-honey of six meliponini from Amboró national park, Bolivia. s.l., Springer. p. 409-416.

- Galbraith, SM; Cane, JH; Moldenke, AR; Rivers, JW. 2019. Wild bee diversity increases with local fire severity in a fire-prone landscape. *Ecosphere* 10(4):e02668. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecs2.2668>.
- García-Villacorta, R. 2009. Diversidad, composición y estructura de un hábitat altamente amenazado: los bosques estacionalmente secos de Tarapoto, Perú. *Revista Peruana de Biología* 16(1):81-92.
- Gathmann, A; Tschardtke, T. 2002. Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology* 71(5):757-764. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00641.x>.
- GFW. 2021. Bolivia Interactive Forest Map & Tree Cover Change Data | GFW (en línea, sitio web). Consultado 30 ago. 2021.
- Goulson, D; Nicholls, E; Botías, C; Rotheray, EL. 2015. Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers (en línea). *Science* 347(6229). DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1255957>.
- Grüter, C. 2020. *Stingless Bees: Their Behavior, Ecology and Evolution* (en línea). s.l., Springer International Publishing, (Fascinating Life Sciences). DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-030-60090-7>.
- Gumbert, A; Kunze, J. 1999. Inflorescence Height Affects Visitation Behavior of Bees—A Case Study of an Aquatic Plant Community in Bolivia. *Biotropica* 31(3):466-477. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1999.tb00389.x>.
- Holzschuh, A; Dormann, CF; Tschardtke, T; Steffan-Dewenter, I. 2013. Mass-flowering crops enhance wild bee abundance. *Oecologia* 172(2):477-484. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2515-5>.
- Holzschuh, A; Steffan-Dewenter, I; Kleijn, D; Tschardtke, T. 2007. Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context. *Journal of Applied Ecology* 44(1):41-49. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01259.x>.
- Hsieh, TC; Chao, KHM and A. 2022. iNEXT: Interpolation and Extrapolation for Species Diversity (en línea). s.l., s.e. Consultado 28 sep. 2022. Disponible en <https://CRAN.R-project.org/package=iNEXT>.
- Hutchinson, ID. 1993. Puntos de partida y muestreo diagnóstico para la silvicultura de bosques naturales del trópico húmedo. s.l., CATIE. 48 p.
- Janzen, DH. 1988. Tropical dry forests. *Biodiversity* 15:130-7.
- Jones, JC; Oldroyd, BP. 2006. Nest Thermoregulation in Social Insects (en línea). *In Simpson, SJ (ed.)*. s.l., Academic Press, vol.33. p. 153-191 DOI: [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(06\)33003-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(06)33003-2).
- Jørgensen, P; Nee, M; Beck, S. 2014. Catálogo de las plantas vasculares de Bolivia. s.l., s.e.

- Kearns, CA; Oliveras, DM. 2009. Environmental factors affecting bee diversity in urban and remote grassland plots in Boulder, Colorado. *Journal of Insect Conservation* 13(6):655-665. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10841-009-9215-4>.
- Kijlstra, A; Eijck, IAJM. 2006. Animal health in organic livestock production systems: a review. *NJAS - Wageningen Journal of Life Sciences* 54(1):77-94. DOI: [https://doi.org/10.1016/S1573-5214\(06\)80005-9](https://doi.org/10.1016/S1573-5214(06)80005-9).
- Killeen, TJ; Chavez, E; Peña-Claros, M; Toledo, M; Arroyo, L; Caballero, J; Guillén, R; Quevedo, R; Saldias, M; Soria, L; Uslar, Y; Vargas, I; Steininger, M. 2006. *The Chiquitano Dry Forest, the Transition between Humid and Dry Forest in Eastern Lowland Bolivia*. s.l., CRC Press. 20 p.
- Kindt, R. 2022. BiodiversityR: Package for Community Ecology and Suitability Analysis (en línea). s.l., s.e. Consultado 23 nov. 2022. Disponible en <https://CRAN.R-project.org/package=BiodiversityR>.
- Klein, A-M; 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 (Serie Ecology • Parasites/Parasitoids/Biological control)* 26:82-88. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.02.011>.
- Laurance, WF; Goosem, M; Laurance, SGW. 2009. Impacts of roads and linear clearings on tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution* 24(12):659-669. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.06.009>.
- Laurance, WF; Lovejoy, TE; Vasconcelos, HL; Bruna, EM; Didham, RK; Stouffer, PC; Gascon, C; Bierregaard, RO; Laurance, SG; Sampaio, E. 2002. Ecosystem Decay of Amazonian Forest Fragments: A 22-Year Investigation. *Conservation Biology* 16(3):605-618.
- Lemmon, PE. 1956. A Spherical Densimeter for Estimating Forest Overstory Density. *Forest Science* 2(4):314-320. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestscience/2.4.314>.
- Linares-Palomino, R; Oliveira-Filho, AT; Pennington, RT. 2011. Neotropical Seasonally Dry Forests: Diversity, Endemism, and Biogeography of Woody Plants (en línea). *In Dirzo, R; Young, HS; Mooney, HA; Ceballos, G (eds.)*. Washington, DC, Island Press/Center for Resource Economics. p. 3-21 DOI: [https://doi.org/10.5822/978-1-61091-021-7\\_1](https://doi.org/10.5822/978-1-61091-021-7_1).
- Lorea, L; Brassiolo, M. 2007. Establecimiento de lianas sobre los Árboles de un bosque del chaco húmedo argentino. *Revista forestal Venezolana* 51:47-55.
- Matthews, TJ; Whittaker, RJ. 2015. REVIEW: On the species abundance distribution in applied ecology and biodiversity management. *Journal of Applied Ecology* 52(2):443-454. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12380>.
- Michener, CD. 2000. *The Bees of the World*. s.l., JHU Press. 972 p.
- Michener, CD. 2007. *The Bees of the World*. 2nd edition. Baltimore, Johns Hopkins University Press. 992 p.

