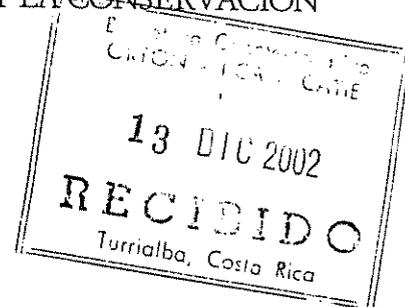




Biodiversidad funcional en cafetales:
El rol de la diversidad vegetal en la conservación de abejas y el
papel de estas en la producción de café

JAIME ALBERTO FLOREZ FERNANDEZ

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA
PROGRAMA DE ENSEÑANZA PARA EL DESARROLLO Y LA CONSERVACIÓN
ESCUELA DE POSGRADO



//
**BIODIVERSIDAD FUNCIONAL EN CAFETALES:
EL ROL DE LA DIVERSIDAD VEGETAL EN LA CONSERVACIÓN DE
ABEJAS Y EL PAPEL DE ESTAS EN LA PRODUCCIÓN DE CAFÉ**

Tesis sometida a consideración de la Escuela de Posgrado, Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza como requisito parcial para optar al grado de:

*Magister Scientiae
en Agroforestería Tropical*

Por:

Jaime Alberto Florez Fernandez

CATIE

Turrialba, Costa Rica
2001

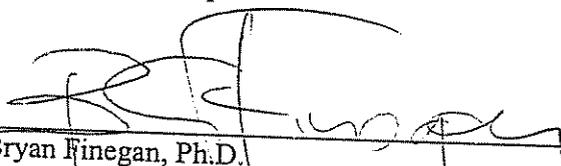
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por el Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del Estudiante como requisito parcial para optar por el grado de:

MAGISTER SCIENTIAE

FIRMANTES:



Reinhold Mutschler, Ph.D.
Consejero Principal



Bryan Finegan, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Celia Harvey, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Ali Moslemi, Ph.D.
Director Escuela de Posgrado



Jaime Alberto Florez Fernández
Candidato

DEDICATORIA

“Cuántas veces me pregunto si esto no es más que escritura, en un tiempo en que corremos al engaño entre ecuaciones infalibles y máquinas de conformismos. Pero preguntarse si sabremos encontrar el otro lado de la costumbre o si mas vale dejarse llevar por su alegre cibernética, no será otra vez literatura?”... “El solo hecho de interrogarse sobre la posible elección vicia y enturbia lo elegible. Que sí, que no, que en ésta está... Parecería que una elección no puede ser dialéctica, que su planteo la empobrece, es decir la falsea, es decir la transforma en otra cosa.”... “Pero de que nos sirve la verdad que tranquiliza al propietario honesto? Nuestra verdad posible tiene que ser *invención*, es decir escritura, literatura, pintura, escultura, agricultura, piscicultura, todas las turas de este mundo. Los valores, turas, la santidad, una tura, la sociedad, una tura, el amor, pura tura, la belleza, tura de turas.”... “Por que entregarse a la Gran Costumbre? Se puede elegir la tura, la invención...”

extracto de *Rayuela* (Julio Cortázar, 1963).

A la Magia, complice para creer, creadora de sonrisa, estado de conciencia de las musas, caldero de turas, compañera esquiva que requiere de coqueteo para no aburrirse y que lo dejiuno tirado... a veces lo intenta pero yo no la dejo. Peros quel tiempo no viene solo, viene viciado desquemado, de fotografías mentales, diágalo asi, de camine por alla, deso no va a resultar... cargado de la Gran Costumbre, engañosa y adictiva, castradora de mentes y espíritu, aniquiladora de magia y perspectiva divina... aniquiladora de mi... si me dejo.

AGRADECIMIENTOS

A los científicos:

A mi profesor consejero Reinhold Muschler por haberme dado siempre la libertad y apoyo para desarrollar el tema de mi tesis.

A Ingrid Aguilar, Luis Alberto Sánchez, Judith Slaa, Alberto Ortiz y Henry Arce – científicos del CINAT-UNA (Centro de Investigaciones Apícolas Tropicales, Universidad Nacional de Costa Rica) – por su entusiasmo y asesoría en mi investigación.

A José Eduardo Arias y Eliecer Campos, agrónomos del ICAFE, por su inmenso apoyo en la búsqueda de los sitios de trabajo.

Al Dr. David Roubik por su apoyo y consejos prácticos en el increíble tema de la ecología de abejas y polinizadores.

A los compas, que también quieren ser científicos... algunos:

A mis compañeros de la maestría *los Agrofos* (Amilcar Aguilar, Maybelyn Escalante, Francisco Casasola, Henry Alexi Perla, Gabriela Avila, Giniva Güiracocha y Jong-hyon Shin) por formar la orquesta perfecta; cada uno tocando un instrumento muy diferente al de los demás, pero a la hora de la acción, la sinfonía era excelente!!! goze total !!!... y además estudiábamos.

A mi familia y mis amigos de Colombia por no descuidarme, por tenerme presente y por enviarme chocolatico y café colombiano, y harina pal pandebono siempre que se podía... sin esos ingredientes la hubiera visto grave!

A Angelita, Marco, Karla, Perlita Jones, Karencibiris, Tanita, Betty LeBlue, Naikoa, Clarita, Román (ahí hablamos pa'que charlemos), el Richy-Ray (y su reggae de bananera), Giovanni alias "Gregory el amigable" (tons que papa!), Fran (bacanas tus rumbas!), Beatriche (te seguiré pidiendo mole), Cris (uffffff... gracias Cris!, y también por contagiarme tu pasión por el chile, principalmente del chipotle), a Pao por enviarme tanta magia durante los tiempos duros en catie... y después también y por ser mi "amiga de la libertad", y a Jesse por ayudarme a reafirmar que Doña Felicidad le puede servir a uno 24 horas al día, 7 días a la semana, sin días de descanso y con ñapa!. Y por *disfrutar la cosa* juntos (y por el concierto de Carlitos Vives!). A todos ellos por regalarme mucho de lo que son, y algunos de lo que quieren ser.

TABLA DE CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Objetivos	3
1.2 Hipótesis	3
2. REVISION DE LITERATURA	4
2.1 Aspectos socioeconómicos y modernización de la producción del café	5
2.2 Cafetales con sombra y biodiversidad	5
2.3 Factores que determinan la diversidad de abejas	7
2.3.1. Recursos para alimentación	8
2.3.2. Condiciones para nido	15
2.3.3. Movilidad y rango de vuelo	18
2.3.4. Paisaje circundante	19
2.4 Polinización: un servicio prestado por las abejas	20
2.5. ¿Podría la polinización cruzada en café aumentar el rendimiento?	22
3. MATERIALES Y METODOS	23
3.1. Diversidad de himenópteros	23
3.1.1. Diversidad de himenópteros en flores de café en sistemas con diferente diversidad vegetal	24
3.1.1.1. Sitios de investigación	24
3.1.1.2. Variables medidas y diseño de muestreo	24
3.1.1.3. Análisis de datos	28
3.1.2. Diversidad de himenópteros en épocas sin flores de café	30
3.1.2.1. Sitios de investigación	30
3.1.2.2. Variables medidas y diseño de muestreo	31
3.1.2.3. Análisis de datos	32
3.2 Efecto de la polinización de abejas sobre la producción de café	33
3.2.1 Sitios de investigación	33
3.2.2 Diseño experimental	33
3.2.3 Variables medidas y toma de datos	34
3.2.4 Montaje del experimento	35
3.2.5 Análisis de datos	36
4. RESULTADOS	37
4.1 Diversidad de himenópteros	37
4.1.1 Diversidad de himenópteros en flores de café	37
4.1.1.1. Caracterización vegetal de los sitios de investigación	37
4.1.1.2. Riqueza y abundancia de especies de himenópteros	43
4.1.1.3. Similitud de las poblaciones de himenópteros entre fincas	45
4.1.1.4. Densidad de flores de café y abundancia de himenópteros	47
4.1.1.5. Sombra y abundancia de abejas	47
4.1.1.6. Influencia de la vegetación natural sobre la diversidad de himenópteros	49
4.1.2 Diversidad de himenópteros en épocas sin flores de café	50
4.1.2.1. Caracterización vegetal de los sitios de investigación	50
4.1.2.2. Riqueza y abundancia de especies de himenópteros	55
4.1.2.3. Similitud de las poblaciones de himenópteros entre hábitats	58
4.1.2.4. Plantas más atractivas para abejas y avispas	59
4.1.2.5. Calidad de los hábitats usando abejas euglosinas como indicador	60
4.2 Efecto de la polinización de abejas sobre la producción de café	61
4.2.1 Retención de frutos	61
4.2.2. Calidad de frutos	62
5. DISCUSION	63
5.1 La diversidad de himenópteros como respuesta a la diversidad vegetal	63
5.2 Importancia de las abejas como agentes polinizadores en café	70
6. CONCLUSIONES	71
7. RECOMENDACIONES	72
8. BIBLIOGRAFÍA	74
9. ANEXOS	83

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Distribución de la abundancia relativa de las especies de árboles y malezas en las cuatro fincas cafeteras donde se evaluó la diversidad de himenópteros en flores de café	39
Figura 2. Distribución de las clases diamétricas (dap) de árboles en los cafetales donde se evaluó la diversidad de himenópteros en flores de café.	40
Figura 3. Parches de bosque alrededor de las fincas cafeteras (área oscura central) donde se evaluó la diversidad de himenópteros en flores de café.	43
Figura 4. Distribución de la abundancia de himenópteros registrados en flores de café	44
Figura 5. Visitación de abejas en función de la densidad de flores.	48
Figura 6. Efecto de la distancia de un bosque ripario sobre la abundancia de himenópteros registrada en la finca San Pedro (a pleno sol)	49
Figura 7. Distribución de la abundancia de especies de árboles y malezas en los hábitats donde se evaluó la diversidad de himenópteros en épocas sin flores de café	51
Figura 8. Distribución de las clases diamétricas (dap) de árboles en los hábitats donde se evaluó la diversidad de himenópteros en épocas sin flores de café	53
Figura 9. Distribución de la abundancia de himenópteros registrados en épocas sin flores de café	56
Figura 10. Número de abejas euglosinas capturadas 30 minutos después de colocar atrayentes químicos durante épocas sin flores de café.	61
Figura 11. Efecto del tipo de polinización sobre la retención (A) y el tamaño de frutos (B) de café	62

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Descripción de la vegetación y la población de abejas en los cafetales evaluados durante la floración del café.	38
Cuadro 2. Familias de árboles dominantes (>10% de individuos) en las fincas evaluadas durante la floración del café.	39
Cuadro 3. Similitud de la población de árboles entre las fincas evaluadas durante la floración del café.	40
Cuadro 4. Familias de malezas dominantes (>10% de individuos) en las fincas evaluadas durante la floración del café.	41
Cuadro 5. Similitud de la población de malezas entre las fincas evaluadas durante la floración del café.	42
Cuadro 6. Similitud de la población de himenópteros entre las fincas evaluadas durante la floración del café.	46
Cuadro 7. Diferencia de las poblaciones de himenópteros entre las fincas cafeteras evaluadas durante la floración del café en función de la prueba de Duncan	46
Cuadro 8. Descripción de la vegetación y la población de abejas en los hábitats evaluados durante épocas sin flores de café	50
Cuadro 9. Familias de árboles dominantes (>10% de individuos) en los hábitats evaluados en épocas sin flores de café.	52
Cuadro 10. Similitud de la población de árboles entre los hábitats evaluados en épocas sin flores de café	52
Cuadro 11. Familias de malezas dominantes (>10% de individuos) en los hábitats evaluados en épocas sin flores de café.	54
Cuadro 12. Similitud de la población de malezas entre los hábitats evaluados en épocas sin flores de café	55
Cuadro 13. Similitud de la población de himenópteros entre los hábitats evaluados en épocas sin flores de café	58
Cuadro 14. Diferencia de las poblaciones de himenópteros entre los hábitats evaluados en épocas sin flores de café en función de la prueba de Duncan	58
Cuadro 15. Especies vegetales visitadas por abejas en épocas sin flores de café	59
Cuadro 16. Efecto de los tratamientos de polinización sobre los componentes del rendimiento en café.	63

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Descripción general de los hábitats donde se realizaron los experimentos de polinización y se evaluó la diversidad de himenópteros en flores de café (A) y en épocas sin flores de café (B)	84
Anexo 2. Especies de árboles registradas en los hábitats donde se evaluó la diversidad de himenópteros	86
Anexo 3. Especies de malezas registradas en los hábitats donde se evaluó la diversidad de himenópteros	88
Anexo 4. Información detallada de la extensión de área boscosa alrededor de las fincas donde se evaluó la diversidad de himenópteros en flores de café	90
Anexo 5. Riqueza y abundancia de himenópteros registrados en flores de café (A) y en épocas sin flores de café (B)	91
Anexo 6. Tiempos de llegada de abejas euglosinas a cebos químicos en épocas sin flores de café	94

Resumen

Florez, J.A. 2001. Biodiversidad funcional en cafetales: el rol de la diversidad vegetal en la conservación de abejas y el papel de estas en la producción de café. Tesis M.Sc. Turrialba, Costa. CATIE. 94 p.

Palabras claves: *café, polinización, himenópteros, insectos, Apis mellifera, Meliponini, abejas sin aguijón, avispas, árboles, sombra, bosque, Costa Rica*

En café se han reportado incrementos en la producción hasta del 50% en cafetos visitados por abejas, que comúnmente representan más del 95% de sus visitantes florales. La riqueza y abundancia de estos insectos puede verse afectada por la diversidad vegetal del cafetal y tipo de paisaje donde se encuentra. Esta investigación caracterizó la abundancia y diversidad de abejas y avispas en cafetales con diferentes condiciones de sombra y bosque circundante en cuatro zonas cafeteras de Costa Rica y evaluó el efecto de estos insectos sobre la producción de café.

El área de bosque circundante (m^2/ha) fue la variable que tuvo mayor relación con la diversidad y abundancia de abejas y avispas. Al eliminar el efecto de esta variable, las abejas sin aguijón (*Meliponini*) y *Apis mellifera* mostraron una mayor respuesta al componente arbóreo del cafetal, que representa su principal recurso de nido, mientras que otras abejas de la familia Apidae (incluyendo euglosinas), Halictidae y Megachilidae respondieron a la vegetación de malezas (fuente de alimento) por no limitar sus sitios de nido a los árboles. En un experimento local, se observó que la abundancia de abejas sin aguijón se concentró en el borde del cafetal que colindaba a un bosque ripario, mientras que *A. mellifera* no mostró diferencias entre los sitios cerca y lejos de este bosque, sugiriendo la diferente capacidad de vuelo de estos dos grupos de abejas.

De los componentes del rendimiento analizados – retención de frutos, tamaño de granos, porcentaje de granos vanos y caracolillos – solo el tamaño de granos mostró un efecto significativo de la polinización por abejas en una sola de las tres fincas (Huacas). Aunque este efecto representó un incremento muy bajo en rendimiento (1.5% respecto al tratamiento sin polinización de abejas), podría estar relacionado con la alta riqueza y abundancia de abejas en esta finca.

Abstract

Florez, J.A. 2001. Functional biodiversity in coffee fields: the role of plant diversity on bee conservation and the effect of bees on coffee production. Thesis M.Sc. Turrialba, Costa. CATIE. 94 p.

Key words: coffee, pollination, hymenopterans, insects, *Apis mellifera*, *Meliponini*, stingless bees, wasps, trees, shade, forest, Costa Rica

In coffee yield increases up to 50% have been reported on bushes visited by bees, which commonly represent up to 95% of the flower visitors. Bee abundance and richness could be affected by plant diversity of both coffee fields and surrounding landscape. The present research 1) described the abundance and richness of bees in coffee fields with different shade conditions and surrounding forest, and 2) evaluated the effect of these insects on coffee yields.

The density of surrounding forest ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$) showed the strongest relation with both diversity and bee abundance. When forest cover was eliminated from the analysis, stingless bees (*Meliponini*) and *Apis mellifera* responded strongest to tree cover in coffee fields, which represents their main nest source. Other bees of the Apidae family (including euglossine bees), Halictidae and Megachilidae responded strongest to weeds (food source) because their nesting is not restricted to trees. In one of coffee farms, the abundance of stingless bees was concentrated at the borders with a riparian forest while that of *A. mellifera* did not differ between near and far sites from this forest. This may be due to different flight ranges between these bee groups.

Out of all analyzed yield components – fruit set, grain size, percentage of both empty and pea grains – bee pollination only showed a significant effect on grain size in one of the three coffee fields (Huacas). Although this effect represented only a low yield increase (1.5% compared to the treatment without bee pollination), it could be related with high bee abundance and diversity in this coffee field.

1. INTRODUCCION

Los sistemas intensivos de producción de café muchas veces no cuentan con otras plantas diferentes al café (*Coffea arabica* L.). La eliminación de malezas debajo del café y de los árboles de sombra en el estrato superior trae varias consecuencias para el sistema. Entre estas consecuencias figura la disminución drástica de la diversidad de aves (Wille 1994, Greenberg *et al.* 1997, Moguel y Toledo 1999), hormigas y otros insectos que pueden ser depredadores, así como arañas y parasitoides (Perfecto y Snelling 1995, Perfecto *et al.* 1996), mamíferos (Gallina *et al.* 1996), y probablemente microorganismos con diferentes funciones. En contraste, los cafetales tradicionales¹ pueden tener niveles de diversidad similares a los bosques, como lo mencionó Perfecto *et al.* (1996) para varios grupos de artrópodos, aunque probablemente su composición de especies sea muy diferente.

La razón de la mayor biodiversidad en este tipo de cafetales puede originarse del manejo poco o no intensivo (menor uso de agroquímicos) y del incremento de nichos que resultan del aumento en la diversidad vegetal. En 1901, Cook mencionó mas de 100 especies de plantas y árboles utilizados en el mundo como sombra para el cultivo del café o asociadas en alguna etapa de su desarrollo. Actualmente los sistemas tienden a ser mas simples y el estrato de sombra suele estar compuesto de una o pocas especies, como es el caso de Costa Rica donde se pueden observar cafetales sobre todo con *Erythrina sp.*, *Inga sp.*, *Eucalyptus sp.*, y/o *Cordia alliodora*. Sin embargo, algunos productores conservan una mayor diversidad de especies como en la zona de Soconusco en México, donde Soto-Pinto (2000) reportó 61 especies de sombra en cafetales de productores indígenas.

Aunque continua la discusión sobre la relación entre la diversidad de un ecosistema y su estabilidad (Schulze y Mooney 1994, Tilman 1997), varias investigaciones sostienen que la diversidad de polinizadores es un aspecto clave en el funcionamiento de ecosistemas naturales y agrícolas (Heard 1999, Allen-Wardell *et al.* 1998, Kearns e Inouye 1997, Batra 1995, Roubik 1995). De los insectos, las abejas son probablemente el grupo mas importante de polinizadores (Mabberley 1992, Rincón *et al.* 1995) debido a que, con excepción de pocas especies, se alimentan principalmente de flores. En ecosistemas naturales permiten conservar una diversidad genética importante como potencial evolutivo. Disminuyen la probabilidad de depresión endogámica (bajo vigor de los individuos resultantes de autopolinización o polinización con individuos genéticamente semejantes) causada por la pérdida de heterocigocidad que incrementa en la expresión de caracteres deletéreos (Bawa 1990,

¹ Cafetales *tradicionales* o manejo *tradicional* del cultivo de café se refieren a sistemas de cultivo no intensivos, que incluyen un estrato de sombra que puede variar en la composición de especies.