- Roubik. 2013. The Meliponini (en línea). *In Vit, P; Pedro, SRM; Roubik, D (eds.)*. New York, NY, Springer. p. 3-17 DOI: [https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4960-7\\_1](https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4960-7_1).
- Miles, L; Newton, AC; DeFries, RS; Ravilious, C; May, I; Blyth, S; Kapos, V; Gordon, JE. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33(3):491-505. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x>.
- Moreno, CE; Barragan, F; Pineda, E; Pavon, N. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *REVISTA MEXICANA DE BIODIVERSIDAD* 82:1249-1261.
- Moure, J; Urban, D; Melo, G. 2007. Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region. s.l., s.e.
- Moylett, H; Youngsteadt, E; Sorenson, C. 2020. The Impact of Prescribed Burning on Native Bee Communities (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila) in Longleaf Pine Savannas in the North Carolina Sandhills. *Environmental Entomology* 49(1):211-219. DOI: <https://doi.org/10.1093/ee/nvz156>.
- Navarro, G; Maldonado, M. 2002. Geografía Ecológica de Bolivia: Vegetación y Ambientes Acuáticos. Santa Cruz de la Sierra. Centro De Ecología Difusión Simón I Patiño.
- Oksanen, J; Simpson, GL; Blanchet, FG; Kindt, R; Legendre, P; Minchin, PR; O'Hara, RB; Solymos, P; Stevens, MHH; Szoecs, E; Wagner, H; Barbour, M; Bedward, M; Bolker, B; Borcard, D; Carvalho, G; Chirico, M; Caceres, MD; Durand, S; Evangelista, HBA; FitzJohn, R; Friendly, M; Furneaux, B; Hannigan, G; Hill, MO; Lahti, L; McGlenn, D; Ouellette, M-H; Cunha, ER; Smith, T; Stier, A; Braak, CJFT; Weedon, J. 2022. vegan: Community Ecology Package (en línea). s.l., s.e. Consultado 28 sep. 2022. Disponible en <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Perger, R. 2015. The highest known euglossine bee community from a garden in the Bolivian Andes (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). *Journal of Hymenoptera Research* 45:65-73. DOI: <https://doi.org/10.3897/JHR.45.5003>.
- Plumpton, HJ; Mayle, FE; Whitney, BS. 2020. Long-term impacts of mid-Holocene drier climatic conditions on Bolivian tropical dry forests. *Quaternary Research* 93:204-224. DOI: <https://doi.org/10.1017/qua.2019.55>.
- Potts, SG; Vulliamy, B; Dafni, A; Ne'eman, G; Willmer, P. 2003. Linking Bees and Flowers: How Do Floral Communities Structure Pollinator Communities? *Ecology* 84(10):2628-2642. DOI: <https://doi.org/10.1890/02-0136>.
- Potts, SG; Vulliamy, B; Roberts, S; O'Toole, C; Dafni, A; Ne'eman, G; Willmer, PG. 2004. Nectar resource diversity organises flower-visitor community structure. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 113(2):103-107. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0013-8703.2004.00212.x>.
- Prado, SG; Ngo, HT; Florez, JA; Collazo, JA. 2017. Sampling bees in tropical forests and agroecosystems: a review. *Journal of Insect Conservation* 21(5):753-770. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10841-017-0018-8>.

- Prendergast, KS; Menz, MHM; Dixon, KW; Bateman, PW. 2020. The relative performance of sampling methods for native bees: an empirical test and review of the literature. *Ecosphere* 11(5):e03076. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecs2.3076>.
- Ramírez, VM; Ayala, R; González, HD. 2016. Temporal Variation in Native Bee Diversity in the Tropical Sub-Deciduous Forest of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Tropical Conservation Science* 9(2):718-734. DOI: <https://doi.org/10.1177/194008291600900210>.
- Rasmussen, C; Gonzalez, VH. 2017. The neotropical stingless bee genus *Nannotrigona* Cockerell (Hymenoptera: Apidae: Meliponini): An illustrated key, notes on the types, and designation of lectotypes (en línea). DOI: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4299.2.2>.
- Rhoades, P; Griswold, T; Waits, L; Bosque-Pérez, NA; Kennedy, CM; Eigenbrode, SD. 2017. Sampling technique affects detection of habitat factors influencing wild bee communities. *Journal of Insect Conservation* 21(4):703-714. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10841-017-0013-0>.
- Roubik, D. 1979. Nest and colony characteristics of stingless bees from French Guiana. *Journal of the Kansas Entomological Society* 52:443-470. *Journal of the Kansas Entomological Society* .
- Roubik, Dw. 1983. Nest and colony characteristics of stingless bees from Panama (Hymenoptera: Apidae) [*Melipona*, *Trigona*]. (en línea). *Journal of the Kansas Entomological Society*.
- Roubik, DW. 1992. *Ecology and Natural History of Tropical Bees*. s.l., Cambridge University Press. 528 p.
- Roulston, TH; Goodell, K. 2011. The role of resources and risks in regulating wild bee populations. *Annual Review of Entomology* 56:293-312. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120709-144802>.
- Saravia-Nava, A; Niemeyer, HM; Pinto, CF. 2018. Pollen Types Used by the Native Stingless Bee, *Tetragonisca angustula* (Latreille), in an Amazon-Chiquitano Transitional Forest of Bolivia. *Neotropical Entomology* 47(6):798-807. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13744-018-0612-9>.
- Stephen, WP; Rao, S. 2005. Unscented Color Traps for Non-*Apis* Bees (Hymenoptera: Apiformes). *Journal of the Kansas Entomological Society* 78(4):373-380. DOI: <https://doi.org/10.2317/0410.03.1>.
- Thiollay, J-M. 1992. Influence of Selective Logging on Bird Species Diversity in a Guianan Rain Forest. *Conservation Biology* 6(1):47-63.
- Torné-Noguera, A; Rodrigo, A; Arnan, X; Osorio, S; Barril-Graells, H; da Rocha-Filho, LC; Bosch, J. 2014. Determinants of Spatial Distribution in a Bee Community: Nesting Resources, Flower Resources, and Body Size. *PLoS ONE* 9(5):e97255. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097255>.

- Townsend, W; Adler, M; Martínez, W; Cuellar, F; Rodríguez, P; Cuellar, M; Toledo, M. (2021). Explorando la relación de las abejas sin aguijón y plantas en los TICOs Siriono y Lomerío Guía Ilustrada. Santa Cruz, Bolivia, Museo de Historia Natural Noel Kempff. 154 p.
- Urquiza, ON; Cardozo-Alarcón, F; Adler, M; Lozano, R; Calcina-Mamani, S; Collao-Alvarado, K; Niemeyer, HM; Pinto, CF. 2022. Pollen Preference Patterns by *Tetragonisca angustula* (Apidae: Meliponini) in a boliviano–Tucumano Forest. *Neotropical Entomology* 51(5):649-659. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13744-022-00986-3>.
- Vásquez, R; Ibsch, PL; Gerkmann, B. 2003. Diversity of Bolivian Orchidaceae – a challenge for taxonomic, floristic and conservation research. *Organisms Diversity & Evolution* 3(2):93-102. DOI: <https://doi.org/10.1078/1439-6092-00061>.
- Velez-Ruiz, RI; Gonzalez, VH; Engel, MS. 2013. Observations on the urban ecology of the Neotropical stingless bee *Tetragonisca angustula* (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *Journal of Melittology* (15):1-8. DOI: <https://doi.org/10.17161/jom.v0i15.4528>.
- W. Roubik, D. 2006. Stingless bee nesting biology. *Apidologie* 37(2):124-143.
- Wardell, G; Bernhardt, P; Bitner, R; Burquez, A; Buchmann, S; Cane, J; Cox, PA; Dalton, V; Feinsinger, P; Ingram, M; Inouye, D; Jones, C; Kennedy, K; Kevan, P; Koopowitz, H; Medellín, R; Morales, M; Nabhan, G; Pavlik, B; Walker, S. 1997. The Potential Consequences of Pollinator Declines on the Conservation of Biodiversity and Stability of Food Crop Yields. *Conservation Biology* 12:8-17. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1998.97154.x>.
- Wickham, H; Chang, W; Henry, L; Pedersen, TL; Takahashi, K; Wilke, C; Woo, K; Yutani, H; Dunnington, D; RStudio. 2022. ggplot2: Create Elegant Data Visualizations Using the Grammar of Graphics (en línea). s.l., s.e. Consultado 28 sep. 2022. Disponible en <https://CRAN.R-project.org/package=ggplot2>.
- Williams, J; Viers, J; Schwartz, M. 2009. Tropical dry forest trees and the relationship between local abundance and geographic range. *Journal of Biogeography* 37:951-959. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02248.x>.
- Xie, Z; Williams, P; Tang, Y. 2008. The effect of grazing on bumblebees in the high rangelands of the Eastern Tibetan Plateau of Sichuan. *Journal of Insect Conservation* 12:695-703. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10841-008-9180-3>.
- Zattara, EE; Aizen, MA. 2021. Worldwide occurrence records suggest a global decline in bee species richness. *One Earth* 4(1):114-123. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2020.12.005>.