Begon *et al.* 1996, Kearns e Inouye 1997). En ecosistemas agrícolas varias reportes atribuyen a las abejas los incrementos en la producción de los cultivos al promover la polinización (Allen-Wardell *et al.* 1998, Batra 1995, Biesmeijer 1999, Heard 1999, Roubik 1995). En café se han reportado incrementos desde un 10% hasta un 50% en arbustos visitados por abejas (Amaral 1952, 1960; Badilla y Ramírez 1991, Biesmeijer 1999, Raw y Free 1977, Roubik 2000). Aunque las flores de café no son visitadas exclusivamente por abejas, estas conforman casi la totalidad del grupo de insectos que lo hace. Roubik (2000) afirmó que mas del 95% de sus visitantes florales fueron abejas, y Raw y Free (1977) mencionaron además de abejas, avisvas (Vespidae) y mariposas (Pieridae, Papilionidae) entre el resto de visitantes, pero también se cuentan coleopteros pequeños, hormigas y colibríes (obs. pers). Es importante aclarar que *C. arabica* es una especie con un alto nivel de autogamia (Orozco 1990, Wrigley 1988), y por esto los incrementos de producción mencionados, producto de la polinización cruzada, se originan de un mayor vigor (vigor de hibridación) reflejado en un aumento de la retención de frutos y del tamaño de estos, mas que de un aumento de flores polinizadas.

Al igual que las abejas, las avisvas son himenópteros que cumplen funciones importantes en la estabilidad de los ecosistemas. Muchas especies son parasitoides y depredadores de otros artrópodos que podrían poner en amenaza especies vegetales si sus poblaciones no se vieran reguladas en este tipo de interacciones. El control de insectos plaga en la agricultura es un gran negocio, donde la mayoría del dinero es gastado en insecticidas químicos. Sin embargo, estos representan un riesgo para la salud humana, el ambiente y las poblaciones de insectos benéficos, además de la rápida resistencia a los insecticidas que pueden desarrollar las especies plaga. Es por esto que el uso de enemigos naturales es una alternativa promisoría, siendo las avisvas un grupo que incluye la mayoría de especies parasitoides y una gran cantidad de depredadores (Hanson 1995).

La presencia y actividad de abejas y avisvas depende de diversos factores. Allen-Wardell *et al.* (1998) concluyeron que los reportes en Estados Unidos sobre disminuciones dramáticas de abejas productoras de miel, manejadas y silvestres, parecen estar muy relacionados con la deforestación y el uso de pesticidas. Es aquí donde los sistemas agroforestales pueden brindar una alternativa de cultivo que amortigüe en parte el impacto de muchos sistemas de monocultivo y sus prácticas agrícolas. Los sistemas agroforestales podrían servir como islas de refugio y conservación, no solo de himenópteros sino de muchas otras especies animales, y ayudar a formar corredores de dispersión que conecten fragmentos de bosques o sistemas agroforestales entre sí. Todos estos casos pueden ser un mecanismo que promueve mayor conservación de la biodiversidad de la que representan los sistemas de monocultivo (Hill 1995, Turner y Corlett 1996). Esto puede aplicarse a los resultados presentados por Moguel y Toledo (1999), quienes encontraron que entre el 60% y 70% de las áreas cafetaleras de

México se encuentran bajo manejo tradicional, y que por lo menos 14 de las 155 áreas protegidas se sobrepone o están próximas a áreas con café bajo sombra y manejo tradicional.

Es necesario evaluar mejor la función que tienen los diferentes sistemas de cultivo de café (pleno sol vs. sombra), y más específicamente su diversidad vegetal, en la conservación de las poblaciones de abejas y avispas, y los servicios que prestan al hombre en sus actividades agrícolas.

1.1. Objetivos

General

Elucidar las ventajas ecológicas de la presencia/cercanía de árboles en los sistemas de cultivo de café para la conservación de himenópteros y sus efectos sobre la producción y calidad de café.

Específicos

- Determinar la riqueza y abundancia de himenópteros en cafetales con diferente diversidad vegetal.
- Comparar el efecto que ejerce la distancia a la cual se encuentran parches de vegetación natural, sobre la riqueza y abundancia de himenópteros que visitan las flores de café.
- Comparar la producción y calidad del café originado de autopolinización con el de polinización cruzada (manual y por abejas).

Es importante aclarar que el énfasis del trabajo se hizo en abejas. Sin embargo, por la facilidad de coleccionar datos de avispas con la metodología utilizada (para abejas), este grupo se incluyó en el estudio aunque con menor profundidad. Cuando en el texto se hable de diversidad de himenópteros (DH), se estará haciendo referencia tanto a abejas como a avispas; en caso contrario se especificará cual de los dos grupos se está tratando (DAb: Diversidad de Abejas; DAv: Diversidad de Avispas). Grupos de himenópteros diferentes a abejas y avispas no se consideraron en este trabajo.

1.2. Hipótesis

- Sistemas cafeteros con mayor diversidad vegetal presentan mayor riqueza y abundancia de especies de himenópteros.
- La riqueza y abundancia de himenópteros que visitan las flores de café decrece a medida que aumenta la distancia de parches de vegetación natural.
- La polinización cruzada aumenta la producción y calidad de café.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1. Aspectos socioeconómicos y modernización de la producción del café

La productividad variable y la inestabilidad de los precios del café hacen que la diversificación de los cafetales recobre importancia al brindar mas productos y fuentes de ingresos. En muchos cafetales se siembran otras especies como chile, tomate, yuca, maíz, frijol, musáceas, árboles frutales, maderables o de sombrío. Aunque la diversificación puede estar representada por el asocio de solamente dos especies, puede llegar hasta sistemas complejos como los bosques manejados por los mayas huastecas en México con hasta 300 especies vegetales incluyendo el café (Alcorn 1984).

Gracias al mayor número de productos que se derivan al diversificar, la variada comunidad de plantas de una finca cafetera tradicional encaja mejor en la mentalidad de aversión al riesgo económico y de subsistencia de muchos pequeños agricultores (Reeves y Lilieholm 1993). Esto es importante considerando que la gran mayoría de caficultores latinoamericanos son pequeños propietarios, cuyas fincas no superan las cinco hectáreas (Perfecto *et al.* 1996). En Colombia el 95% de los cafetales es menor o igual a 5 ha, y el 82% alcanza máximo 2 ha (FEDECAFF 1997). En México la situación es muy similar; el 90% de los caficultores trabajan fincas con menos de 5 ha y el 70% tienen fincas de menos de 2 ha (Moguel y Toledo 1999). Igual sucede en Costa Rica, donde el 92% de los cafetales son predios menores a las 5 ha y solo el 2% son mayores a 20 ha (Samper 1999).

La tecnología tradicional del cultivo de café, que usa mucho menos insumos químicos, representa un sistema de producción menos intensivo que el de pleno sol. Perfecto *et al.* (1996) afirmaron que la producción tradicional dedica el 2% de sus gastos a insumos químicos, mientras que la producción semimoderna y la moderna gastan 19% y 25%, respectivamente. La mano de obra en sistemas tradicionales (sin contar la usada en la recolección) representa el costo individual mas grande del cultivo, contrario a lo que sucede con los sistemas intensivos (Lyngbæk *et al.* 2001). En los sistemas tradicionales, el cultivo tiene un metabolismo menos intenso y por lo tanto exige menos insumos; los arboles de sombra contribuyen al reciclaje de nutrientes y a controlar las malezas. Akkerman y Van Baar (1992) estimaron que, aunque los ingresos totales sean menores, el café tradicional puede tener ingresos netos significativamente mayores que el café moderno. Esta ventaja económica se podría ver incrementada aún mas en sistemas de producción orgánica, donde la valoración de factores externos generados por los servicios ambientales son un punto muy favorable (Boyce *et al.* 1994), aunque el pago de este tipo de servicios aún no es un hecho real para los agricultores.

A pesar de los beneficios mencionados de los sistemas cafeteros tradicionales, y otros como la disminución de erosión y lixiviación, o el mayor reciclaje y captura de nutrientes, o la conservación de la biodiversidad, se empezó a “modernizar” la caficultura a mediados del siglo XX (Perfecto *et al.* 1996, Fernández y Muschler 1999, Samper 1999). El sistema moderno se caracteriza por una reducción de la sombra, mas uso de nuevas variedades de alto rendimiento y un aumento de insumos químicos, podas y densidad de siembra. La modernización se consideró inicialmente como una forma de combatir las enfermedades fungosas. La dispersión de la roya del café (*Hemileia vastatrix*) impulsó este proceso, puesto que la enfermedad se consideraba el obstáculo mas temido a la producción en la mayor parte de las áreas cafetaleras. El razonamiento fitopatológico postulaba que con menos sombra y humedad se reduciría la probabilidad de que germinara el hongo (Agrios 1982, Nutman y Roberts 1962). Sin embargo, la roya no ha sido tan problemática como se predijo, y el principal motivo de la modernización se ha vuelto, desde entonces, la mayor productividad de este sistema, por lo menos en el corto plazo (Fernández y Muschler 1999, Samper 1999). Actualmente, ha habido una retroalimentación de todas las experiencias pasadas y se tiene un mayor conocimiento en los aspectos ecofisiológicos del cultivo, lo cual se ha reflejado en una tendencia a recobrar de nuevo los sistemas con sombra pero de una forma mas crítica y selectiva. Beer *et al.* (1998) mostraron que el uso de la sombra, aunque generalmente trae consecuencias ecológicas positivas, contribuye sobre todo en la producción de café en condiciones ambientales subóptimas para el cultivo. Aunque esta ventaja se obtiene solo bajo tales condiciones, Muschler (2000) afirmó que se deben tener en cuenta otras ventajas de los sistemas bajo sombra, que van muy de la mano con el nivel de rentabilidad del cultivo a mas largo plazo. Este autor afirmó que las plantas de café cultivadas bajo sombra generalmente tienen una vida útil mas larga que las de sistemas a pleno sol y su producción es mas constante año tras año. Además, la calidad del café (tamaño de grano oro y atributos organolépticos) puede ser mejor en sistemas con sombra (Muschler 2001).

2.2. Cafetales con sombra y biodiversidad

Perfecto *et al.* (1996) describieron dos procesos a través de los cuales se origina la diversidad vegetal en los cafetales. En el primero, que representa un porcentaje pequeño de los cafetales, el café se siembra en bosques donde se ha eliminado el monte bajo, preservando la diversidad del dosel del bosque natural en forma modificada. Estos cafetales llamados “rústicos” no suelen desyerbarse durante los períodos en que los precios del café son bajos, lo cual también contribuye a mantener la biodiversidad. En el segundo caso, que es mas común, el dosel de sombra tiene una diversidad que ha sido planeada (sembrada), o al menos más manejada que en el primer caso. Las fincas cafetaleras tradicionales tienen comúnmente mas de 40 especies de árboles, aunque las plantaciones mas grandes

tienden a ser menos diversas, contando con una o unas cuantas especies, como lo que se observa en Costa Rica con especies de *Inga*, *Erythrina*, *Eucalyptus*, y *Cordia alliodora*, entre otras.

Cualquiera que sea el origen de la diversidad vegetal de los cafetales tradicionales, se puede afirmar que en la medida que esta se incrementa, seguramente también lo harán el tipo de hábitats para la macro y microfauna (Moguel y Toledo 1999). Por ejemplo, Perfecto y Snelling (1995) reportaron que la diversidad de hormigas en 16 fincas cafeteras de Costa Rica aumentó con la complejidad vegetal y estructural. Moguel y Toledo (1999) hallaron resultados complementarios. En su estudio en México sobre la relación de los sistemas de cultivo de café con la conservación de la biodiversidad hallaron que el número de especies herbáceas, y especialmente el número de especies arbóreas, parecen ser claves para determinar la diversidad biológica de los agroecosistemas cafeteros. Perfecto *et al.* (1996) mencionaron otro trabajo aun no publicado, realizado por Perfecto y colaboradores, en un cafetal con sombra en Heredia, Costa Rica, en el cual encontraron que el traslape de especies en dos árboles de *Erythrina poeppigina* separados por menos de 20 m, fue solo del 14% para los escarabajos y 18% para las hormigas. Perfecto *et al.* (1996) afirmaron que la eliminación de los árboles, con su follaje, flores, mesocarpio de frutas y nectarios extraflorales, redujo fuertemente la población de himenópteros muestreada y concluyeron que los cafetales con sombra pueden tener una diversidad de especies locales similar a la de bosques inalterados.

Enfocándose en abejas, Parra (1996) afirmó que es más factible encontrar poblaciones altas de abejas sin aguijón (Apidae: Meliponinae) asociadas a sitios con vegetación natural, comparado con hábitats intervenidos. Atribuyó este fenómeno a la mayor diversidad florística (fuente de alimento) y de sitios para anidar que existen en las zonas donde hay mas árboles. También Hubbell y Johnson (1977) obtuvieron una relación positiva entre la densidad de nidos de cada especie de abeja y el número de especies de árboles en un bosque seco de Costa Rica. Teniendo en cuenta que la producción de miel es una industria rural común en el norte de Latinoamérica (Perfecto *et al.* 1996), se puede concluir que los sistemas cafeteros tradicionales pueden garantizar un mayor balance ecológico y oferta multifloral donde las abejas aumenten sus poblaciones, cosechas de miel, cera, polen y propóleo (Hill y Webster 1995).

Roubik (2000), trabajando en cafetales en Chiriquí, Panamá, encontró una mayor tasa de visitación de *Apis* y abejas sin aguijón por cada flor de café bajo sombra, en comparación con lo observado a pleno sol. Sin embargo, estos resultados no son muy contundentes, ya que la mayor cercanía al bosque y el menor número de flores por arbusto que presentó el ambiente con sombra pueden haber influido estos resultados.

Si nos referimos a las avispas, Hanson (1995) afirmó que el manejo del ambiente puede promover las poblaciones de estos himenópteros, aumentando las ventajas del control que ejercen sobre muchas plagas agrícolas. Esto nos conduce de nuevo a atribuirle mas ventajas a aquellos agroecosistemas que poseen mayor diversidad vegetal, la cual generalmente está relacionada a la diversidad de nichos ecológicos. Altieri *et al.* (1993), a partir del análisis de diversos agroecosistemas, definieron algunas tendencias entre las que resaltan: 1) la diversidad de parasitoides decrece con la intensidad de manejo del cultivo (intensidad de manejo evaluada en función de la diversidad del cultivo, uso de pesticidas, cobertura del suelo, población de malezas, vegetación nativa adyacente, etc.), y 2) la diversidad de parasitoides asociada con hospederos en cultivos arbóreos es mayor que la asociada con hospederos en cultivos anuales o herbáceos; este punto favorece a los sistemas agroforestales como posibles promotores de una mayor diversidad de agentes controladores de plagas.

Gess y Gess (1993), en un estudio de la riqueza de avispas (Aculeata) y abejas en función de la intensidad de uso de la tierra, dieron también testimonio de las ventajas que presentan los sistemas con árboles, mencionando el incremento de sitios de nido que muchos de estos himenópteros encuentran en los troncos y ramas disponibles en el sistema. Afirmaron también que la excesiva extracción de madera seca afecta negativamente las poblaciones de estos insectos. Respecto a las especies que cavan sus nidos en el suelo, estos mismos autores mencionan como los suelos demasiado duros son un factor negativo para la colonización de estas especies. Esto lleva a pensar que en sistemas de cultivo donde el suelo queda demasiado expuesto al sol (baja o ausente cobertura de hierbas, ausencia de árboles de sombra) muchas especies de avispas y abejas pueden verse limitadas por la dureza de las costras superficiales que algunas veces se forman bajo estas condiciones. Sin embargo, estas limitaciones pueden ocurrir solo en condiciones de extrema dureza (mas en zonas secas), ya que Roubik (1989) afirma que de hecho muchas especies de abejas prefieren suelos relativamente firmes en su superficie (pero suaves en su interior) que garanticen mas durabilidad y protección a sus nidos.

2.3. Factores que determinan la diversidad de abejas

La diversidad de abejas en un sitio dado depende de muchos factores. A continuación se tratarán estos factores en cuatro secciones: las dos primeras hacen referencia a aquellos factores propios del ecosistema que directamente determinan la población de abejas, como lo son la disponibilidad de recursos para su alimentación y construcción de nidos, y de lugares adecuados para estos. Los otros dos factores son ajenos al ecosistema, como son la movilidad y rango de vuelo de las abejas, y el uso circundante de la tierra.

2.3.1. Recursos para alimentación

Con pocas excepciones, las abejas toman su alimento de las flores. La lista de recursos usados (la mayoría de origen vegetal) incluye polen, néctar, gomas, resinas, madera descompuesta, corteza, jugos frutales, semillas, hojas, pelos o tricomas, fragancias, aceites, esporas, granos de metales oxidados, y savia. Otros son de origen animal como cera, pelos, carroña, orina, heces, secreciones dulces de homópteros fitófagos y hongos. Para la construcción de sus nidos muchas especies usan mezclas de estos materiales. Otro tipo de sustancias colectadas por las abejas incluyen suelo suelto, gravilla, agua, y diferentes soluciones salinas (Roubik 1989). Cuando uno va al campo, es frecuente observar a las abejas del subgénero *Trigonisca* (pequeñas, 2 mm. de longitud) chupando el sudor del cuerpo y el líquido de los ojos, por lo que mucha gente las conoce como chupeojos. Otros autores como Schwarz (1948) y Michener (1974a), citados por Roubik (1989) reportaron este mismo comportamiento en abejas de miel y en las conocidas como "abejas del sudor" (Halictidae). Aunque no es seguro, una de las hipótesis de Roubik (1989) es que en este proceso recuperan iones salinos (sodio, potasio, fosfatos) que se pierden en las secreciones originadas del exceso de acumulación de agua metabólica.

Néctar. Los componentes principales del néctar son mono y disacáridos, aminoácidos, enzimas, lípidos, proteínas, aminoácidos no protéicos, glicósidos, alcaloides, fenoles, saponinas, ácidos orgánicos e inorgánicos, y antioxidantes como la vitamina C (Baker y Baker 1982b, 1983a,b, citado por Roubik 1989). Todos estos componentes tienden a ser constantes para cada especie de plantas, aunque cambian con el tiempo y la expresión sexual de la planta. Algunos de los cambios en el tiempo pueden ser producto de la adición de aminoácidos (que traen los granos de polen) o la fermentación causada por microorganismos, ambos traídos por organismos polinizadores.

En general se puede decir que los néctares son secretados a concentraciones de azúcar entre 35 y 60% (Corbet *et al.* 1979, Roubik y Buchmann 1984), aunque la evaporación puede ocasionar variaciones. Roubik y Buchmann (1984) demostraron que la viscosidad del néctar incrementa marcadamente a concentraciones superiores al 55% de azúcar, creando inconvenientes para algunos pecoreadores². Johnson y Janzen (1983), citados por Mabberley (1992), observaron que la intensidad de reclutamiento³ de *Trigona fulviventris* depende de la concentración molar de sucrosa del néctar colectado.

² Pecorear: termino usado en insectos; se refiere a la exploración y búsqueda de recursos.

³ Reclutar: hacer que otros individuos de la colonia acudan a un sitio determinado.

La tasa y cantidad de néctar secretado es bastante variable entre y dentro de especies. Opler (1983) reportó para una lista de 587 especies en zonas bajas de Costa Rica, un rango de secreción diaria de néctar por flor que varió desde 0.03 ml en un árbol de *Anacardium excelsum*, hasta 9.4 ml en uno de *Ochroma pyramidale*, lo cual representa una diferencia aproximada de 300 veces. Parece haber una relación entre el tamaño de los organismos visitantes con el volumen de néctar producido, así como entre este último y la morfología y biomasa floral. Flores tubulares largas, visitadas principalmente por visitantes de lengua larga, tienden a secretar más néctar, aunque más diluido (10-35% de azúcar), que flores abiertas (Opler 1983).

El néctar puede ser secretado a diferentes horas del día o la noche según la especie. Usualmente, la secreción se da un poco antes de la apertura floral y de que lleguen los primeros polinizadores. Este acontecimiento normalmente es uniforme dentro de una población de flores, pero la tasa de secreción puede variar de acuerdo a las condiciones ambientales.