## 9. Anexos

Anexo 1. Cantidad de organismos identificados por familia en diferentes categorías taxonómicas.

Familia	No de individuos	Ident. Genero	Ident. Especie	Ident. Morfo
Apidae	7636	373	7246	17
Colletidae	10	0	0	10
Halictidae	111	0	0	111
Ichneumonidae	22	0	0	22
Indeterminados*	17	0	0	0
Megachillidae	10	0	0	10
Pompilidae	2	0	0	2
Scoliidae	1	1	0	0
Sphecidae	2	0	0	2
Vespidae	98	0	0	98

Anexo 2. Abundancia de cada especie de la familia Apidae en cada uno de los usos de suelo estudiados

ID	Especies	Bosque ribereño	Bosque seco chiquitano	Pasto
1	<i>Antho_sp1</i>	1	-	1
2	<i>Antho_sp2</i>	-	-	1
3	<i>Antho_sp3</i>	-	-	1
4	<i>Antho_sp4</i>	-	-	2
5	<i>Antho_sp5</i>	-	-	2
6	<i>Antho_sp6</i>	-	-	2
7	<i>Apis mellifera</i>	8	-	20
8	<i>Cephalotrigona capitata</i>	3	-	-
9	<i>Ceratina spp.</i>	-	1	8
10	<i>Epicharis spp. CF</i>	-	-	3
11	<i>Eug_sp1</i>	-	1	-
12	<i>Eug_sp2</i>	-	-	2
13	<i>Euglossa spp.</i>	1	5	-
14	<i>Exo_sp1</i>	2	-	-
15	<i>Exo_sp2</i>	-	-	2
16	<i>Exomalopsis spp.</i>	-	-	2
17	<i>Exomalopsis spp. Cf</i>	-	-	1
18	<i>Leurotrigona muelleri</i>	-	46	18
19	<i>Melipona rufiventris</i>	2	1	3
20	<i>Nannotrigona spp.</i>	-	4	9

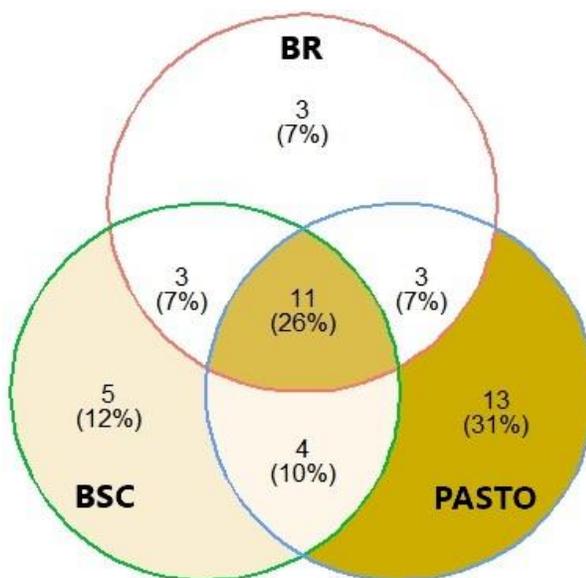
ID	Especies	Bosque ribereño	Bosque seco chiquitano	Pasto
21	<i>Paratrigona spp.</i>	-	-	7
22	<i>Plebeia alvarengai</i>	110	1472	362
23	<i>Plebeia alvarengai AF</i>		8	-
24	<i>Plebeia droryana</i>	97	103	172
25	<i>Plebeia kerry</i>	138	80	197
26	<i>Plebeia spp.</i>	1	1	1
27	<i>Scaptotrigona depilis</i>	1	-	1
28	<i>Scaptotrigona polysticta</i>	2	1	-
29	<i>Scaura latitarsis</i>	36	1286	2111
30	<i>Scaura spp.</i>	4	75	45
31	<i>Tetragona clavipes</i>	13	3	13
32	<i>Tetragona goettei</i>		2	2
33	<i>Tetragonisca fiebregii</i>	28	174	658
34	<i>Trigona chanchamayoensis</i>	49	24	-
35	<i>Trigona fuscipennis</i>	-	1	-
36	<i>Trigona hypogea</i>	1	-	-
37	<i>Trigona spp.</i>	9	-	31
38	<i>Trigonisca sp2.</i>	-	1	-
39	<i>Trigonisca spp.</i>	1	94	47
40	<i>Xylocopa sp1.</i>	1	5	14
41	<i>Xylocopa_sp2</i>	-	2	-
TOTAL		508	3390	3738

Anexo 3. Abundancia, riqueza máxima (ACE), riqueza(q0) e índices de diversidad (q1 y q2) observados y estimados para cada transecto.

Sitio	Transecto	Usos	Abundancia	ACE	Observados			Estimados		
					q0	q1	q2	q0	q1	q2
Alta Vista	T01AVBSC	BSC	999	17.6	14.00	0.99	0.54	31.98	1.01	0.54
Alta Vista	T02AVBR	BR	16	16	6.00	1.33	0.63	11.63	1.70	0.68

Alta Vista San	T03AVPASTO	PASTO	44	15.23	10.00	1.42	0.58	12.61	1.57	0.59
Miguelito San	T04SMBR	BR	409	25.16	13.00	1.58	0.75	30.96	1.61	0.75
Miguelito San	T05SMPASTO	PASTO	3563	22.82	19.00	1.36	0.62	31.50	1.36	0.62
Miguelito San	T06SMBSC	BSC	1310	22.68	15.00	1.48	0.63	16.50	1.48	0.64
El Porvenir	T07EPPASTO	PASTO	21	28.07	6.00	1.34	0.63	6.95	1.50	0.66
El Porvenir	T08EPBSC	BSC	360	25.74	8.00	0.40	0.15	12.49	0.42	0.15
El Porvenir	T09EPBR	BR	26	26.18	6.00	1.36	0.68	8.89	1.53	0.71
La Victoria	T10LVPASTO	PASTO	85	32.26	17.00	2.05	0.79	20.56	2.18	0.80
La Victoria	T11LVBSC	BSC	160	29.95	13.00	1.42	0.62	14.49	1.47	0.62
La Victoria	T12LVBR	BR	34	26.18	7.00	1.08	0.48	14.77	1.29	0.50
San Jorge	T13SJBSC	BSC	561	32.26	9.00	0.85	0.38	11.00	0.86	0.38
San Jorge	T14SJBR	BR	23	29.25	7.00	1.49	0.68	11.30	1.74	0.71
San Jorge	T15SJPASTO	PASTO	25	33.5	9.00	1.85	0.78	10.08	2.07	0.82

Anexo 4. Diagrama de Venn que muestra las relaciones que existen entre los usos de suelo en cuanto a la riqueza observada de especies, a grandes rasgos se observa una mayor riqueza en pasto y una mayor similitud entre BSC y pasto en cuanto a la composición de especies.



Anexo 5. Datos estandarizados por varianzas comunes. análisis discriminante lineal (ADL), variables del nido y la parcela.

Variables	Eje 1	Eje 2
Altura promedio del piquete	-0.36	0.44
DAP promedio (Árbol hospedero)	-0.42	-1.25
Altura promedio (Árbol hospedero)	-0.66	0.04
Área basal promedio (Árbol hospedero)	0.12	1.49
Pendiente promedio	-0.03	-0.09
Cobertura vegetal densiómetro	-0.29	-0.41
Área basal promedio (Parcela)	0.41	-1.16
DAP promedio (Parcela)	-0.61	1.68
Altura promedio (Parcela)	-0.18	-0.49

Anexo 6. Centroides en el espacio discriminante. análisis discriminante lineal (ADL), variables del nido y la parcela.

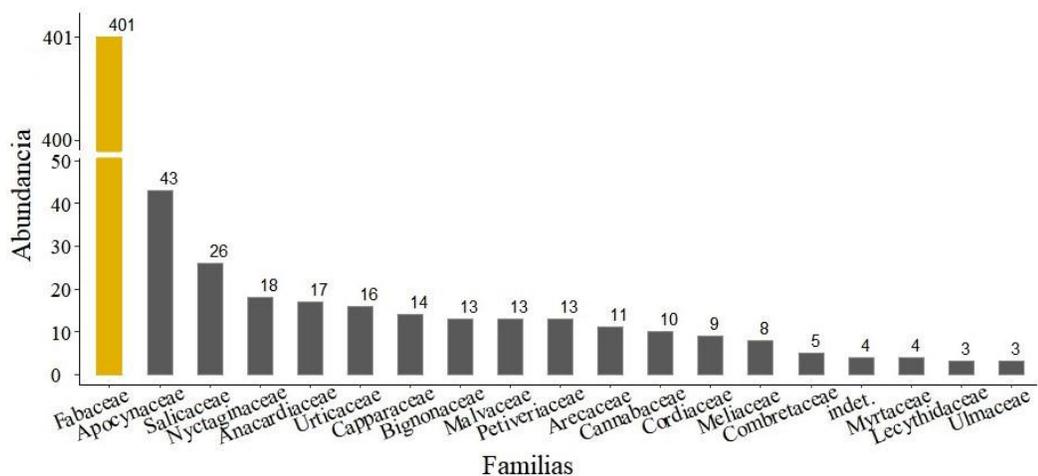
Grupo	Eje 1 (73%)	Eje 2 (20.5%)
<i>C. capitata</i>	-0.66	-0.63
<i>S. polysticta</i>	-1.09	0.83
<i>T. angustula</i>	1.42	0.16
<i>T. clavipes</i>	-0.24	-0.4