El néctar no es tomado solamente de flores; los nectarios extraflorales son una fuente importante de este recurso. Estas estructuras son visitadas principalmente por abejas, hormigas, avispas, y otros insectos y se presentan en brácteas florales, en el cáliz, sépalos, pecíolos, corola, la base de las hojas, y frutos en desarrollo (Anderson y Symon 1985, Elias 1983, Opler 1983). La composición de este néctar es muy similar al floral. Las abejas trigonas son las más reportadas visitando nectarios extraflorales (O'Dowd 1979). A finales de la estación seca en la provincia de Guanacaste, Costa Rica, se observó una alta tasa de visitación de *A. mellifera* a los nectarios extraflorales ubicados en el pecíolo de hojas jóvenes de *Bombacopsis quinata*. De igual forma se observó (obs.pers.) la visita de especies de trigonas y algunas avispas y hormigas a los nectarios de *Ceiba pentandra*, perteneciente al igual que la especie anterior, a la familia Bombacaceae. Los Ingas, especies de árboles comúnmente usados como sombra en cafetales y cacaoales, son frecuentemente visitados por abejas nativas y hormigas en busca del recurso que ofrecen los nectarios ubicados entre cada par de folíolos, que poseen la mayoría de estas especies (obs. pers.).

Polen. El polen es tomado frecuentemente de flores que solo producen este recurso. Las subfamilias Apinae y Meliponinae (Fam. Apidae) se destacan por el uso de este recurso. La composición del polen varía mucho. Por ejemplo, el polen del maíz puede contener 50% de su peso en agua, mientras que el de la mayoría de árboles angiospermas está alrededor de 20%. El contenido de proteína también varía ampliamente, pudiéndose encontrar plantas con menos de 15% en relación al peso total, y otras con más de 60% (Stanley y Linskens 1974, Roubik 1989). Lo mismo sucede con el tipo

de aminoácidos, que puede variar de unos pocos hasta 20, al igual que los lípidos, vitaminas, minerales, carbohidratos, y toxinas.

Igual a la producción de néctar, la liberación de polen es variable en su iniciación, picos y duración, dependiendo no solo de la genética de la especie sino también del clima. La mayoría de las plantas presentan una dehiscencia de polen en las primeras horas de la mañana como ocurre con el café, comenzando mas temprano el proceso con días soleados desde su inicio (aprox. 8:00 am; obs. pers.). En otras especies, la dehiscencia de polen se da en dos picos durante el día, y algunas son nocturnas.

El polen es liberado de tres formas básicas: en la superficie de las anteras, en un canal longitudinal (mecanismo usado por la planta de café) o a través de un poro. Para este último tipo, la dehiscencia ocurre de manera muy gradual durante varias horas o incluso días; generalmente dependen de los insectos para romper la antera y liberar el polen (Stanley y Linskens 1984). Las flores que poseen este sistema son las angiospermas denominadas en inglés '*buzz-pollinated*' (Buchmann 1983), en español '*polinizadas por vibración*'. Este tipo de flores presenta un polen liviano, al igual que el segundo grupo, que libera el polen a través de un canal longitudinal, el cual incluye la mayor parte de las especies polinizadas por el viento.

En un cafetal a pleno sol todas las plantas reciben una cantidad relativamente similar de luz solar directa resultando en una floración bastante sincrónica en el tiempo. En un cafetal con sombra esta sincronía puede no ser tan alta, algunas plantas floreceran en días diferentes, lo cual lleva a pensar que la inmensa cantidad de polen que se libera en esta etapa se distribuirá en un periodo mas largo y asi podrá ser aprovechado mejor por las abejas, dado que mucho de este es arrastrado por el viento o la lluvia antes de que sea aprovechado por algún visitante. Otra ventaja que pueden presentar los cafetales con sombra apunta a la mayor diversidad de fuentes de polen, factor que también contribuye a que la disponibilidad de este recurso este distribuída en mayores y diferentes periodos de tiempo comparados con los que se dan en cafetales sin sombra. Por otro lado, la mayor diversidad de polen puede incrementar la diversidad de visitantes florales.

Algunas abejas colectan materiales similares a granos de polen. Roubik (1989) observó abejas de miel colectando esporas y conidias de hongos (macroconidias de *Neurospora*), harina de semillas de trigo y tubérculos de yuca. El mismo autor reportó individuos de *Trigona fulviventris* y *T. nigerrima* colectando exudados líquidos, y posiblemente esporas, del hongo *Dictyophora*. Aunque todas estas sustancias granulares tienen bajo valor nutricional, son colectadas en grandes cantidades por las abejas cuando no existe otra fuente disponible de valor superior (Roubik 1989).

Savia. Este recurso es una fuente importante de alimento para las abejas en algunas épocas del año y es posible que sea esencial para algunas especies. Lo anterior se puede concluir de la similar composición que tiene con el néctar, aunque este posee concentraciones mayores de algunos compuestos. Baker *et al.* (1978), Inouye e Inouye (1980), y Pickett y Clark (1979), compararon el néctar y la savia de la misma planta en algunas especies y encontraron que los azúcares y aminoácidos presentes están más concentrados en el néctar. Simpson y Neff (1983) afirmaron que algunos aminoácidos son removidos de la savia antes de ser secretada como néctar, y parte de la sucrosa es desdoblada en azúcares simples (fructosa y glucosa). La savia del xilema es más baja en concentración de azúcar comparada con la del floema. Zimmerman y Ziegler (1975) analizaron la savia del floema en 500 especies de árboles encontrando que el contenido de azúcar estuvo entre 1 y 30% y fue principalmente sucrosa. Proctor y Yeo (1973) y Olesen (1985) reportaron especies de *Bombus* y de *Apis* alimentándose de savia. Roubik (1989) indicó que abejas del subgénero *Trigona* comúnmente toman savia de diferentes fuentes.

La savia puede ser tomada por las abejas en forma de rocío o a través de aberturas en la planta. Abejas de miel y otras Apidae han sido observadas colectando secreciones de homópteros de la familia Coccidae (escamas), Membracidae, y áfidos (Roubik 1989). También se han reportado abejas alimentándose de secreciones de hongos patógenos (Mower y Hancock 1975, citados por Roubik 1989). Estos autores afirman que las secreciones de homópteros poseen una composición similar a la savia del floema, mientras que las de los hongos pueden ser bastante diferentes en muchos casos.

Resinas. El valor de las resinas para las abejas radica en la construcción de sus nidos. Además de la función estructural que adquieren después de endurecerse, las resinas poseen propiedades antifúngicas, antibacteriales y antivirales, derivadas principalmente de pigmentos flavonoides que forman parte de su composición (Ghisalberti 1979). Otros de sus principales componentes son mono-, di-, y sesquiterpenos, triterpenos (esteroides), y tetraterpenos (carotenoides). Algunos monoterpenos funcionan como repelentes de hormigas, lo cual sirve de protección en los nidos de algunas especies de abejas, como las necrófagas (algunas trigonas).

Las resinas son secretadas después de una herida o enfermedad, aunque este fenómeno se da en muchas plantas sin necesidad de afecciones. Su composición puede variar según el órgano de la planta. Las familias botánicas del trópico que más producen resina son la Fabaceae, particularmente las subfamilias Caesalpinioideae y Papilionoideae, y la Dipterocarpaceae (Langenheim 1969, citado por Roubik 1989), aunque la Pinaceae y Araucariaceae son muy buscadas por las abejas sin aguijón como fuente de esta sustancia, pero no son tan comunes en los trópicos. Otras familias notorias por

sus resinas, o látex (sustancia acuosa que algunas veces contiene resinas o gomas), son: Anacardiaceae, Clusiaceae (Guttiferae), Burseraceae, Styracaceae, Hamamelidaceae, Rubiaceae, Rutaceae, Moraceae, Myrsinaceae, Euphorbiaceae, Arecaceae (Palmae), Liliaceae, Apiaceae (Umbelliferae), Zygophyllaceae, Convolvulaceae, y Asteraceae (Compositae). Roubik (1983a) reportó individuos de *Melipona fuliginosa* colectando resina y semillas (embebidas en resina) de *Vismia* (Clusiaceae: Guttiferae), los cuales fueron el único material usado para hacer una gran parte de sus nidos.

Aceites (lípidos florales). Los lípidos florales se encuentran frecuentemente en forma de aceites y son secretados por estructuras llamadas elaióforos. Hasta ahora parece que las abejas son los únicos organismos que visitan estas estructuras (Vogel 1963, citado por Roubik 1989, Buchmann 1987). Otros aceites florales se encuentran rodeando los granos de polen de algunas especies, pero no en una cantidad tan notoria como en los elaióforos. Estas pequeñas glándulas pueden encontrarse en el epitelio o en tricomas. Las primeras forman pequeñas ampollas cargadas de aceites debajo de una delgada capa de cutícula que las cubre; las segundas son poco comunes y se encuentran agregados, secretan sus aceites sin la protección de una cutícula, pero generalmente están ocultos dentro de las estructuras florales (Buchmann 1987). Ambos tipos de elaióforos han sido encontrados en cálices, brácteas y anteras.

Es frecuente encontrar aceites florales en las plantas tropicales. Buchmann y Buchmann (1981, citado por Roubik 1989) y Buchmann (1987) reportaron cerca de 80 géneros y 2.300 angiospermas con elaióforos, destacándose las Malpighiaceae, Iridiaceae, Scrophulariaceae, Krameriaceae, Primulaceae, Melastomataceae, Orchidaceae, Gesneriaceae, y Solanaceae. Frankie *et al.* (1983) destacaron la gran cantidad de abejas que visitaron especies productoras de aceites de la familia Malpighiaceae.

Los lípidos florales son usados para alimentar las larvas y para la construcción de los nidos (Roubik 1989). Son colectados masivamente por abejas de la tribu Anthophorini⁴, Centridini, Exomalopsini, y Tetrapediini (Apidae: Apinae), pero también especies del subgénero *Trigona* (tribu Meliponini) han sido vistas aprovechando este recurso (Steiner 1985, Roubik 1989), al igual que abejas de la familia Melittidae (Michener 1981, Vogel y Michener 1985) y Ctenoplectridae (Ctenoplectra) (Michener y Greenberg 1980).

Fragancias. Estos compuestos volátiles producidos por las plantas son comúnmente los responsables de la llegada de las abejas y permiten a estas discriminar entre variedades de una misma especie

(Masson 1982, Pham-Delegue *et al.* 1986). Las fragancias son producidas en tejidos especiales llamados osmóforos, localizados en la superficie de las flores (Vogel 1963, citado por Roubik 1989), aunque también se han detectado en hongos asociados a madera en descomposición, y a troncos y raíces vivos (Dressler 1982). Pueden contener cientos de compuestos incluyendo terpenóides, aromáticos, compuestos aminados, e hidrocarburos. Las orquídeas tropicales han recibido mucha atención en función de la gran cantidad de fragancias florales que producen y las abejas que atraen, siendo los machos de la tribu Euglossini (Apidae: Apinae) los visitantes mas conocidos (Roubik 1989).

Dressler (1982) reportó aproximadamente 625 especies y 55 géneros de orquídeas neotropicales que no producen néctar y su polen no es consumido por abejas. Las fragancias florales son el principal atractivo de estas especies, aunque parecen ser de poca importancia para algunas de las abejas que las polinizan. Es posible que la razón por la que estas abejas visitan las flores sea la similitud entre dichas fragancias y los olores secretados por estructuras glandulares de las mismas abejas (Roubik 1989).

Ceras. La cera es producida por muchas especies de abejas a través de glándulas especializadas que varían en número y ubicación en el abdomen según la especie. Es uno de los materiales básicos para la construcción de los nidos de muchas especies. Dado el alto costo fisio-energético de la producción de esta sustancia, muchas especies lo reciclan a partir de nidos abandonados, o en ocasiones aún habitados (Roubik 1989). Los nidos de las abejas melíferas están contruidos casi en su totalidad por esta cera, y solo poseen una capa de resina en el exterior. La mayoría de los otros grupos, incluyendo parte de las abejas sin aguijón, usan una mezcla llamada cerumen, formada de cera y grandes cantidades de resina. En algunos casos, especialmente en el género *Melipona*, otros materiales como barro, tejido vegetal masticado, heces animales y humanas, e incluso productos artificiales como alquitrán, pintura, etc., son usados para la construcción de sus nidos (Sakagami 1982).

Carroña y heces. Las especies de abejas necrófagas pueden ser obligadas o facultativas. Dentro de las especies necrófagas obligadas se conocen tres del grupo *Trigona* (Roubik 1989). Breed *et al.* (1999) reportaron cuatro especies de *Trigona* visitando trampas con carne de pollo en descomposición: *T. corvina*, *T. amalthea*, *T. fulviventris*, y *Partamona peckolti*. De estas, solo *T. corvina* visitó exclusivamente las trampas con pollo descompuesto, mientras las otras especies también visitaron el otro tipo de trampa usada, que consistía de agua-miel. Sin embargo, en otras ocasiones *T. corvina* ha sido observada visitando flores (obs. pers.).

⁴ Basado en la nueva clasificación de Michener (2000). Antes tenía la categoría de familia (Anthophoridae).

La carroña es usada por las abejas como una fuente de proteína. Estas depositan enzimas digestivas sobre la carne en descomposición para luego imbibirlas de manera similar a como lo hacen con el néctar. Las abejas necrófagas son frecuentemente observadas en pequeños animales muertos, como lagartijas y ranas, pero también aprovechan un amplio rango de reptiles, anfibios, aves, peces, y animales más grandes. Estas abejas evitan animales que lleven mucho tiempo muertos o que estén infestados con larvas (Roubik 1989).

Algunas abejas también aprovechan heces animales. Roubik (1989) reporta especies de *Eulaema*, *Eufriesea* y algunos meliponinos aprovechando este tipo de sustrato para construcción de sus nidos, aunque no se descarta que sean también usados como fuente de alimentación. Además de que *T. fulviventris* parece ser una abeja muy generalista en cuanto a especies vegetales, también ha sido vista visitando heces animales en compañía de otras abejas trignonas negras (obs. pers.).

Plantas mas importantes para las abejas. Después de haber hecho una descripción de los recursos mas utilizados por las abejas en su dieta y la construcción de sus nidos, resalta el hecho de que estos principalmente son de origen vegetal. Se puede pensar que las especies vegetales importantes para las abejas representen un amplio grupo. Sin embargo, Espina y Ordetx (1983), quienes estudiaron la zona que comprende desde el Ecuador hasta incluir casi todo México, mencionaron que aunque centenares de plantas son visitadas por las abejas en busca de recursos, rara vez mas de una docena suministra el grueso de los recursos, principalmente de néctar.

Arce *et al.* (2001) realizaron una publicación sobre los árboles melíferos tropicales, y mencionan que entre las familias que aportan los mayores volúmenes de néctar se encuentran la Fabaceae (incluyendo Mimosoideae, Caesalpinioideae y Papilionoideae), Anacardiaceae, Boraginaceae, Bombacaceae, Burseraceae, Bignoniaceae, Lauraceae y Rubiaceae. Roubik (1989) coincide en algunas de estas mencionando no solo árboles. El encontró ocho familias que dominaron repetidamente la vegetación sobre la cuales se realizaron los censos de abejas: Fabaceae (Caesalpinioideae, Papilionoideae, Mimosoideae), Rubiaceae, Sterculiaceae, Boraginaceae, Lamiaceae (o Labiatae), y Asteraceae han tenido un gran número de especies visitadas por abejas, y cada una ha sido visitada por muchos géneros de abejas. Heithaus (1979a) coincide en cinco grupos de los anteriores: Caesalpinioideae, Papilionoideae, Mimosoideae, Boraginaceae, y Asteraceae. En su investigación, las abejas visitaron plantas de estas familias en una proporción mayor a su abundancia relativa dentro de la comunidad. Otras familias frecuentemente reportadas dentro de las preferidas por las abejas son: Melastomataceae, Solanaceae, Moraceae, Euphorbiaceae, Palmae, Malvaceae, Myrtaceae, Convolvulaceae, Anacardiaceae, Malpighiaceae, Bignoniaceae, Passifloraceae, y Burseraceae (Ducke

1925, citado por Roubik 1989, Camargo y Mazucato 1986, Frankie *et al.* 1983, Heithaus 1979a, Roubik 1979, 1989, Villanueva 1984). Es importante resaltar que los datos de todos estos investigadores proceden en su mayoría del neotrópico.

En otras latitudes, Sáinz y Gómez (2000) presentaron un resumen obtenido de diversas fuentes sobre las especies vegetales (silvestres y cultivadas) de mayor interés apícola en España. Éstos autores lograron hacer una lista de 265 especies, dentro de las cuales resaltan la familia Fabaceae con 11% del total de especies, Lamiaceae 8%, Asteraceae 6%, Ericaceae 5%, Cistaceae 5% (P), Rosaceae 5%, Boraginaceae 3%, Liliaceae 3%, Oleaceae 3% (P), y Caprifoliaceae 2%, representando el 51% de las especies reportadas. Como se puede observar, esta información concuerda mucho con la mencionada anteriormente por Heithaus (1979a) y Roubik (1989), aún procediendo de regiones bastante diferentes. Además es importante resaltar que la información que brindan Sáinz y Gómez (2000) sobre España esta muy enfocada sobre *Apis mellifera*, mientras que Heithaus y Roubik son mas generales, incluyendo avispa además de abejas.

Según todo lo expuesto sobre los recursos que aprovechan las abejas y la preferencia por ciertas especies vegetales, es posible concluir que el beneficio que ofrecen los sistemas cafeteros se orienta a aquellos ampliamente diversos donde se incrementa la posibilidad de reunir los diferentes recursos usados por las abejas durante todo el año.

2.3.2. Condiciones para nido

Los hábitat de nido pueden llegar a ser diversos para algunos grupos taxonómicos mientras que para otros parecen seguir un patrón estrecho. Es así como para la familia Anthoporidae⁴ sería difícil describir un hábitat típico, ya que se encuentran nidos tanto en substratos duros como en ramas de árboles, en la medula suave de tallos herbáceos, y en cavidades pre-existentes donde han habido nidos de otras abejas o escarabajos, o en los entrenudos del bambú. Como caso contrario, las familias Stenotritidae, Melittidae y la tribu Ctenoplectrini⁵ (Apidae: Apinae) han sido encontradas anidando casi exclusivamente en suelo descubierto. Las familias Apidae y Megachilidae principalmente anidan en cavidades pre-existentes en madera o árboles vivos, pero algunas de sus especies construyen nidos expuestos o celdas, o cavan huecos en nidos de termitas u hormigas.

⁵ Basado en la nueva clasificación de Michener (2000). Antes tenía la categoría de familia (Ctenoplectridae).

La mayoría de las otras familias y algunas especies de las familias ya mencionadas cavan sus nidos principalmente en el suelo. Muestran una preferencia marcada por los de textura arenosa y arcillosa, aunque según los reportes de Roubik (1989) parecen inclinarse más por los arcillosos. Estudios más específicos muestran que estas abejas buscan terrenos que combinen una superficie firme o dura con un suelo suave en los horizontes más profundos, que contenga una humedad suficiente para evitar el derrumbe de las cuevas. La profundidad puede alcanzar de unos pocos centímetros hasta 3 m (Camargo 1974; Michener 1974). Por otro lado, varias especies que anidan en el suelo prefieren superficies verticales, y muchas veces cavan sus nidos en el mismo estrato manteniendo cierta horizontalidad (Michener y Lange 1958a, b; Iwata 1976, citados por Roubik 1989).