Anexo 7. Valores promedio de índices de riqueza y diversidad observados y estimados, de las especies vegetales presentes en los diferentes hábitats de anidamiento de las abejas.

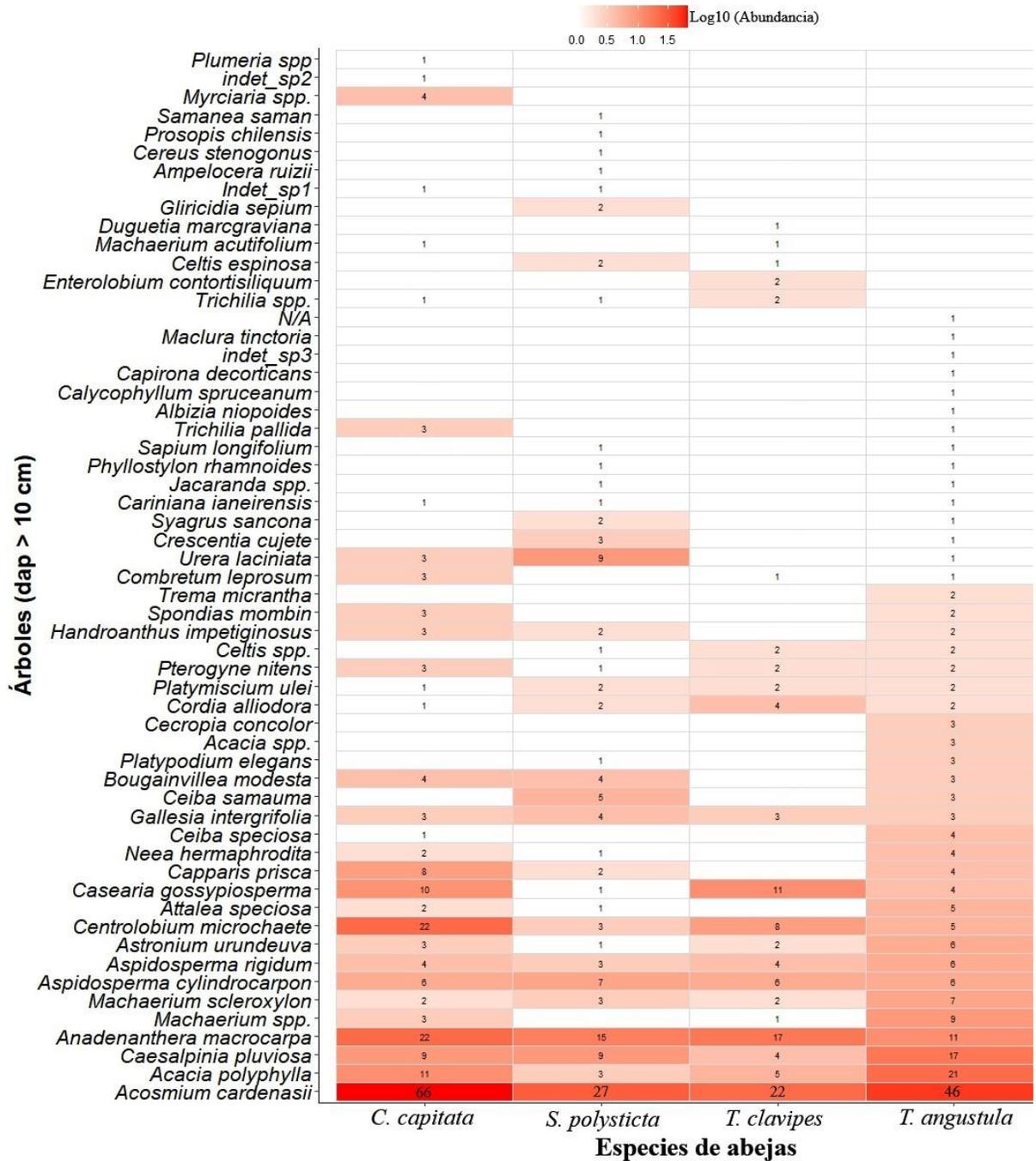
Abeja	Uso de suelo	Nido	Abundancia	Observado			Estimado		
				q0o	q1o	q2o	q0e	q1e	q2e
<i>C. capitata</i>	BSC	P5	15	8	1.8	0.8	22.0	2.4	0.8
<i>S. polysticta</i>	PASTOS	P6	5	4	1.3	0.7	7.6	2.1	0.9
<i>C. capitata</i>	BSC	P14	17	9	1.9	0.8	25.9	2.6	0.9
<i>T. clavipes</i>	PASTOS	P19	1	1	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0
<i>T. angustula</i>	BSC	P38	13	10	2.2	0.9	17.5	3.0	1.0
<i>S. polysticta</i>	PASTOS	P39	9	4	1.0	0.5	6.7	1.4	0.6
<i>T. angustula</i>	BSC	P52	20	11	2.1	0.8	41.4	2.9	0.9
<i>S. polysticta</i>	PASTOS	P55	6	5	1.6	0.8	11.7	2.5	0.9
<i>S. polysticta</i>	BSC	P71	20	11	2.2	0.9	22.6	2.7	0.9
<i>C. capitata</i>	PASTOS	P74	9	4	1.2	0.7	4.9	1.5	0.8
<i>C. capitata</i>	BSC	P79	8	7	1.9	0.8	22.8	3.2	1.0
<i>T. angustula</i>	PASTOS	P81	14	8	1.8	0.8	24.7	2.5	0.8
<i>T. clavipes</i>	PASTOS	P102	13	8	1.9	0.8	13.8	2.5	0.9
<i>C. capitata</i>	BSC	P117	19	7	1.6	0.7	9.1	1.9	0.8
<i>T. angustula</i>	BSC	P127	7	6	1.7	0.8	16.7	2.9	1.0
<i>T. angustula</i>	BSC	P129	23	8	1.6	0.7	20.0	2.0	0.8
<i>T. clavipes</i>	BSC	P132	17	11	2.3	0.9	15.2	2.8	0.9
<i>T. angustula</i>	BSC	P133	13	8	2.0	0.8	19.5	2.6	0.9
<i>C. capitata</i>	BSC	P140	23	10	1.9	0.8	18.6	2.3	0.8
<i>C. capitata</i>	BSC	P145	19	5	1.0	0.5	5.9	1.2	0.5
<i>T. clavipes</i>	BR	P169	8	6	1.7	0.8	14.8	2.6	0.9
<i>C. capitata</i>	PASTOS	P179	11	6	1.7	0.8	6.6	2.0	0.9
<i>T. angustula</i>	BSC	P180	15	9	1.8	0.7	35.1	2.8	0.8
<i>S. polysticta</i>	BR	P211	26	12	2.3	0.9	15.0	2.6	0.9
<i>T. clavipes</i>	PASTOS	P219	26	5	1.3	0.6	5.5	1.4	0.7
<i>T. clavipes</i>	BSC	P222	13	7	1.8	0.8	12.5	2.3	0.9
<i>C. capitata</i>	PASTOS	P232	23	9	1.8	0.8	26.2	2.3	0.8
<i>T. clavipes</i>	BSC	P250	13	8	1.7	0.7	27.4	2.7	0.8
<i>T. angustula</i>	BSC	P256	16	7	1.8	0.8	7.6	2.0	0.9

Abeja	Uso de suelo	Nido	Abundancia	Observado			Estimado		
				q0o	q1o	q2o	q0e	q1e	q2e
<i>S. polysticta</i>	PASTOS	P285	19	14	2.5	0.9	42.7	3.5	1.0
<i>S. polysticta</i>	PASTOS	P287	14	10	2.2	0.9	21.4	3.0	0.9
<i>S. polysticta</i>	BR	P298	11	3	0.6	0.3	3.9	0.8	0.3
<i>C. capitata</i>	BSC	P305	8	7	1.9	0.8	22.8	3.2	1.0
<i>T. angustula</i>	BSC	P306	20	5	1.2	0.6	5.2	1.3	0.6
<i>S. polysticta</i>	PASTOS	P338	2	2	0.7	0.5	2.5	1.2	1.0
<i>T. angustula</i>	PASTOS	P369	1	1	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0
<i>S. polysticta</i>	PASTOS	P387	1	1	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0
<i>T. clavipes</i>	PASTOS	P390	11	5	1.4	0.7	7.7	1.7	0.8
<i>C. capitata</i>	BSC	P420	15	8	1.9	0.8	11.7	2.3	0.9
<i>C. capitata</i>	BR	P453	20	8	1.7	0.8	11.8	2.1	0.8
<i>T. clavipes</i>	PASTOS	P469	1	1	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0
<i>T. angustula</i>	PASTOS	P476	4	3	1.0	0.6	4.5	1.6	0.8
<i>S. polysticta</i>	PASTOS	P487	13	4	1.2	0.6	4.5	1.3	0.7
<i>T. angustula</i>	PASTOS	P491	12	6	1.7	0.8	8.8	2.0	0.9
<i>T. angustula</i>	PASTOS	P507	1	1	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0
<i>C. capitata</i>	PASTOS	P508	21	9	1.9	0.8	11.5	2.2	0.8
<i>T. angustula</i>	BR	P515	22	12	2.3	0.9	23.7	2.8	0.9
<i>T. angustula</i>	PASTOS	P524	2	2	0.7	0.5	2.5	1.2	1.0
<i>T. angustula</i>	BR	P537	19	12	2.3	0.9	50.4	3.3	0.9