La altura en los árboles a la que se han encontrado nidos varía aún más que la profundidad de los nidos en el suelo, llegando desde casi el nivel del suelo hasta 30 m (Roubik 1989). Las especies de abejas altamente sociales rara vez se observan anidando al nivel del suelo o en las ramas más altas de los árboles; estas parecen tener un límite normal de 30 m (Roubik 1979, 1983b). Por otro lado, algunas euglosinas anidan dentro de bromelias, debajo de hojas, o en el exocarpio de frutas (Zucchi *et al.* 1969), lo cual puede darse en las partes más altas del dosel. Otras especies, como las abejas 'allopíneas' en el paleotrópico (Michener 1971, citado por Roubik 1989), *Ceratina*, y pequeños megachílidos como *Heriades*, toleran la alta insolación y la variabilidad de temperatura en los nidos, lo que les permite anidar también en los estratos más altos (Roubik 1989).

En cuanto a las abejas sin aguijón que anidan en árboles vivos, Roubik (1989), y Hubbell y Johnson (1977) afirmaron que estas no muestran preferencia por ninguna especie de árbol. Según el primer autor, son más determinantes otros factores, como la presencia de enemigos locales y la abundancia de cavidades; los otros dos autores agregan a esta lista el diámetro de los árboles medido a la altura del pecho (DAP). Estos últimos además obtuvieron una correlación positiva entre el peso vivo de las abejas obreras de ocho especies y el DAP de los árboles donde fueron encontrados sus nidos, indicando que entre más grandes son las abejas hay una tendencia a seleccionar también árboles más grandes para anidar. De los árboles con nidos, el de menor DAP fue de 20.3 cm. Estos mismos autores en una investigación posterior (Johnson y Hubbell 1984) reportaron un DAP promedio de 62 cm para los árboles que no estuvieron ocupados por nidos de abejas sin aguijón, y de 95 cm para los árboles con nidos, aunque algunas especies superaron esta cifra (115 cm para abejas 'scout', 169 cm para *Trigona fulviventris*). Estas cifras se deben comparar con el DAP promedio de todos los árboles muestreados que fue de 43 cm.

El número de cavidades está asociado al tipo de crecimiento y morfología de algunas especies de árboles, lo cual se opone a la afirmación hecha por Roubik (1989), y Hubbell y Johnson (1977) sobre la no preferencia por algunas especies de árboles. Algunos autores soportan esto, mencionando ciertas preferencias. Moreno y Cardozo (1997) encontraron varias especies de abejas sin aguijón que seleccionaron repetidamente árboles de *Samanea saman*⁶ para anidar. De las once especies de árboles encontradas en este estudio, esta fue la única que tuvo en algunos casos más de una colonia por árbol, además de ser preferida por un mayor número de especies de abejas (6), sobresaliendo *Melipona compressipes*, *Scaptotrigona sp.*, *Nannotrigona sp.*, y *Trigona sp.* De la misma forma, Kerr (1984b, citado por Roubik 1989) encontró que de más de 200 especies de árboles en un sitio de Mato Grosso, Brasil, solo 12 fueron usadas por abejas sin aguijón para anidar. Se debe tener en cuenta que al aumentar la diversidad arbórea tiende a hacerlo también la diversidad de condiciones para nido. Hubbell y Johnson (1977), ajustaron un modelo lineal que parece describir bien esta tendencia, mostrando como la densidad de nidos de una determinada especie de abeja aumenta con el número de especies de árboles.

Con pocas excepciones, las abejas sin aguijón se encuentran únicamente en árboles vivos. La explicación es que estas abejas no colonizan sitios nuevos fácilmente y tienen un comportamiento reproductivo complicado. Los árboles muertos (o residuos de madera) son invadidos por termitas y se descomponen en unos pocos años. En este proceso, las termitas acaban con los nidos de las abejas. Sin embargo, algunas meliponas como *Frieseomelitta*, *Duckeola*, y *Trichotrigona* han sido reportadas por Camargo y Moure (1983, citados por Roubik 1989) ubicando colonias relativamente pequeñas en árboles muertos. Roubik (1989) afirmó haber visto también estos casos en regiones periódicamente inundadas del Amazonas, pero los árboles donde se encontraron los nidos, tales como *Dipteryx*, *Tabebuia*, y *Coumarouna*, poseen una madera muy dura que ayuda a que estos permanezcan en pie varios años después de muertos, y merma la acción de las termitas y otros organismos detritívoros y descomponedores.

Recopilando todo lo expuesto acerca de los sitios de nido, se puede concluir que los sistemas agroforestales con café pueden contribuir a brindar hábitats para nido. Sin embargo, se debe tener en cuenta que las mayores ventajas las presentarían los sistemas con mayor diversidad de árboles y mayores diámetros. Algunas especies de abejas poco sociales pueden cavar sus nidos en ramas delgadas, beneficiándose de árboles pequeños y de los residuos de podas en el suelo (Roubik, comun.

⁶ Antes *Pithecellobium saman*. Este género fue dividido en varios dado que era demasiado amplio, abarcando desde árboles muy altos hasta bejucos con y sin espinas. Como resultado, además del género *Samanea*, surgieron también

personal ⁷), como se observó en una de las fincas donde se desarrollo el presente trabajo, donde se vieron abejas del género *Megachile* ocupando residuos de poda de *Erythrina fusca* de aproximadamente 10 cm de diámetro. También pueden beneficiarse aquellas especies que anidan en el suelo, ya que los sistemas agroforestales tienden a presentar mayores irregularidades en la superficie del suelo y en las condiciones de humedad, lo cual brinda mayor diversidad de microhábitats donde pueden cavar sus nidos mas fácilmente (p.e. mayor contenido de materia orgánica y humedad puede facilitar el proceso de excavar).

2.3.3. Movilidad y rango de vuelo

Las abejas son un grupo de insectos muy diverso con diferentes patrones de movilidad, aunque en general se mueven alrededor de su nido. Por ejemplo, Mabberley (1992) reportó que abejas generalistas comúnmente realizan viajes cortos; en algunas como las Trigonas se han registrado hasta 141 viajes al día cerca a su colmena, lo cual es bastante parecido a lo que se observa en la abeja de miel (*A. mellifera*), la cual llega a hacer 150 viajes. Otras veces, cuando frecuentan varias veces un sitio con buenas provisiones de alimento, memorizan su ubicación y pueden viajar hasta 1 km llevando a otros individuos al sitio. Roubik y Aluja (1983) en un ensayo con *Cephalotrigona capitata* y *Melipona fasciata*, estimaron un rango máximo de vuelo de 1.7 y 2.4 km, respectivamente. Por otro lado, Roubik (1992) afirmó que la abeja africana (*A. mellifera scutellata*) puede lograr un rango de vuelo de 10 km en bosque, y Mabberley (1992) mostró cifras mas altas de especies de *Eulaema* y *Xylocopa* que han sido registradas volando hasta 50 km en busca de plantas anteriormente visitadas, pero es importante anotar que en este caso, al igual que en el de Roubik y Aluja (1983) con *C. capitata* y *M. fasciata*, los resultados se basan en pruebas forzadas que pueden no representar el comportamiento mas natural de estos individuos. Sin embargo, en función de la relación positiva que parece existir entre rango de vuelo y tamaño corporal, es posible que la información presentada sobre *Eulaema* y *Xylocopa* refleje una mayor capacidad de vuelo de estos géneros de abejas comparados con otros, ya que son unos de los de mayor tamaño corporal entre las abejas.

Amaral (1972), monitoreando el comportamiento natural de colonias de *A. mellifera* colocadas en el centro de un cafetal, afirmó que sus individuos fueron especialmente abundantes dentro de un radio de 25 m de las colonias y continuaron siendo numerosos hasta 50 m, pero redujeron su abundancia a los 100 m. Heard (1999) afirmó que para abejas sin aguijón el rango de vuelo está frecuentemente

Abarema, *Balizia*, *Chloroleucon*, *Cojoba*, *Zygia*, etc, persistiendo *Pithecellobium* solo para bejucos y árboles pequeños con espinas (Jiménez y Poveda 1996).

entre 100-400 m, pero siempre se observan mas individuos cerca al nido, siempre y cuando estas áreas brinden suficiente alimento.

Visscher y Seeley (1982) demostraron un patrón adicional en la distribución de *A. mellifera scutellata*. Además de presentar su mayor abundancia en un radio de 2 km alrededor del nido (mostró un rango de vuelo de 10 km), estas abejas realizaron un sondeo general de esta área y mediante comunicación entre sus individuos, seleccionan las zonas que ofrecieron mejores recursos, concentrando su actividad en pocos parches; estos autores encontraron un promedio diario de 9.7 parches, donde los individuos presentaron el 90% de su actividad de pecoreo.

Se puede pensar que la gran movilidad de estos insectos hace difícil vincular las características de un sitio (uso de la tierra, sistemas de cultivo) con la abundancia de abejas, ya que estas pueden volar fácilmente de un lugar a otro. No obstante, este factor ofrece una ventaja, ya que se puede contar con la presencia de individuos de diferentes procedencias que estén siendo atraídos por alguno de los componentes del sistema, sea en busca de alimento o de un nuevo refugio. El punto donde se pretende hacer énfasis en esta investigación es en la capacidad que tienen determinados ecosistemas cafeteros (en función de la diversidad vegetal que albergan) para crear condiciones y ser en sí mismos atractivos de una mayor riqueza y abundancia de abejas. La presencia de árboles y otras especies vegetales en los cafetales no solo puede aumentar las fuentes de alimento sino también los hábitats para construir sus nidos (Aguilar 1999, Morero y Cardozo 1996, Parra 1996), por lo que es importante determinar cuáles son las características de la vegetación que pueden contribuir en este sentido.

2.3.4. Paisaje circundante

Las abejas seleccionan su hábitat en función de los recursos de alimento y vivienda que este les ofrezca. Los principales recursos que estos insectos buscan para su alimentación y construcción de nidos son savia, resinas, néctar, polen, ceras y agua (Roubik 1989). Ciertas especies de plantas ofrecen mejores características para la construcción y ubicación de sus nidos (Moreno y Cardozo 1996). El desarrollo de campos agrícolas, áreas de pastoreo, y la fragmentación de bosques primarios o secundarios reducen la disponibilidad de vegetación nativa que sirve de alimento, sitio de pecoreo y vivienda de muchas especies de abejas (Kearns e Inouye 1997). Estos autores mencionaron la alta correlación que se encontró en algunas zonas de Inglaterra y Polonia, entre bajas densidades de

⁷ Roubik, D. 2000. Hábitats de nido usados por las abejas. Rangos de vuelo (entrevista). Panamá. Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI).

abejorros y áreas donde se desarrolla agricultura intensiva, al igual que entre el número de abejorros y la cercanía a bosques, praderas y zonas de pastoreo. Además mencionaron un estudio de Jansen *et al.* (1982) sobre fragmentación de bosques en una reserva natural de Costa Rica, donde hallaron diferencias en la diversidad de especies de Euglosinas en diferentes hábitats dentro de la reserva. En otro estudio sobre áreas fragmentadas mencionado por Kearns e Inouye (1997) se encontró que la tasa de visitación de insectos a las flores en un área continua fue aproximadamente tres veces mayor que la registrada en flores en hábitats fragmentados.

En la dinámica de poblaciones en fragmentos, la forma que estos tengan es un factor importante (conjugado con el tamaño); entre mas redondos tendrán menor perímetro y la distancia del centro al borde mas cercano será mayor. Esto favorece las condiciones para mantener mayor biodiversidad, ya que habrá una mayor proporción de área libre de las condiciones de borde (Galindo-Leal 1997). Aunque esta teoría hace referencia al área circundante, bien se puede aplicar al área propia de estudio, pudiéndose obtener consideraciones importantes sobre su tamaño y forma. Por ejemplo, Roubik (1995) mencionó que se puede asumir como regla general que cualquier cultivo que requiera polinización por insectos, producirá menos si es plantado en terrenos mas anchos de 50 o 100 m, incluso si el terreno está cerca a zonas con abundantes polinizadores, debido a que estos polinizadores tienden a concentrarse en los bordes (las zonas internas requieren de mayor esfuerzo de desplazamiento), y mas si la oferta floral tiende a ser sincrónica.

2.4. Polinización: un servicio prestado por las abejas

La diversidad de fauna, así como la disponibilidad de hábitats naturales necesarios para su desarrollo, afecta la productividad global de alimentos. Los servicios de polinización prestados por la fauna salvaje o manejada requiere hábitats de ramoneo y vivienda (Nabhan y Buchmann 1997). Las angiospermas comprenden aproximadamente 250.000 especies (Heywood 1993), y la mayoría de estas, posiblemente más del 90% (Buchmann y Nabhan 1996), son polinizadas por animales, principalmente por insectos. Estos autores afirmaron que, de los 103-108 especies vegetales cultivadas que suplen el 90% del consumo per cápita de alimentos de 146 países (Prescott-Allen y Prescott-Allen 1990), 71 especies son polinizadas por varios géneros de abejas. Roubik (1995) afirmó que aproximadamente la mitad de los animales que polinizan las plantas tropicales son abejas y mencionó que otros polinizadores importantes pertenecen a los órdenes Diptera, Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Thysanoptera y a otros taxa como las aves y mamíferos (principalmente murciélagos, marsupiales y roedores).

El polinizador más reconocido del café es *A. mellifera* y en segundo lugar están las abejas sin aguijón (Apidae: Meliponinae), que pertenecen también a las abejas sociales (Aguilar 1999, Free 1993, Roubik 1989). Entre estas, las más grandes como *A. mellifera* y *Melipona quadrifasciata*, son más eficientes en la polinización de las flores del cafeto (Nogueira-Neto *et al* 1959). Todas las abejas pueden ejecutar la polinización; sin embargo las abejas sociales resaltan por su eficiente sistema de comunicación y el gran número de individuos por colonia (Parra 1996).

Según Kelmore y Krell (sin pub., citado por Biesmeijer 1999), la polinización a nivel mundial tiene un valor anual cercano a 50.000 millones de dólares. Southwick y Southwick (sin pub., citados por Nabhan y Buchmann 1997) trabajaron con 62 especies cultivadas en Estados Unidos y estimaron pérdidas anuales para los consumidores hasta de 8.3 billones de dólares por año al reemplazar las abejas melíferas manejadas por polinizadores no nativos. El modelo de los hermanos Southwick incluyó la variación de los costos originada en los cambios de rendimiento de los cultivos. Al permitir la acción de polinizadores nativos e introducidos, intentando reemplazar la abeja melífera, las pérdidas podrían reducirse a 1.6 billones de dólares por año. Así, los Southwick estimaron que los polinizadores diferentes a la abeja melífera tienen un valor potencial máximo de 6.7 billones de dólares al año en la economía agrícola de Estados Unidos. Esto puede ser un indicio del nivel de coevolución que han alcanzado algunos insectos y plantas.

Refiriéndose específicamente a café, Kelmore y Krell (sin pub., citados por Biesmeijer 1999) calcularon que el servicio de polinización podría valorarse en 2.500 millones de dólares a nivel mundial, al verse reducido el rendimiento en un 50% sin la presencia de abejas. Este valor puede estar sobre-estimado si se tiene en cuenta que la mayoría de autores no reportan variaciones de rendimiento tan altas. Roubik (2000) obtuvo un incremento de producción del 17% en *C. arabica* para las variedades Caturra y Catimor (mayor respuesta de Caturra), similar a lo obtenido por Badilla y Ramírez (1991) (16%) con la variedad Catuai rojo. En ambos casos el principal polinizador fue la abeja africana de miel (*A. mellifera scutellata*).

El efecto de las abejas en los rendimientos de café se ha reportado desde hace varias décadas. Amaral (1952) mostró resultados donde arbustos de café expuestos a la libre visita de insectos produjeron 39% más granos que arbustos enjaulados. Sein (1959) encontró que la retención de frutos (proporción de flores que se desarrolla hasta frutos maduros) en arbustos enjaulados y no enjaulados fue del 60% y 70%, respectivamente. Es importante anotar que en los arbustos cubiertos hubo presencia de otros insectos incluyendo hormigas y moscas, atribuyendo mayor responsabilidad a las abejas en el incremento de granos. Raw y Free (1977) incluyeron un tercer tratamiento: arbustos

cubiertos con abejas adentro. La retención de frutos fue mayor en un 33% en arbustos descubiertos y 45% en arbustos cubiertos con abejas, respecto a los arbustos cubiertos sin abejas. Adicionalmente, afirmaron que los beneficios en rendimiento provinieron también de un mayor peso de los frutos.

2.5. ¿Podría la polinización cruzada en café aumentar el rendimiento?

Se considera que *C. arabica* es una especie principalmente autógama (Orozco 1990, Wrigley 1988). La proporción de polinización cruzada en *C. arabica* se determinó por primera vez por Taschdjian (1932) mediante el uso de un marcador genético, estimando entre un 39-93% de polinización natural cruzada. En las plantas autógamas facultativas como *C. arabica* (predominantemente autógamas, pero pueden tener polinización cruzada), generalmente la fecundación cruzada se da porque llegan al estigma granos de polen con gran vigor de otras plantas que logran desarrollar su tubo polínico en menor tiempo que el polen de la misma flor (Casper y Niesenbaum 1993, Namai y Ohsawa 1986, Wrigley 1988). Esto quiere decir que en ausencia de una gran proporción de granos de polen extranjero, la flor tiene mayor posibilidad de ser fecundada por polen propio. En *C. arabica* esto puede suceder antes de la antesis. Cabrera (1962) determinó que alrededor de un 9% de la autopolinización en café arábigo se da bajo esta situación.

De acuerdo a lo anterior, los incrementos de producción en café polinizado por abejas no se explican con el aumento del número de flores polinizadas. Los beneficios se obtienen de un mayor vigor de los frutos originados de la polinización cruzada (vigor de hibridización), que se manifiesta en dos formas: la primera y la más reportada es una menor caída de frutos (aborción) durante su período de desarrollo, logrando que un mayor número de estos llegue hasta la maduración, y la segunda es un mayor tamaño del fruto (Badilla y Ramírez 1991, Raw y Free 1977, Roubik 2000). Casper y Niesenbaum (1993) y Namai y Ohsawa (1986) profundizaron más al tratar el tema de la competencia gametofítica (competencia entre granos de polen de diversas procedencias), la cual se ve incrementada cuando las cargas de polen que llegan al estigma son mayores. Estos autores afirmaron que los granos de polen que logran construir su tubo polínico de manera más rápida y logran fecundar el óvulo, demuestran un vigor superior, el cual generalmente se ve reflejado en los individuos procedentes de estas semillas. Casper y Niesenbaum (1993) afirmaron que el alto vigor de los granos de polen puede incrementar la selectividad en la aborción de frutos y que esta selectividad puede ser mayor en épocas en que los recursos son limitados.

Raw y Free (1977) ofrecieron otra explicación del incremento de la producción del café sin tomar en cuenta el peso de los granos. Ellos sugirieron que *C. arabica* puede ser amficárpica (planta donde

algunas flores deben ser fecundadas por polinización cruzada mientras que las otras pueden ser autofecundadas). Como resultado, algunos frutos pueden ser producidos en ausencia de polinizadores pero el resto necesitan de estos o de otro agente como el viento, aunque Roubik (2000) encontró que el papel del viento en la polinización cruzada fue insignificante. Esto explica la desventaja de sistemas con bajas poblaciones de polinizadores. Independiente de cual de las dos explicaciones anteriores pueda ser acertada, la sugerencia de Purseglove (1968) podría generar beneficios: intercalar diferentes clones de café a intervalos frecuentes, especialmente cuando la polinización de insectos es baja, promoviendo así el cuajamiento o retención de frutos.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

El trabajo se dividió en dos partes: 1) el estudio de la diversidad y abundancia de himenópteros, y 2) el estudio del efecto de la polinización cruzada sobre la producción del café.

3.1. Diversidad de himenópteros (DH)

Descripción: Se evaluó la diversidad de himenópteros mayores a 2 mm (los más pequeños son difíciles de observar) usando diferentes técnicas (red, aspirador, atrayentes químicos) y sistemas de muestreo (transectos, plantas individuales, parcelas) para luego realizar un análisis descriptivo de estos resultados en función de las características de vegetación de las fincas donde se trabajó. Cada finca/hábitat fue considerada como un estudio de caso.

La DH se estudió en dos épocas:

- *DH en la floración del café.* En esta fase se estudió la riqueza y abundancia de himenópteros que visitan las flores de café abiertas, por lo que el estudio estuvo restringido a un corto pero intenso periodo de muestreo correspondiente a la floración del café del año 2000. Las cuatro fincas donde se trabajó se ubicaron en diferentes zonas cafeteras de Costa Rica. La DH se relacionó con la riqueza de bosque a nivel de la zona (hasta 1.2 km de radio alrededor de las fincas) y con las características de la vegetación a nivel de finca. Los resultados obtenidos en esta fase brindaron un conocimiento específico sobre las especies dominantes de abejas y avispas en la polinización del café.
- *DH en épocas sin flores de café.* Para esta fase se registraron todos los himenópteros (abejas y avispas) que se observaron en los sistemas evaluados sin tener en cuenta el tipo de hospedero en el cual se encontraron (agosto-enero). Contrario a la fase anterior, todos los sistemas evaluados se

ubicaron en una misma zona, incluyendo un bosque ripario seleccionado como testigo (sistema natural con alta diversidad de plantas).

3.1.1. Diversidad de himenópteros en flores de café en sistemas con diferente diversidad vegetal

3.1.1.1. Sitios de investigación

El trabajo se realizó durante el año 2000 en tres fincas en el Valle Central (“San José”, “San Pedro”, “Palmares”) y una en la Península de Nicoya (“Huacas”), todas en Costa Rica. Sus características principales se resumen en el Anexo 1A. La floración del café en estas zonas se concentra normalmente en un pico originado por la marcada distribución estacional de las lluvias. La selección y el número definitivo de las fincas, así como el orden de trabajo fueron determinados por la secuencia de las primeras lluvias (que estimularon la floración a los 8-9 días siguientes). La finca San Pedro correspondió a un cafetal a pleno sol y las otras tres a cafetales con sombra diferentes en la diversidad de especies y arreglo estructural. Sus características se resumen en el Anexo 1A y se describen en el capítulo de resultados.

Inicialmente se había planteado trabajar en una pareja de fincas (una a pleno sol y otra con sombra) en cada zona, pero la dinámica de la floración fue muy homogénea dentro de cada zona, y solo fue posible trabajar en una finca por zona, debido al trabajo que demandó cada una en los días de floración

3.1.1.2. Variables medidas y diseño de muestreo

Se tomaron dos tipos de variables: las variables de la unidad muestral, y las variables de finca medidas a escala general para caracterizar cada sistema de cultivo (finca) evaluado.

Variables de unidad muestral

Se usaron dos tipos de unidad muestral: plantas individuales de café y transectos. Inicialmente se había planteado usar solo plantas individuales de café, pero después del primer muestreo en la primera finca evaluada (San José) se decidió trabajar con transectos. Estos representan una unidad muestral de mayor tamaño y evitaron la alta frecuencia de ceros (ausencia de registros) que se estaba obteniendo sobre plantas individuales, aún cuando la abundancia de himenópteros era notoria.

Los transectos fueron escogidos de manera que todas las plantas de café presentaron condiciones similares de sombra y densidad de floración. Roubik (2000), trabajando también en café, encontró una relación positiva entre estas dos variables y la abundancia de algunas especies de abejas. La homogeneidad de estas variables permitió establecer transectos hasta de 90 m, pero en algunos casos la desuniformidad de dichas condiciones hizo necesario aceptar transectos de 20 m. Su orientación siguió la de los surcos de café por motivos logísticos: si se cruza de un surco a otro el movimiento de las ramas ahuyenta los insectos visitantes y el tiempo de recorrido se hace mayor.

Las variables evaluadas en cada unidad muestral – plantas y transectos – fueron:

- *Número de himenópteros visitando flores de café.* El número de himenópteros se evaluó mediante captura y avistamientos (observación directa en cada unidad muestral). Con el método de plantas individuales se observaba alrededor de toda la planta, tomando solo el tiempo necesario para registrar/capturar el número de himenópteros de cada morfoespecie⁸ que estuvieran visitando las flores de café en ese instante (Roubik 2000). Para el método por transectos se recorría este a un paso constante y no muy rápido realizando los registros de himenópteros en flores de café. Para ambos casos esta variable no permite establecer la población absoluta de individuos, pero sí brinda una estimación de la densidad relativa, lo cual es suficiente para cumplir con los objetivos planteados. Según Galindo-Leal (1997) y Odum (1972), en muchos casos basta comparar las poblaciones en diferentes hábitats o tiempos en densidades relativas (índices de abundancia relativa).

Se hicieron capturas con red de cada morfoespecie. Para las que existía mayor riesgo de registrar más de una especie taxonómica dentro de una morfoespecie, el número de capturas fue mayor. De esta manera se pudo estimar la abundancia relativa de cada una de las especies taxonómicas registradas en la misma morfoespecie. Esta fue una situación muy común para las abejas trignonas negras, para las cuales las diferencias entre especies son difíciles de ver sin un análisis detallado.

Los muestreos se distribuyeron durante la mayor parte del día. Después de tres premuestreos, realizados para ajustar la metodología, se decidió empezar las evaluaciones a las 7:00 am y terminarlas a las 3:00 pm, ya que la máxima abundancia y diversidad de himenópteros se alcanzó entre las 8:30 am y las 11:30 am, hora después de la cual disminuyó hasta volverse escasa hacia las 3:00 pm sin observarse posteriores incrementos. Por otro lado, Badilla y Ramírez (1991), Biesmeijer *et al.* 1994, Bruijin y Sommeijer 1997, y Roubik (1989) reportaron que la mayor actividad de pecoreo de muchas especies de abejas, principalmente *A. mellifera*, se

⁸ El criterio de morfoespecie no es taxonómico. Se basa en características fácilmente detectables y visibles que permiten separar y clasificar los especímenes, como tamaño, forma o color corporal (o de alguno de sus órganos). Más detalles se pueden ver en Oliver y Beattie (1995).

concentra en las primeras y últimas horas del día con un pico intermedio alrededor del medio día, que típicamente es de menor importancia para *A. mellifera* (Badilla y Ramírez 1991). El horario de muestreo descrito se ejecutó durante los tres primeros días de floración, basándose en las observaciones de Roubik (1989) y Wrigley (1988), quienes afirmaron que el período de floración más intenso del café ocurre en este período, después del cual las flores empiezan a tornarse café, signo de marchitez.

La identificación taxonómica de las morfoespecies de abejas se hizo con ayuda de las claves de Michener *et al.* (1994) y la de Roubik (1992b), con la colaboración de investigadores expertos como David W. Roubik, entomólogo especialista en abejas del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI), Panamá, y Alberto Ortiz Mora, entomólogo del CINAT-PRAM⁹. La clasificación de las especies en tribus, subfamilias y familias fue actualizada según la nueva clasificación de Michener (2000). Las avispas fueron separadas en morfoespecies e identificadas posteriormente a nivel de familia por Ronald Zuñiga, entomólogo del INBio¹⁰, Costa Rica.

- *Cobertura de árboles.* Esta variable sirve como indicador de la cantidad de sombra. Se determinó por estimación visual para cada planta y transecto como el porcentaje de cielo (hemisferio) cubierto por el follaje de los árboles de sombra. La estimación visual, además de ser rápida, permite integrar mentalmente en una sola cifra la situación general de unidades muestrales relativamente grandes (muchos de los transectos), evitando el error inherente al submuestreo, en el cual se incurre al usar instrumentos de medición (Florez *et al.* 1999). Por otro lado, el carácter subjetivo de esta metodología hace necesario tener una práctica previa que garantice mayor certeza en los datos obtenidos.
- *Densidad de flores de café.* Se estimó visualmente en una escala de 1 a 5, siendo 1 la densidad mínima de flores y 5 la densidad máxima. Para establecer estas categorías se recorrió el cafetal para observar el rango de situaciones existente y después se establecieron tipologías visuales para cada categoría (1-5) que se conservaron en todas las fincas. Se evaluó durante cada muestreo de himenópteros, tratando de ajustar las cifras solo a las flores que permanecían vivas, con el objetivo de dar una idea de la atraktividad floral que tenía cada sitio de muestreo para las himenópteros e intentar analizar que tanto peso tiene esta variable en las abundancias registradas en cada sitio.

⁹ CINAT: Centro de Investigaciones Apícolas Tropicales. Este centro pertenece a la Universidad Nacional, Costa Rica (UNA). PRAM: Programa Regional de Apicultura y Meliponicultura. Este programa funciona por un convenio entre el CINAT y la Universidad de Utrecht, Holanda.

¹⁰ INBio: Instituto Nacional de Biodiversidad. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.

Variables de finca

Cada cafetal fue descrito una sola vez durante el desarrollo del estudio por las siguientes variables:

- *Manejo del café.* Estas variables se obtuvieron por entrevistas con los agricultores propietarios. La densidad de siembra y el tipo de poda se confirmó en el campo.
 - *Densidad de siembra del café*
 - *Edad*
 - *Tipo de poda*
 - *Uso de pesticidas*
- *Sombra.* Para evaluar las variables relacionadas con el dosel de sombra, se tomó como base el procedimiento usado por Llanderal y Somarriba (1999) para describir diferentes tipos de cafetales en Costa Rica, mediante el cual se selecciona una sola parcela de 50 X 20 m ubicada en un sitio que se considere representativo de las condiciones de cada finca. Por la dificultad de caracterizar algunas fincas con una sola parcela, debido a la notoria división de algunas de estas en lotes con dominancia de diferente especies de árboles, se decidió instalar dos parcelas del tamaño mencionado (2000 m² en total por finca). Las variables evaluadas fueron:
 - *Número de árboles por especie.*
 - *Diámetro a la altura del pecho (DAP) de cada árbol.*
 - *Porcentaje de cobertura (indicador de cantidad de sombra).* Se evaluó visualmente (igual que las unidades muestrales) en veinte puntos distribuidos al azar en las parcelas de evaluación.
- *Malezas.* Se tomaron como malezas todas aquellas plantas herbáceas y arbustivas diferentes al café y a las especies de sombra sembradas y permitidas por el agricultor; esta comunidad se evaluó según:
 - *No. plantas por especie.* Se evaluó basándose en la metodología descrita por Olang (1985), y mas detalladamente por Guharay *et al.* (2000), la cual plantea un número total de observaciones que puede variar entre 200 a 300 según el tamaño de la finca. Para lograr esto, se recorrió una de cada 5 o 15 calles del cafetal (variación según el área), y cada 5-10 pasos se hizo una parada y se registró la especie de maleza que estaba justo en la punta del zapato, al igual que si había alguna enredadera en el cafeto a la izquierda del punto.
 - *Porcentaje de cobertura.* Aunque Guharay *et al.* (2000) recomendaron estimar esta variable a partir del número de puntos donde no se encuentran malezas (hojarasca o suelo), se consideró más adecuado hacer una estimación visual usando un marco rectangular de 0.25 x 1.00 m (0.25 m²). Esta medición se realizó en la mitad de los puntos usados para el conteo de punta de zapato (155-170 puntos).
- *Paisaje*
 - *Ubicación por zona de vida (Holdridge 1978)*

- *Fisiografía*. Consistió en una descripción breve del relieve de la finca.
- *Densidad de bosque circundante al cafetal*. Con esta variable se caracterizó el paisaje donde se ubicó cada finca. Se expresó como metros cuadrados de bosque remanente por hectarea de área analizada. Para su análisis se trabajó con fotografías aéreas del año 1998. Las fotografías fueron ortorectificadas por el personal del laboratorio de Sistemas de Información Geográfica (SIG) del CATIE, con base en modelos de elevación a escala 1:25000, usando el software PCI Geomatics. Sobre ellas se realizó un análisis de la cantidad de bosque circundante a cada finca hasta una distancia de 1200 m, usando el software Arc View. Este límite fue establecido por sugerencia personal del Dr. Roubik⁷, quien recomendó analizar un radio mínimo de 1000 m. La idea de este análisis se fundamenta en las posibles diferencias de la riqueza de bosque entre las zonas de trabajo – característica importante del paisaje – que puede tener un peso fuerte sobre la fauna que se observa dentro de cada finca.

Las especies de árboles y malezas desconocidas fueron clasificadas inicialmente en morfoespecies, asignándoles un nombre descriptivo a cada una y acompañandola con una muestra vegetal. Posteriormente, las muestras fueron identificadas por Luis J. Poveda Alvarez y Pablo E. Sánchez-Vindas, especialistas de la Universidad Nacional de Costa Rica (UNA).

3.1.1.3. Análisis de datos

Cada finca fue analizada como un estudio de caso diferente debido a la imposibilidad que se presentó de establecer repeticiones de los sistemas de cultivo seleccionados, que fueron bastante diferentes entre sí. Por tanto, las pruebas estadísticas (basadas en pseudorepeticiones: muestreos en el tiempo) entre las diferentes fincas no pretenden inferir los resultados a agroecosistemas diferentes donde se trabajó.

Para caracterizar la diversidad vegetal de las fincas, se elaboraron curvas de rango-abundancia para los árboles y malezas en cada cafetal. Como complemento, se estimaron los índices de diversidad de α de Fisher (α) y de Simpson (D) (Magurran 1989).

Para cuantificar la similaridad vegetal entre los cafetales se calculó el índice de Sorenson modificado por Bray y Curtis (S_{SBC}) (1957), y el índice de Morisita-Horn modificado por Wolda (S_{MHW}) (1983), ambos citados por Magurran (1989). Estos dos índices evalúan la similitud entre dos muestras en función de la riqueza y abundancia de sus especies comunes; sin embargo, este análisis también se realizó a nivel de familias botánicas. Adicionalmente se estimó el porcentaje de especies/familias en

común para cada pareja de fincas, que equivale al índice de similitud de Jaccard; sin embargo se dejó como “porcentaje de especies/familias en común” para su mejor comprensión.

Las especies de himenópteros se ubicaron en seis grupos. El nivel categórico que se estableció para la creación de dichos grupos inicialmente fue familia, pero se trabajó también a niveles menores, especie en el caso de *Apis mellifera* y tribu en el caso de Meliponini¹¹ (ambas categorías pertenecientes a la familia Apidae), por considerar que estos grupos tienen importancias particulares: ambos se han reportado como los principales visitantes florales del café, pero generalmente la abundancia de *A. mellifera* es mucho más notoria que la de cualquier especie de Meliponini (Aguilar 1999, Badilla y Ramirez 1991, Free 1993, Roubik 1989). De acuerdo a esto, los grupos taxonómicos considerados fueron *A. mellifera* (nombrado de aquí en adelante como Apis), tribu Meliponini, familia Halictidae, familia Megachilidae, Otros Apidae (no incluye *A. mellifera* ni Meliponini), y Avispas. Este último no se dividió en categorías menores por no ser de interés primario en esta investigación.

Para analizar los datos de himenópteros se realizó el mismo procedimiento descrito para las plantas, con el cual se obtuvieron índices de diversidad y similitud estimados a partir de especies. Adicionalmente, a partir de los grupos taxonómicos en la población de himenópteros, se realizaron ANOVA's y pruebas de Duncan para evaluar las diferencias entre fincas. Se dió mayor énfasis al análisis por grupos taxonómicos debido al carácter ecológico y funcional que representa. En los casos que los datos no mostraron una distribución normal, se realizaron transformaciones (raíz cuadrada o logaritmo natural).

Las diferencias entre la DH de las cuatro fincas fue analizada descriptivamente en función de las características de vegetación de cada una, relacionando esta información con el comportamiento ecológico de los grupos taxonómicos.

Para conocer el peso que ejerce la densidad de flores sobre la atractividad de las abejas, se realizó un análisis de regresión entre estas dos variables usando los valores promedios de visitación de himenópteros estimados para cada nivel de densidad de flores.

¹¹ Las abejas sin aguijón se agrupan en la tribu Meliponini (familia Apidae, subfamilia Apinae) según la nueva clasificación de Michener (2000). Anteriormente, la taxonomía las ubicaba en la subfamilia Meliponinae (familia Apidae), bajo la cual ya existía la tribu Meliponini, pero con menos géneros y especies.

Se evaluó también el efecto de la sombra en cada sitio de muestreo realizando un análisis de regresión con las abundancias de cada grupo de abejas.

Influencia de la vegetación natural sobre la diversidad de himenópteros

El diseño de muestreo de himenópteros que se implementó en la finca a pleno sol (San Pedro) permitió establecer un experimento individual para analizar la influencia de la cercanía de las áreas boscosas sobre la distribución de los himenópteros en la finca. Esta tiene como uno de sus linderos un río protegido por una franja de bosque con un ancho promedio de 52 m. Los sitios de muestreo de himenópteros en esta finca fueron establecidos de manera que conformaron tres transectos, paralelos al bosque ripario y a tres distancias diferentes de este: 20, 180 (mitad del cafetal) y 350 m (otro borde del cafetal; colinda con carretera de tierra con árboles aislados, otro cafetal y algunas casas). Para evaluar esta parte del trabajo, se realizó un ANOVA junto con una prueba de Duncan para comparar la información de cada una de las tres distancias del bosque ripario. Los diferentes muestreos en el tiempo fueron tomados como repeticiones. Los grupos analizados fueron Apis, Meliponini y Avispas; con esto se excluyeron solo dos individuos pertenecientes al grupo de abejas grandes, registrados en los transectos de los extremos.

3.1.2. Diversidad de himenópteros en épocas sin flores del café

3.1.2.1. Sitios de investigación

Esta fase se realizó en San Pedro de Barva, Heredia, Costa Rica. Se trabajó en cuatro sitios separados uno de otro a una distancia no mayor a 1 km: un cafetal a pleno sol (el mismo de la fase anterior), dos cafetales con diferente nivel de diversidad de sombra, y un bosque ripario de aproximadamente 52 m de ancho promedio, el cual se mencionó en la fase anterior. Para referirse a estos cuatro hábitats se usarán los siguientes nombres:

- SOL : cafetal a pleno sol
- SBM : cafetal con Sombra y Baja cobertura de Malezas (cobertura y diversidad arbórea mayores al otro cafetal con sombra)
- SAM : cafetal con Sombra y Alta cobertura de Malezas (cobertura y diversidad arbórea menores al otro cafetal con sombra)
- BR : Bosque Ripario

El porcentaje de cobertura de malezas no fue un criterio de selección de hábitats, pero debido a sus condiciones particulares en los cafetales con sombra, se aprovechó para nombrarlos. Las características de los sitios se resumen en el Anexo 1B.

3.1.2.2. Variables medidas y diseño de muestreo

En esta fase no se distinguió entre variables de unidad experimental y variables de finca, debido a que la unidad experimental en este caso correspondió a un área central de cada finca. Sin embargo, las variables evaluadas incluyen la mayoría de las usadas en fase anterior.

- *Número de himenópteros*. El método de registro de datos fue el mismo que en la fase anterior (capturas y avistamientos), pero en esta fase se tuvieron en cuenta los individuos observados sobre cualquier componente del sistema. La unidad muestral en cada hábitat fue un área central de 1 ha. En esta se realizaron recorridos a un paso constante y lento, necesario para poder obtener registros de especies de abejas de bajo tamaño, movimiento lento y poco perceptibles. Se registró el tiempo total de muestreo por día. De esta forma los datos obtenidos se reportaron en unidades de tiempo. Este procedimiento se realizó durante cinco días en cada sistema evaluado.
- *Tiempo de llegada de abejas euglosinas (Apidae: Euglossini) a cebos químicos*. Se colocaron tres cebos en el centro de cada hábitat, distribuidos en una línea de 15 m de longitud, colgada a 2 m de altura. Cada cebo consistió en una bolsa de malla que contenía papel toalla como material absorbente sobre el cual se aplicó 1 cm³ de Cineole (esencia de eucalipto). Dentro de los productos reportados como atrayente químico para euglosinas, este es uno de los más comunes y con mayor espectro de atracción de especies (Roubik⁷, Lobo¹², y Nates-Parra¹³; comun. personal). Se registró el número de individuos que llegaron a los cebos durante los primeros 30 minutos después de aplicar el atrayente (tres periodos: 0-5 min, 5-15 min, 15-30 min). Después de este tiempo muy pocas veces llegaron más individuos; el atrayente usado tiene un poder muy fuerte pero este disminuye rápidamente (muy volátil) – al menos en la dosis usada – después de los primeros 20 minutos. Esta evaluación se realizó cinco veces (un día diferente cada una) en cada hábitat.