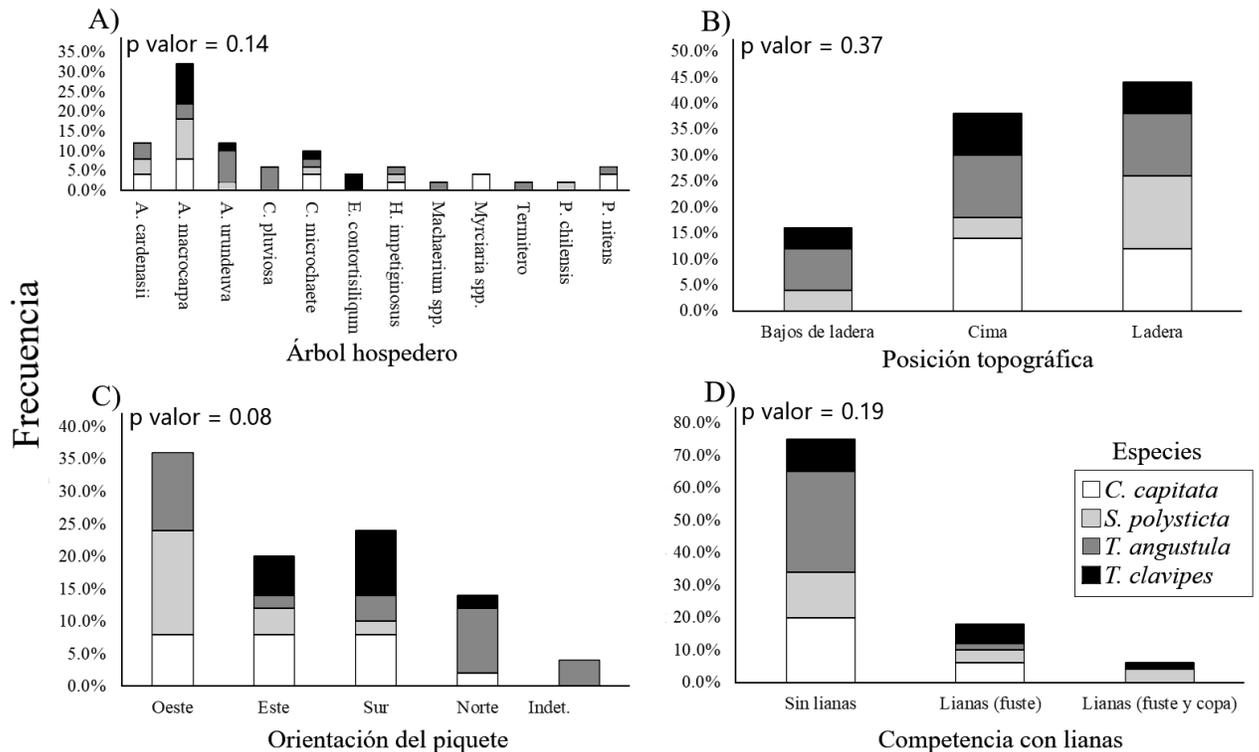
Anexo 8. Familias más abundantes de la totalidad del muestreo.



Anexo 9. Mapa de calor, con la lista de especies vegetales presentes en los hábitats de anidamiento de las abejas



Anexo 10. El 32% de los nidos de las abejas se encontró en arboles de la especie *Anadenanthera macrocarpa* (Curupau), aunque no fue estadísticamente significativo en las pruebas de chi cuadrado. Otra variable que presento una mayor tendencia para uno de sus factores fue la orientación del piquete, ya que el 46% de los nidos muestreados tenía el piquete en dirección al oeste, principalmente para *S. polysticta*, 8 de 11 nidos (72%) para la especie. La posición topográfica más frecuente fue ladera 44%, y la competencia con lianas más frecuente fue sin Lianas 75%.



\*p valor = resultado de las pruebas realizadas con tablas de contingencia de Chi cuadrado  $\alpha=0.05$ .