Est variable es útil por la información que da sobre la distancia a la cual se encuentran los individuos. Si el tiempo de llegada al cebo es relativamente bajo, se puede concluir que estaba dentro del sitio evaluado, lo cual brinda una opinión positiva sobre la atraktividad del hábitat para albergar estas abejas.

Las demás variables evaluadas sirvieron para caracterizar los hábitats siguiendo la metodología de la fase anterior, a menos que se mencione algo diferente. Estas variables fueron:

¹² Lobo, Jorge. 2000. Técnicas de muestreo de abejas (entrevista). Entomólogo. Universidad de Costa Rica (UCR). San Jose, Costa Rica.

- *Manejo del café*
 - *Densidad de siembra*
 - *Edad*
 - *Tipo de poda*
 - *Uso de pesticidas*
- *Sombra*. En todos los casos se siguió la metodología ajustada a partir de Llanderal y Somarriba (1999) usada en la fase anterior.
 - *No. de arboles por especie.*
 - *Densidad*
 - *Diámetro a la altura del pecho (DAP)*
 - *Porcentaje de cobertura (indicador de cantidad de sombra)*
- *Malezas*
 - *No. plantas por especie.*
 - *Porcentaje de cobertura.*
- *Paisaje*
 - *Fisiografía.*
 - *Paisaje circundante.* En esta fase no se consideró necesario realizar un análisis de la densidad de bosque circundante debido a que todas las fincas están muy próximas, y por tanto bajo condiciones ambientales y ecológicas muy similares. En este caso se describieron los usos de la tierra colindantes a cada sitio de trabajo.

3.1.2.3. Análisis de datos

El procedimiento de análisis siguió el mismo esquema que en la fase anterior; cada hábitat fue analizado como un estudio caso.

Para analizar el experimento sobre el tiempo de llegada de abejas Euglosinas a los cebos, se hizo un ANOVA y una prueba de Duncan en función del tiempo (minutos) registrado para cada lugar de llegada (primer individuo, segundo, etc.). En otras palabras, se comparó el tiempo de llegada (partiendo del momento en que se aplicó el atrayente) de todos los individuos que arribaron en primer lugar y lo mismo se hizo para los que llegaron en segundo lugar, y así hasta el sexto lugar y también para el promedio de tiempo general.

¹¹ Nates-Parra, Giomar. Técnicas de muestreo de abejas (entrevista). Entomóloga. Universidad Nacional de Colombia Bogotá, Colombia.

Es importante mencionar que en los casos (muestreos) donde no se logró completar un número de seis individuos durante los 30 min. de muestreo, se asumió un tiempo de llegada de 31 min. para los individuos 'faltantes'. Este tiempo se considera una cifra prudente, ya que en realidad fue claramente superior en los pocos casos donde arribaron mas abejas después de este periodo, y en la mayoría de los casos no se observaron mas abejas después de este periodo.

3.2. Efecto de la polinización de abejas sobre la producción de café

Descripción: En una misma planta de café se realizaron tres tratamientos: 1) autopolinización (Autopol), 2) polinización libre (Pol-Libre; donde influye la actividad de insectos), y 3) polinización cruzada manual (Pol-Manual; igual que la anterior pero además se hace polinización manual para simular una máxima actividad de abejas). Esto se hizo para varias plantas en tres zonas (fincas) y luego se tomaron datos de rendimiento: número de granos finales con relación al número inicial de flores (retención de frutos), peso y tamaño de grano seco, numero de granos vanos y caracolillo.

3.2.1. Sitios de investigación

Esta fase de investigación se realizó en las mismas fincas donde se llevo a cabo el estudio de DH en flores de café, exceptuando Palmares. Las características se presentan en el Anexo 1A.

3.2.2. Diseño experimental

Los tratamientos incluidos en este experimento fueron los siguientes:

- *Flores cubiertas con bolsas de malla (autopolinizadas).* Representa la situación en la cual habría ausencia total de polinizadores.
- *Flores descubiertas (polinización cruzada por abejas y otros visitantes).* Representa la situación normal de todos los cafetales.
- *Flores polinizadas manualmente (polinización cruzada).* Con este tratamiento se trata de asegurar que la polinización cruzada ocurre. Representa una situación con una alta población de polinizadores. De acuerdo a esto, se considera innecesario embolsar estas ramas, ya que cualquier polinizador que se acerque contribuirá a lo que se quiere representar con este tratamiento.

La unidad experimental fue una rama florecida, o sea que en cada arbusto seleccionado se ubicaron tres ramas florecidas correspondiendo cada una a un tratamiento. Al momento de seleccionar las tres ramas se trató de que estas tuvieran condiciones muy similares de sombreadamiento, longitud y follaje,

lo cual asegura mas su igualdad en potencial productivo. Luego de haberlas seleccionado se asignaron los tratamientos al azar. El número de arbustos fue diferente en cada finca. De esta manera se trabajó con un Diseño de Observaciones Repetidas en Bloques (fincas), similar al usado por Roubik (2000) y Badilla y Ramírez (1991). El numero final de arbustos fue menor al que se seleccionó al iniciar el trabajo debido a que se descartaron algunos que presentaron desuniformidad entre tratamientos respecto a la dinámica de apertura de flores (dificultó la aplicación homogénea de los tratamientos), desarrollo posterior de la rama (emitieron brotes), enfermedades, además de pérdidas por daño humano, lo cual fue bastante critico en la finca San Pedro. El número final de arbustos en cada finca fue el siguiente:

San José:	15 (21 iniciales menos 6 descartadas)
San Pedro:	7 (25 iniciales menos 18 descartadas)
Huacas:	19 (28 iniciales menos 9 descartadas)

3.2.3. Variables medidas y toma de datos

En cada una de las ramas seleccionadas se tomó la siguiente información:

- *Número de flores que abrieron.* Esta variable se evaluó cinco días después de la floración (al momento de quitar las bolsas). Inicialmente se penso evaluar antes de la floración, pero hubo mucha duda sobre el número real de flores que abrirían basándose en la apariencia de algunos botones florales (muy pequeños, apariencia poco vigorosa). De esta manera, el conteo se realizó en flores que abrieron. En los casos donde algunas flores no abrieron, estas fueron eliminadas para eliminar fuentes de error.
- *Número de frutos en desarrollo (no abortados).* Este conteo se hizo mensualmente partiendo un mes después de la floración (mayo - noviembre).

Adicionalmente, se evaluaron cuatro variables (covariables) con el fin de eliminar el ruido que podrían ocasionar sobre los resultados del experimento, enmascarando el efecto de los tratamientos de polinización. Estas cuatro variables fueron:

- *Flores por nudo.* Esta información resultó del conteo promedio de todos los nudos de la rama.
- *Número de hojas por nudo.* Se estimó igual que la anterior.
- *Sombra en la rama.* Para cada rama experimental se hizo una estimación visual del porcentaje de autosombreamiento que le hacía el resto del arbusto.
- *Sombra del arbusto.* Se determinó por estimación visual para cada planta como el porcentaje de cielo (hemisferio) cubierto por el follaje de los árboles de sombra, de la misma forma que se describió para los arbustos donde se evaluó la visitación de abejas.

El resto de las variables fueron evaluadas después de cosechar los frutos. Esta labor se realizó a medida que fueron madurando, pero no fue posible cosechar la totalidad de ellos debido a la dinámica poco predecible con que se realizó la cosecha en las fincas. Aunque se tuvo comunicación con los mandadores de cada finca para saber los días en que harían las cosechas, muchas veces estas se hicieron en días diferentes a los indicados, ocasionando que algunas muestras tuvieran que ser descartadas por bajo tamaño.

El total de frutos obtenidos en cada finca se dividió en tres muestras para cada tratamiento, sobre las cuales fueron evaluadas las variables restantes:

- *Tamaño de grano seco.* Esta evaluación se realizó en el laboratorio de calidad de café del CICAFFE. Los tamaños en que se clasificaron los granos fueron: <16/64", 16/64", 17/64" y 18/64".
- *Peso de grano oro.* Esta variable se evaluó hasta centésimas de gramo para cada clase de tamaño de grano.
- *Porcentaje de granos vanos.* Se determinó por medio del método de densidad específica, que se basa en la flotabilidad de los frutos vanos en el agua.
- *Porcentaje de grano caracolillo.* Estos granos se contaron a medida que se despulpaba manualmente los frutos.

3.2.4. Montaje del experimento

Los arbustos y las ramas experimentales fueron seleccionados 2-5 días antes de la floración. Cada arbusto fue marcado en la base del tronco con pintura para facilitar su ubicación posterior. Adicionalmente a cada uno se le amarró una placa metálica con un número consecutivo. Para diferenciar la rama correspondiente a cada tratamiento se usó cinta plástica de diferentes colores y pintura en la base de cada rama también de diferentes colores. Un día antes de la floración se cubrieron las ramas correspondientes al tratamiento de autopolinización con bolsas de malla (90 cm de largo con una circunferencia de 80 cm, 1.25 mm de ojo; Badilla y Ramírez (1991))

El día de inicio de la floración se realizó la polinización manual cruzada a partir de las 7:30- 8:00 AM. La primera vez se trató de empezar esta labor más temprano pero algunas flores aun estaban cerradas, y las anteras de la mayor parte de las que ya habían abierto, aun no tenían polen. Se recolectaron grupos de flores (aprox. 4 flores c/u, procedentes de un nudo) de cuatro arbustos y se pasaron suavemente sobre las flores de la rama a polinizar. Este procedimiento se repitió dos veces

para cada rama, usando arbustos donadores de polen diferentes cada vez (8 donantes diferentes para cada rama).

Cinco días después del inicio de la floración, se retiraron todas las bolsas de malla. Wrigley (1988) afirmó que los estigmas de las flores de café son receptivos solamente por 48 h después de la antesis. Aunque algunas investigaciones han usado un período mayor para cubrir las ramas florecidas (Roubik 2000), Raw y Free (1977) atribuyeron efectos negativos a las cubiertas usadas, por lo que se consideró aconsejable reducir este período a cinco días, como lo hizo Badilla y Ramírez (1991).

3.2.5. Análisis de datos

A partir de las variables evaluadas se estimaron otras variables:

- *Porcentaje de retención de frutos*
- *Porcentaje de granos de cada clase de tamaño*
- *Peso promedio de grano para cada clase de tamaño*
- *Porcentaje de grano vano*
- *Porcentaje de grano caracolillo*

Para evaluar el porcentaje de retención de frutos, de grano vano y caracolillo, se realizaron ANOVA. Para estos análisis se usaron los datos por rama y por planta, lo cual permitió incluir las covariables. En todos los casos se realizaron pruebas de normalidad sobre las cuales se basaron los análisis posteriores.

Para el análisis de tamaño, los granos de todas las ramas se agruparon en tres muestras por cada tratamiento. Este procedimiento fue necesario debido al bajo número de granos de algunas ramas, lo cual resultaba en un número menor al separarlos por tamaños. El análisis se hizo en función de una muestra hipotética de mil granos para estandarizar el tamaño de muestra, evitando las diferencias en el número de granos cosechados: el porcentaje de granos de cada tamaño se multiplicó por mil (muestra hipotética) y por el peso promedio/grano de cada tamaño; sumando lo obtenido para los cuatro tamaños se obtuvo el rendimiento en peso de lo que sería una muestra de mil granos. Con estas cifras se realizó un ANOVA y una prueba de Duncan. El análisis se repitió para cada finca. Resultados más finos se obtuvieron haciendo un análisis para cada tamaño en función del número de granos.

4. RESULTADOS

4.1. Diversidad de himenópteros

4.1.1. Diversidad de himenópteros en flores de café

4.1.1.1. Caracterización vegetal de los sitios de investigación

Árboles y Arbustos (>2.5 cm DAP): Las cuatro fincas presentaron características muy variadas. La densidad de individuos >2.5 cm DAP varió desde 0 arb/ha en la finca San Pedro (cafetal a pleno sol) hasta 57 en San José, 445 en Palmares y 560 en Huacas. A pesar de la baja densidad en San José, la cobertura de sombra fue similar a la de las otras fincas con árboles (variaron entre 34 y 42%) debido al gran tamaño y ancho de copa de los individuos de *Cassia grandis* (Cuadro 1).

La finca San Pedro tuvo la diversidad vegetal mas baja al ser un cafetal a pleno sol. Le sigue la finca de Palmares con 10 especies donde predominaron *Inga sapindoides* (67%) y *Erythrina poeppigiana* (19%) entre una red de linderos de *Dracaena fragans*, que fue la especie más abundante (2115 ind/ha). La finca San José tuvo 14 especies, dominando *Cassia grandis* (25% de abundancia) con una sombra de gran altura, acompañada de árboles más bajos de *Erythrina poeppigiana* (12%), *Trichilia havanensis* (12%), *Spathodea campanulata* (11%) y otras especies. Finalmente, la diversidad y los valores más altos de α y D los tuvo la finca Huacas con 44 especies, donde predominó el género *Inga* (18%: *I. densiflora*, *I. edulis*, *I. marginata*, *I. sapindoides*, *I. spectabilis*), *Cecropia peltata* (14%), *Bursera simarouba* en los linderos (13%) y *Citrus sinensis* (11%), acompañadas de pequeños lotes con *Annona muricata*, *Cassia javanica*, y una mezcla de especies nativas (regeneración natural) muy variada y distribuidas por toda la finca (Cuadro 1). Una lista detallada de las especies arbóreas se presenta en el Anexo 2. La distribución de la abundancia de especies en cada finca se ve en la Figura 1. Sumando las cuatro fincas, la familia Fabaceae fue la mejor representada, acumulando mas del 50% de los individuos (sobresalieron Mimosoideae con 40.6% y Papilionoideae con 10.1%) (Cuadro 2).

La similitud entre fincas tanto a nivel de especies como de familias de árboles fue baja. Sin embargo, a nivel de familias es mucho mayor que a nivel de especies: mientras que las fincas San José y Huacas (las mas similares entre sí) alcanzaron valores para especies de $S_{SBC} = 3.9\%$ y $S_{MHW} = 5.6\%$, estas cifras aumentaron a 12.8% y 42.7%, respectivamente, al usar las familias botánicas (Cuadro 3).

Cuadro 1. Descripción de la vegetación y la población de abejas en los cafetales evaluados durante la floración del café. Las fincas están ordenadas de mayor a menor riqueza y abundancia de abejas.

	Huacas	San Pedro	Palmares	San José
Arboles				
No. especies	44	0	10	14
Densidad total (individuos ha ⁻¹)	560	0	445	57
Densidad individuos > 50 cm dap	5	0	0	12
Cobertura (%)	36	0	41,8	34,5
α	6,6	0	1,4	2,6
<i>D</i>	0,9	0	0,5	0,9
Malezas				
No. especies	40	22	34	18
Cobertura (%)	37,9	4,8	17,2	2,4
α	6,2	4,7	6,0	4,5
<i>D</i>	0,9	0,9	0,9	0,9
Area de bosque en 1,2 km de radio (m ² ha ⁻¹)	3500	653	262	499
Himenópteros				
Long. transectos de muestreo (m)*	665	1288	809	940
No. spp. abejas - TOTAL**	14	7	2	2
Abundancia abejas - TOTAL**	117	58	13	14
α abejas	4.14	2.08	0.66	0.63
<i>D</i> abejas	0.68	0.53	0.46	0.14
Abundancia Meliponini	95	56	13	13
Abundancia Halictidae	7	0	0	0
Abundancia Megachilidae	6	0	0	0
Abundancia otros Apidae***	9	2	0	1
Abundancia Avispas	9	8	0	0
No. spp. Avispas	3	3	0	0

* Las cifras representan la suma de la longitud total de los transectos en cada finca ** El total de abejas no incluye *Apis*. Las cifras corresponden a los registros tomados durante el tiempo total de muestreo (24 h: 8 h x 3 días). *** otros Apidae: abejas de la familia Apidae, excluyendo *Apis mellifera* y la tribu Meliponini. α : índice de diversidad Alfa de Fischer; *D*: índice de diversidad de Simpson

La finca San José es la única con árboles de diámetros mayores a 55 cm DAP, presentando individuos hasta 94 cm de DAP (Figura 2). De un promedio de 11.4 arb/ha que están por encima de este DAP (55 cm), 9.4 fueron árboles de carao (*Cassia grandis*), especie de sombra que domina el paisaje de este cafetal. Sin embargo, la clase diamétrica menor (2.5-10 cm DAP) fue la más abundantes, al igual que en las otras fincas con sombra. En Palmares esta clase diamétrica dominó fuertemente por la gran abundancia de caña india (*Dracaena fragans*) en los linderos internos (97% de los individuos de esta clase, 82% del total). Aunque esta no es una especie arbórea, se incluyó en el análisis diamétrico por las implicaciones ecológicas en este estudio; los tallos - y la planta entera -

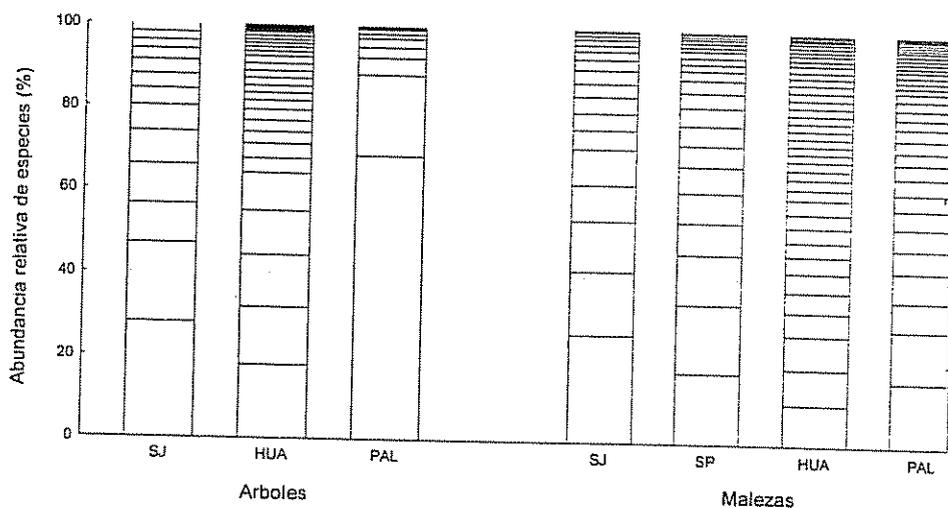


Figura 1 Distribución de la abundancia relativa de las especies de árboles y malezas en las cuatro fincas cafeteras donde se evaluó la diversidad de himenópteros en flores de café SJ: San José, SP: San Pedro, HUA: Huacas, PAL: Palmares

Cuadro 2 Familias de árboles dominantes (>10% de individuos) en las fincas evaluadas durante la floración del café.

Finca	Familia	Abundancia		
		% de individuos	No. especies	individuos/ha
Entre paréntesis: densidad de árboles > 2.5 cm de DAP en cada finca				
San José (57 ind/ha)	Fab-Caesalpinioideae	24.3	1	13.9
	Bignoniaceae	14.8	2	8.5
	Fab-Papilionoideae	12.2	1	6.9
	Rutaceae	12.1	1	6.9
Huacas (580 ind/ha)	Fab-Mimosoideae	19.9	7	111.6
	Cecropiaceae	14.1	1	79.0
	Burseraceae	12.7	1	71.0
	Rutaceae	10.7	1	60.0
Palmares (470 ind/ha)	Fab-Mimosoideae	70.8	1	315.0
	Fab-Papilionoideae	20.5	1	91.2
PROMEDIO	Fab-Mimosoideae	40.6	7	143.7
	Fab-Papilionoideae	10.1	6	35.4

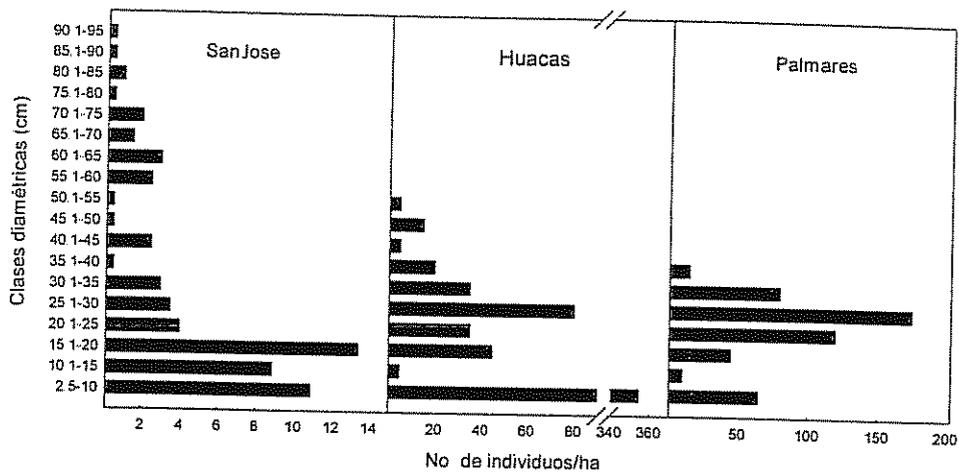


Figura 2. Distribución de las clases diamétricas (dap) de árboles en los cafetales donde se evaluó la diversidad de himenópteros en flores de café.

podrían servir de nido o como fuente de otros recursos para algunas especies de abejas y avispa. Las especies arbóreas no superaron los 38 cm DAP y se recargaron en la clase de 25.1-30 cm DAP, representada en su mayoría por guaba (*Inga sapindoides*) y en menor cantidad por poró (*Erythrina poeppigiana*, *E. fusca*). Esta clase diamétrica fue también la segunda en abundancia en Huacas, siendo dominada (50%) por jiñocuabe (*Bursera simarouba*) exclusivamente en cercas vivas, y cinco especies de guaba (25%: *I. densiflora*, *I. edulis*, *I. marginata*, *I. sapindoides*, *I. spectabilis*). El máximo DAP

Cuadro 3. Similitud de la población de árboles entre las fincas evaluadas durante la floración del café.

Fincas comparadas		No. especies/familias compartidas Entre paréntesis en porcentaje*	S_{SBC}^{**}	S_{MHV}^{**}
Las líneas sin sombread corresponden a especies, las sombreadas a familias Entre paréntesis el número de especies/familias para cada finca				
		Valores entre 0-100% (similitud)		
San José (14)	San Pedro (0)	0 (0)	0	0
(10)	(0)	0 (0)	0	0
San José (14)	Huacas (45)	7 (13.5)	3.9	5.6
(10)	(29)	8 (25.8)	12.8	42.7
San José (14)	Palmares (14)	2 (7.7)	0.7	1.0
(10)	(11)	5 (31.3)	2.0	3.6
San Pedro (0)	Huacas (45)	0 (0)	0	0
(0)	(29)	0 (0)	0	0
San Pedro (0)	Palmares (14)	0 (0)	0	0
(0)	(11)	0 (0)	0	0
Huacas (45)	Palmares (14)	7 (13.5)	2.1	0.7
(29)	(11)	9 (29.0)	10.3	6.5

* El índice de similitud de Jaccard representa el porcentaje de especies/familias compartidas ** S_{SBC} : índice de similitud de Sorenson modificado por Bray-Curtis, S_{MHV} : índice de similitud de Morisita-Horn modificado por Wolda

registrado fue 51 cm. Este cafetal mostró un manejo diferente a los demás respecto a la diversidad vegetal; tenía sombra muy variada y colindaba con un cinturón de vegetación natural (parte de una red en esta zona) que albergaba una gran cantidad de fauna, siendo notoria la presencia de monos aulladores y muchas especies de aves. Estas condiciones pueden ser parte de las razones que originaron la mayor diversidad de especies vegetales acompañantes del café, no solo en la clase diamétrica menor.

Malezas: La cobertura de malezas fue variada en las cuatro fincas. En San José y San Pedro fue baja, alcanzando solo 2.4 y 4.8%, respectivamente. En Palmares aumentó a 17.2%, y el valor máximo se obtuvo en Huacas con 37.9%. La riqueza y abundancia de especies tuvo la misma tendencia, expresada también por los índices de diversidad α y D (información detallada de especies en el Anexo 3). Al igual que en el caso de los árboles, Huacas mostró los valores más altos para estos índices de diversidad (Cuadro 1)

Cuadro 4. Familias de malezas dominantes (>10% de individuos) en las fincas evaluadas durante la floración del café.

Finca	Familia	Abundancia	
		% de individuos	No. especies
Entre paréntesis: cobertura de malezas en cada finca			
San José (2.4%)	Poaceae	36.8	5
	Rubiaceae	15.4	1
	Solanaceae	15.1	4
	Convolvulaceae	13.3	2
	Oxalidaceae	12.2	1
San Pedro (4.8%)	Poaceae	22.6	7
	Oxalidaceae	17.2	1
	Solanaceae	16.6	1
	Asteraceae	15.0	4
	Cruciferae	12.1	1
Huacas (37.9%)	Vitaceae	15.2	4
Palmares (17.2%)	Asteraceae	25.7	9
	Poaceae	23.2	3
	Oxalidaceae	10.0	2
PROMEDIO (15.6%)	Poaceae	21.3	13
	Asteraceae	12.0	12
	Solanaceae	10.6	5
	Oxalidaceae	9.8	2

Cuadro 5. Similitud de la población de malezas entre las fincas evaluadas durante la floración del café.

Fincas comparadas		No. especies/familias compartidas Entre paréntesis en porcentaje*	S_{SBC}^{**}	S_{MHFW}^{**}
Entre paréntesis el número de especies/familias para cada finca Las líneas sin sombread corresponden a especies, las sombreadas a familias				
valores entre 0-100% (similitud)				
San José (18)	San Pedro (22)	7 (21.2)	21.5	36.0
(10)	(11)	6 (40.0)	48.6	72.6
San José (18)	Huacas (40)	4 (7.4)	3.0	18.1
(10)	(23)	8 (32.0)	10.2	24.9
San José (18)	Palmares (34)	7 (15.6)	11.3	21.8
(10)	(19)	7 (31.8)	22.9	66.1
San Pedro (22)	Huacas (40)	3 (5.1)	1.3	4.2
(11)	(23)	5 (17.2)	11.9	20.1
San Pedro (22)	Palmares (34)	10 (21.7)	23.2	33.1
(11)	(19)	8 (36.4)	36.7	83.7
Huacas (40)	Palmares (34)	7 (10.4)	11.7	18.8
(23)	(19)	12 (40.0)	29.1	33.8

* El índice de similitud de Jaccard representa el porcentaje de especies/familias compartidas. ** S_{SBC} : índice de similitud de Sorenson modificado por Bray-Curtis, S_{MHFW} : índice de similitud de Morisita-Horn modificado por Wolda.

Las familias que dominaron la población general de malezas (número de individuos de cada familia) fueron Poaceae (21.3%), Asteraceae (12%), Solanaceae (10.6%) y Oxalidaceae (9.8%). Los datos para cada finca se pueden ver en el Cuadro 4. En Huacas solo una familia, Vitaceae, supero el 10% de abundancia, indicando la relativa homogeneidad de la abundancia entre especies (Figura 1). Enredaderas de esta y otras familias fueron abundantes en este cafetal.

Las malezas mostraron mayores índices de similitud entre fincas (Cuadro 5) que los árboles (Cuadro 3). Dos pares de fincas presentaron la mas alta similitud: San José-San Pedro y San Pedro-Palmares. Entre las parejas más disímiles, el nombre de Huacas se repite: San Pedro-Huacas y San José-Huacas, indicando una gran diferencia con los demás en su población de malezas.

Area de Bosque Circundante: En el análisis realizado con la ayuda de fotografías aéreas muestra que Huacas tuvo un área de bosque circundante de 3500 m²/ha, siendo mucho mayor que en las otras fincas: San Pedro 653 m²/ha, San José 499 m²/ha y Palmares 262 m²/ha. Es importante resaltar que San José no presentó ningún remanente de bosque en los primeros 300 m de radio a partir del borde (Figura 3). Cifras mas detalladas se pueden ver en el Anexo 4.

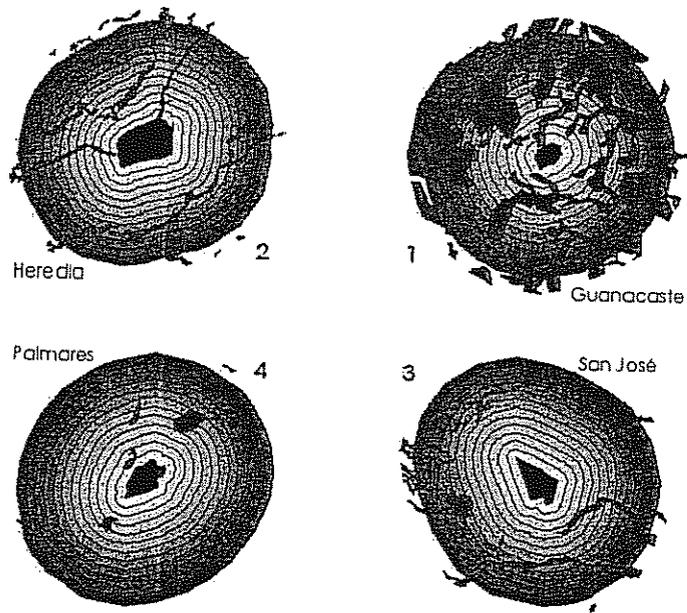


Figura 3. Parches de bosque alrededor de las fincas cafeteras (área oscura central) donde se evaluó la diversidad de himenópteros en flores de café. Los anillos concéntricos representan distancias de 100 m (hasta un radio de 1200 m). Los números ordenan las fincas decrecientemente según el área circundante de bosque.

4.1.1.2. Riqueza y abundancia de especies de himenópteros

Las abejas fueron los visitantes dominantes en las flores de café. Además de ellas, se registró una baja diversidad de avispas, junto con una especie de díptero muy similar a *Apis mellifera*.

Abejas: Durante la floración de café se registró un total de 202 individuos de abejas en flores de café en todas las fincas, distribuidas en 16 especies. Las más abundantes fueron *Cephalotrigona capitata* (32% de la abundancia total), *Geotrigona lutzi* (19%) y *Tetragonisca angustula* (14%). En estos cálculos no se incluyó *Apis mellifera* (794 individuos) ya que en dos fincas (Huacas y Palmares) hubo apiarios comerciales de esta especie, ocasionado que su abundancia no respondiera totalmente a las características de la finca. Solo se incluyó en análisis donde su procedencia no implicó inconvenientes.

La finca Huacas mostró el mayor número de especies y abundancia de abejas (14 y 117, respectivamente), seguida por San Pedro (7 y 58), San José (2 y 14) y Palmares (2 y 13). Los índices de diversidad Alfa de Fisher (α) y de Simpson (D), reflejan acertadamente los datos: Huacas > San Pedro > Palmares > San José (Cuadro 1). Aunque la riqueza y abundancia de especies de Palmares y San José fue similar, la primera obtuvo mayores índices de diversidad por mostrar una distribución de especies más homogénea (Figura 4).

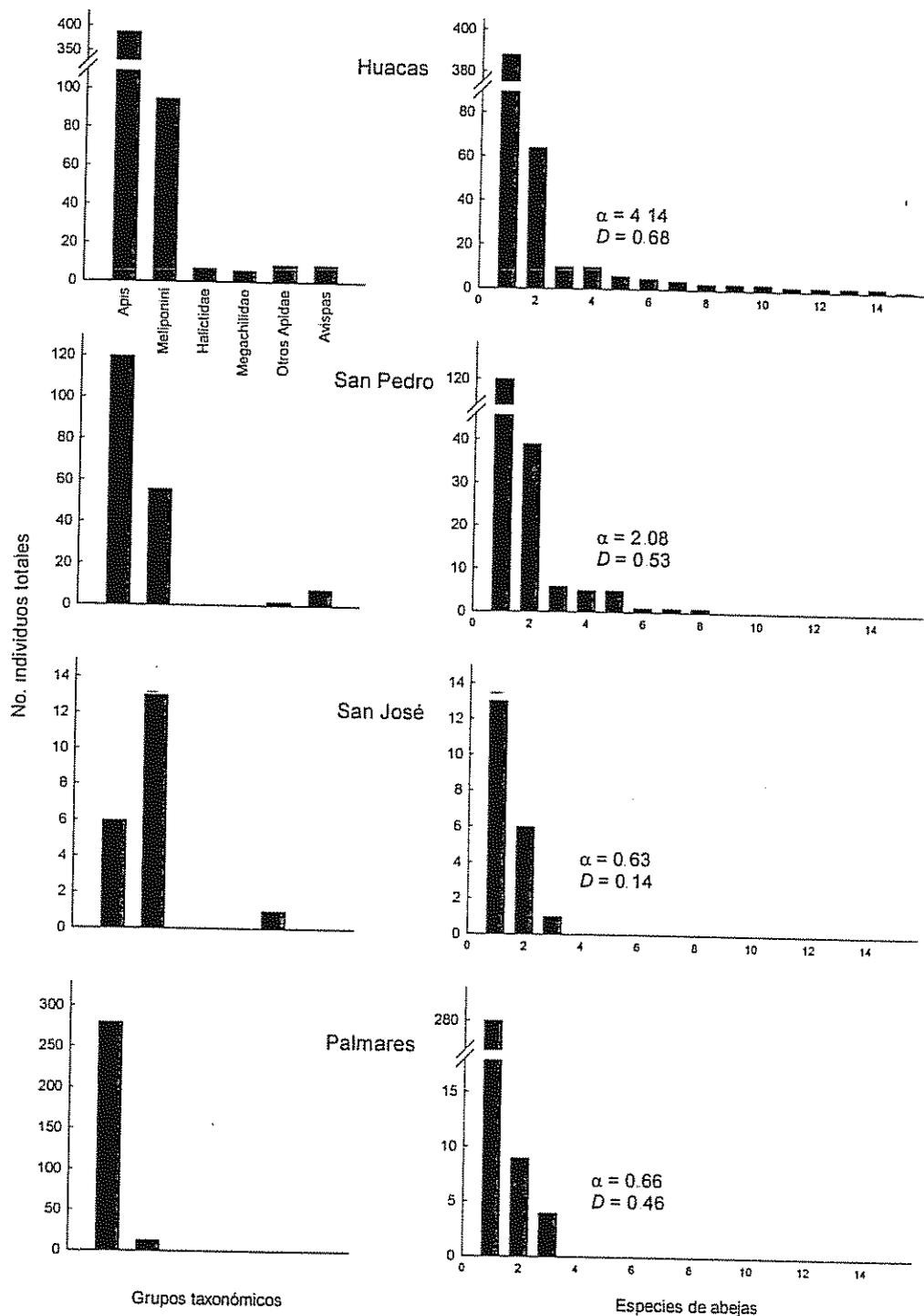


Figura 4. Distribución de la abundancia de himenópteros registrados en flores de café. Izquierda: grupos taxonómicos incluyendo avispas; Derecha: especies de abejas. Los índices de diversidad de "Alfa de Fisher" (α) y Simpson (D) se estimaron sin incluir Apis. Las fincas están ordenadas de mayor (arriba) a menor densidad de bosque (abajo).

En función de grupos taxonómicos, Huacas presentó la mayor abundancia para todos. Las menores las obtuvieron San José y Palmares. La abundancia de *Apis* superó la de los demás en todos los cafetales: 67% en San Pedro (del total de individuos), 77% en Huacas y 96% en Palmares; solo en San José tuvo el segundo lugar (30%) después de la tribu Meliponini (65%) representada exclusivamente por *Tetragonisca angustula* (Figura 4). Huacas y Palmares, con apiarios comerciales, fueron las de mayor abundancia. A excepción de San José, Meliponini obtuvo el segundo lugar en abundancia en las demás fincas (San Pedro 32% con 5 especies, Huacas 19% con 7 especies, Palmares 4% con 2 especies). Individuos pertenecientes a Halictidae (2 especies) y Megachilidae (1 especie) solo se registraron en la finca Huacas. El grupo de otros Apidae (4 especies) se observó en todas las fincas menos en Palmares; estuvo representado exclusivamente por abejas grandes de los géneros *Xylocopa*, *Eulaema* (2 especies) y *Centris* (mas detalle de especies se puede ver en el Anexo 5A).

Avispas: La presencia de avispas en flores de café fue escasa (Figura 4) pero las especies fueron generalmente las mismas (Anexo 5A). Solo se presentaron en las fincas Huacas (2% de todos los himenópteros) y San Pedro (4%). Se observaron solo cinco morfoespecies (17 ind. en total), tres en cada una de estas dos fincas, coincidiendo solo en una ocasión (1 ind.) para la morfoespecie en común. Las cinco morfoespecies se agrupan en dos familias, siendo Vespidae la más común, dominada por el género *Polybia*. Heithaus (1979b), trabajando también en Costa Rica, registró este mismo género como el segundo mas abundante visitando flores. La otra familia fue Sphecidae, también reportada por Heithaus (1979b) como una de las mas abundantes visitando flores dentro de un total de dieciseis.

4.1.1.3. Similitud de las poblaciones de himenópteros entre fincas

Los índices S_{SBC} y S_{MHW} mostraron una tendencia similar para especies. Sin embargo, al mirar los datos crudos (Anexo 5A), el último parece dar valores demasiado altos para algunas de las comparaciones (Cuadro 6). La fincas San José y San Pedro fueron las mas similares según los dos índices ($S_{SBC} = 16.4\%$). Sin embargo este resultado no refleja muy bien la realidad ya que estas dos fincas contrastaron claramente en riqueza y abundancia de especies. El porcentaje de especies comunes (índice de Jaccard) brinda una estimación mas coherente con lo que se observó en el campo, dándole el valor mas alto de similitud a Huacas y San Pedro (31.2%). Estas presentaron la mayor diversidad aunque Huacas superó a San Pedro ampliamente, tanto en riqueza como en abundancia de especies. Los índices de similitud para especies mostraron que San José y Palmares tuvieron la mayor diferencia en su población de himenópteros (0% de similitud) ya que que no coincidieron en ninguna de sus dos especies. Sin embargo, al hacer la evaluación en función de grupos taxonómicos, esta pareja mostró una de las similitudes más altas, lo cual es lógico si se

recuerda que ambas fincas tuvieron abundancias similarmente bajas y todos los individuos (a excepción de uno en San José) pertenecieron al grupo Meliponini.

El análisis de varianza por grupos taxonómicos, incluyendo las avispas, mostró diferencias significativas ($p < 0.05$) entre las fincas. Huacas tuvo la mayor abundancia total y por grupos taxonómicos (no se incluyó Apis), diferenciándose significativamente de las demás fincas, las cuales fueron similares entre sí (Cuadro 7).

Cuadro 6. Similitud de la población de himenópteros entre las fincas evaluadas durante la floración del café.

Fincas comparadas		No. especies/gt* compartidos Entre paréntesis en porcentaje **	S_{SBC}^{***}	S_{MHW}^{***}
Entre paréntesis el número de especies/grupos taxonómicos para cada finca				
Las líneas sin sombrear corresponden a especies, las sombreadas a grupos taxonómicos		valores entre 0-100% (similitud)		
San José (2)	San Pedro (7)	2 (28.5)	16.4	14.5
(2)	(3)	2 (66.6)	35.0	98.5
San José (2)	Huacas (14)	2 (14.2)	15.7	13.4
(2)	(5)	2 (40.0)	20.0	97.1
San José (2)	Palmares (2)	0 (0)	0	0
(2)	(1)	1 (50.0)	96.2	99.4
San Pedro (7)	Huacas (14)	5 (31.2)	10.0	3.0
(3)	(5)	3 (60.0)	68.7	98.6
San Pedro (7)	Palmares (3)	1 (12.5)	12.1	11.7
(3)	(1)	1 (33.3)	32.9	97.7
Huacas (14)	Palmares (2)	2 (14.2)	8.3	8.6
(5)	(1)	1 (20.0)	18.7	95.1

* gt: grupos taxonómicos. ** El porcentaje de especies/gt compartidos representan el índice de similitud de Jaccard. *** S_{SBC} : índice de similitud de Sorenson modificado por Bray-Curtis, S_{MHW} : índice de similitud de Morisita-Horn modificado por Wolda

Cuadro 7. Diferencia de las poblaciones de himenópteros entre las fincas cafeteras evaluadas durante la floración del café en función de la prueba de Duncan* ($\alpha = 0.05$, $n = 3$).

TOT-Abejas**	A. mellifera	Meliponini	Halictidae	Megachilidae	OtrosApid	Avispas
a HUA	a HUA	a HUA	a HUA	a HUA	a HUA	a HUA
b SP	a PAL	b SP	b SP	b SP	b SP	b SP
b PAL	b SP	b PAL	b PAL	b PAL	b SJ	c PAL
b SJ	c SJ	b SJ	b SJ	b SJ	b PAL	c SJ

* El análisis se realizó con los datos de abundancia transformados ($\ln + 0.1$) ** El total de abejas no incluye Apis. HUA: cafetal en Huacas, SP: cafetal en San Pedro, PAL: cafetal en Palmares, SJ: cafetal en San José.

4.1.1.4. Densidad de flores de café y abundancia de himenópteros

El análisis de regresión de la visitación de himenópteros (incluyendo Apis) en función de la densidad de flores de café mostró resultados positivos. Las abejas acudieron con mayor frecuencia a las zonas del cafetal que presentan una mayor densidad de flores (Figura 5). Esta respuesta se ve más claramente en los cafetales de San Pedro y Huacas por la mayor abundancia total de abejas en estas fincas, lo cual se refleja en el valor de los coeficientes de regresión (r^2), que variaron entre 0.89 y 0.98 en las cuatro fincas (evaluación a nivel de transectos).

Es importante aclarar que, por la naturaleza que presentó la relación entre estas dos variables, los datos de visitación de himenópteros que se usaron en el análisis de regresión fueron los promedios para cada nivel de densidad de flores. Es erróneo suponer que la nube de puntos (datos originales sin promediar) se distribuye alrededor de cada línea en la Figura 5. Lo que representa cada línea es la tendencia de los valores máximos de visitación de abejas que se pueden alcanzar para cada densidad de flores. En otras palabras, para el nivel 1 de densidad de flores (el más bajo) lo normal es obtener solo bajas visitaciones de abejas, mientras que para el nivel 5 se pueden obtener visitaciones que varían desde bajas en algunos sitios hasta altas en otros. Esta gran variabilidad de los datos individuales de visitación para los niveles más altos de densidad de flores impidió obtener resultados significativos con los datos originales, por lo que fue necesario trabajar con los promedios. Con estos se refleja la atraktividad máxima que puede tener un sitio para las abejas.

La regresión entre visitación de abejas y densidad de flores de café se realizó de tres formas. En la primera, que brindó el mejor ajuste, tanto la visitación de abejas como la densidad de flores se evaluaron a nivel de transecto (Figura 5A). En la segunda las dos variables fueron evaluadas a nivel de planta y mostraron también un buen ajuste, pero menor que con transectos (Figura 5B). Para la tercer forma de análisis la visitación de abejas se evaluó a nivel de planta y la densidad de floración en las plantas vecinas, pero el ajuste fue bajo en algunos casos (Figura 5C). Sin embargo, se puede concluir que aunque la mayor atracción al sitio (planta) la ejerce la planta misma (segunda forma de análisis), sus vecinas también contribuyen en atraktividad.

4.1.1.5. Sombra y abundancia de abejas

Se realizaron dos análisis de regresión de la abundancia de abejas en función de la sombra: en uno se usó la abundancia tomada a nivel de transectos y en el otro a nivel de plantas. En ninguno de los dos casos se tuvieron resultados que mostraran una relación entre la cantidad de sombra y la abundancia de abejas. El r^2 más alto que se obtuvo entre estas dos variables fue 0.034 ($p=0.285$) en la finca Palmares a nivel de transectos.

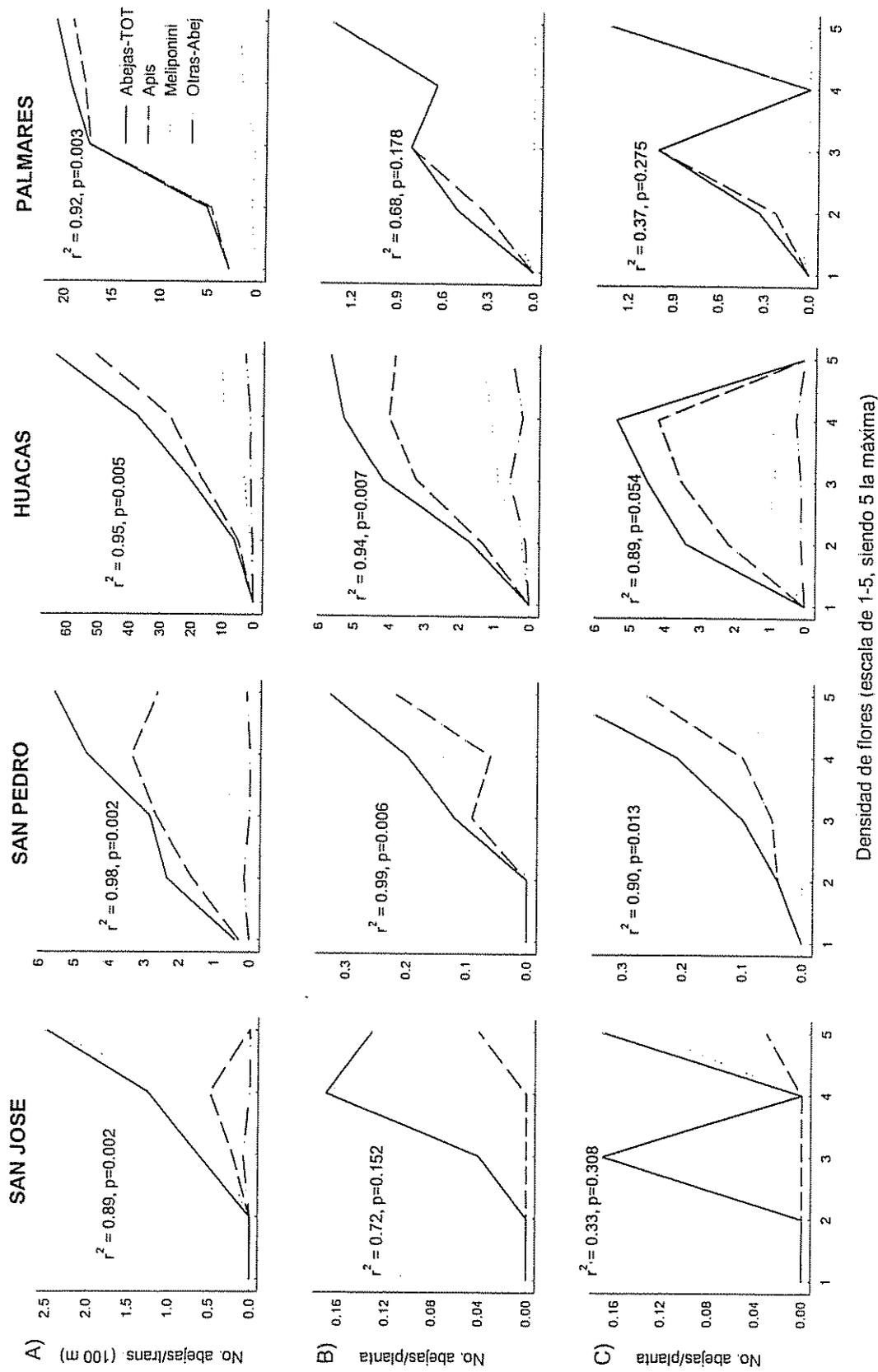


Figura 5. Visitación de abejas en función de la densidad de flores. A) Las dos variables (visitación de abejas y densidad de flores) se evaluaron en un transecto del cafetal, B) en una sola planta, y en C) la visitación de abejas se evaluó en la misma planta que en (B) pero la densidad de flores se evaluó en las plantas vecinas. Los valores de r^2 y p corresponden a la población total de abejas (línea sólida). Se puede ver que relación entre las dos variables se describe mejor en (A), luego en (B) y por último en (C).

Tampoco se obtuvieron argumentos que demuestren una relación fuerte entre la cantidad de sombra y la densidad de flores (sería otra forma de acercarse al análisis de la relación entre la sombra y la abundancia de abejas, dada la relación significativa encontrada entre abejas y densidad de flores). Sin embargo, esta relación fue ligeramente más alta que la encontrada entre la sombra y abundancia de abejas, pero no fue constante en todas las fincas. En la finca Palmares se obtuvo el r^2 más alto, 0.172 ($p=0.012$), a nivel de plantas, seguido de 0.069 ($p=0.015$) en la finca Huacas también a nivel de plantas.

4.1.1.6. Influencia de la vegetación natural sobre la diversidad de himenópteros.

En la finca San Pedro se evaluó el efecto de la distancia de un bosque ripario (que corre en uno de sus bordes) sobre la abundancia de himenópteros (Figura 6). *Apis* no mostró respuesta a la distancia del bosque ripario, mientras que las abejas nativas sin aguijón (*Apidae: Meliponini*) fueron significativamente ($p < 0,05$) más abundantes en el transecto más cercano a dicho bosque (20 m), comparado a los otros dos transectos (180 y 350 m), que no mostraron diferencias significativas entre sí. Los pocos individuos de *Meliponini* en el transecto más lejano del bosque ripario (350 m, junto al otro borde de la finca) pueden explicarse por la presencia de árboles aislados ubicados sobre el camino que acompaña este borde la finca, así como de otras estructuras que pueden servir de nido para las especies registradas (postes de madera en el lindero de la finca, casas, etc.)

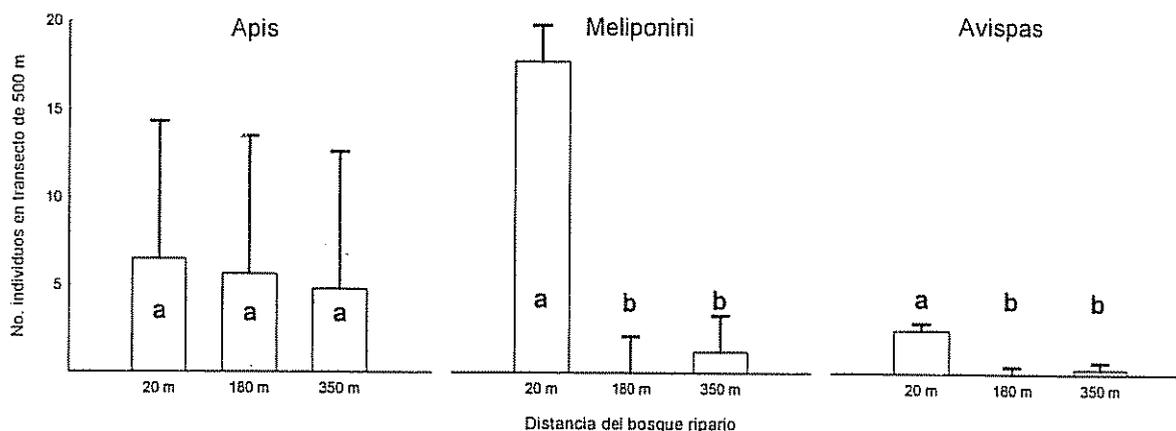


Figura 6. Efecto de la distancia de un bosque ripario sobre la abundancia de himenópteros registrada en la finca San Pedro (a pleno sol). Las barras indican el error estándar. Las letras indican las diferencias estadísticas arrojadas por la prueba de Duncan ($\alpha = 0.05$, $n = 7$).

4.1.2. Diversidad de himenópteros en épocas sin flores de café

4.1.2.1. Caracterización vegetal de los sitios de investigación

Arboles y Arbustos (>2.5 cm DAP): Los cuatro hábitats variaron mucho en su componente arbóreo. Su densidad de individuos >2.5 cm DAP fue 0 en el cafetal a pleno sol (SOL), 104 ind/ha en el cafetal con alta sombra y bajo enmalezamiento (SBM), 496 ind/ha en el cafetal con baja sombra y alto enmalezamiento (SAM), y 1343 ind/ha en el Bosque ripario (BR). La cobertura de los árboles, variable usada como indicador de sombra, también varió ampliamente (Cuadro 8).

Cuadro 8. Descripción de la vegetación y la población de abejas en los hábitats evaluados durante épocas sin flores de café.

	SOL	SBM	SAM	BR
Árboles				
No. especies	0	14	4	40
Dens. total (individuos ha ⁻¹)	0	104	496	1343
Dens. individuos > 50 cm dap	0	4	0	29
Cobertura (%)	0	37,3	20,8	64,3
α	0	4,9	0,59	8
<i>D</i>	0	0,9	0,56	0,9
Malezas				
No. especies	22	25	31	23
Cobertura (%)	4,8	10,7	70,2	18,3
α	4,7	4,6	4,17	3,7
<i>D</i>	0,9	0,9	0,93	0,9
Himenópteros *				
No. spp. abejas - TOTAL	2	12	32	26
Abundancia abejas - TOTAL	16	285	487	578
α abejas	0.60	2.53	7.68	5.59
<i>D</i> abejas	0.22	0.73	0.80	0.79
Abundancia <i>Apis</i>	14	83	184	122
Abundancia Meliponini	2	173	87	404
Abundancia Halictidae	0	6	67	25
Abundancia Megachilidae	0	3	25	10
Abundancia otros Apidae **	0	20	124	17
Abundancia Avispas	84	132	232	198
No. spp. Avispas	9	20	29	22
α avispas	2.55	6.56	8.74	6.33
<i>D</i> avispas	0.70	0.85	0.92	0.87

* Los muestreos se realizaron en un área central de 1 ha durante 40 h (8 h x 5 d) para cada hábitat. Las cifras reportadas corresponden a los registros tomados durante el tiempo total de muestreo. ** otros Apidae: abejas de la familia Apidae, excluyendo *Apis mellifera* y la tribu Meliponini. SOL: cafetal a pleno sol; SBM: cafetal con sombra y baja cobertura de malezas; SAM: cafetal con sombra y alta cobertura de malezas; BR: Bosque ripario; α : índice de diversidad Alfa de Fischer; *D*: índice de diversidad de Simpson

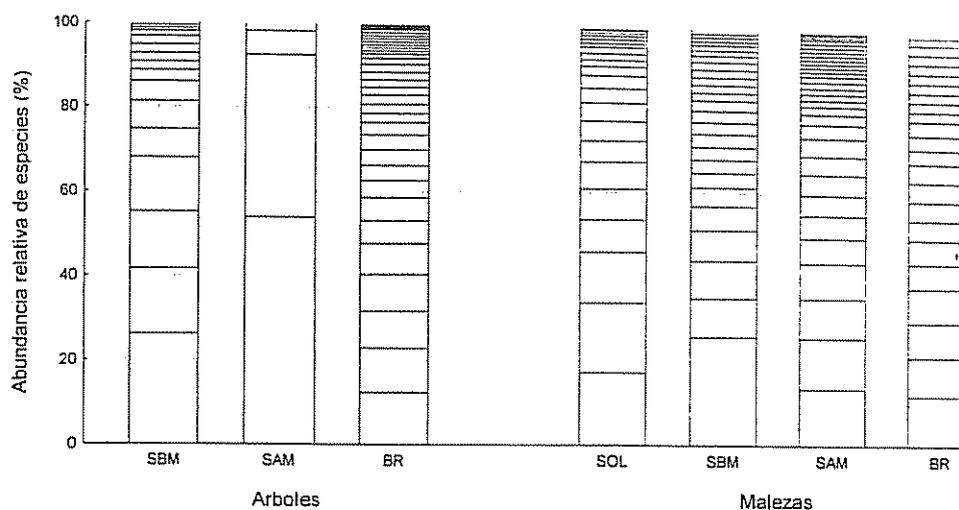


Figura 7. Distribución de la abundancia de especies de árboles y malezas en los hábitats donde se evaluó la diversidad de himenópteros en épocas sin flores de café. SOL: Cafetal a pleno sol, SBM: Cafetal con sombra y baja densidad de malezas, SAM: Cafetal con sombra y alta densidad de malezas, BR: Bosque ripario.

En cuanto a diversidad vegetal, SOL tuvo el nivel más simple al ser un cafetal sin árboles de sombra. Le sigue SAM con 4 especies, donde dominaron (abundancia relativa $\geq 10\%$) *Erythrina fusca* (53.8%) y *Gliricidia sepium* (38.5%), esta última especie solo en los linderos. SBM tuvo 14 especies, siendo las más abundantes *E. poeppigiana* (30.7%), *Cedrela odorata* (18.1%) y *G. sepium* (15.7%, solo en linderos al igual que en la finca anterior). Para el BR se reportaron 40 especies; aunque *Casimiroa edulis* fue la más abundante (10.6%), su valor de abundancia relativa no fue tan alto como el alcanzado por las especies abundantes de los otros hábitats (información detallada de especies y familias en el Anexo 2), debido a la mayor riqueza y distribución homogénea de especies en este hábitat. Los índices de diversidad α de Fisher (α) y Simpson (D) (Cuadro 8) mostraron la misma tendencia entre hábitats que el número de especies. La Figura 7 muestra la distribución de la abundancia de las especies

Dos familias superaron el 10% de la población de árboles en los hábitats: Fabacea-Papilionoideae (26%) y Lauraceae (10.1%). En el Cuadro 9 se muestra esta información detallada para cada hábitat. Las familias dominantes en los dos cafetales (SBM y SAM) fueron similares, mientras que las encontradas en BR fueron casi todas exclusivas de este hábitat, reflejándose en los índices de similaridad S_{SBC} y S_{MHV} (Cuadro 10). Los hábitats más similares entre sí fueron SBM y SAM ($S_{SBC} = 18.1\%$ para familias y 7.7% para especies).

Cuadro 9. Familias de árboles dominantes (>10% de individuos) en los hábitats evaluados en épocas sin flores de café.

Finca	Familia	Abundancia		
		% de individuos	No. especies	Individuos/ha
Entre paréntesis: densidad de árboles > 2.5 cm de DAP en cada finca				
SBM (104 ind/ha)	Fab-Papilionoideae	46.5	2	48.2
	Meliaceae	20.5	2	21.2
SSC (496 ind/ha)	Fab-Papilionoideae	92.3	2	457.1
BR (1343 ind/ha)	Lauraceae	14.6	4	196.1
	Piperaceae	12.4	5	166.7
	Euphorbiaceae	11.3	5	152.0
	Myrtaceae	10.9	2	147.1
	Rutaceae	10.6	1	142.2
PROMEDIO	Fab-Papilionoideae	26.0	3	168.4
	Lauraceae	10.1	4	65.4

Cuadro 10. Similitud de la población de árboles entre los hábitats evaluados en épocas sin flores de café.

Hábitats comparados		No. especies/familias compartidas Entre paréntesis en porcentaje*	S_{SBC}^{**}	S_{MHW}^{**}
Las líneas sin sombrear corresponden a especies, las sombreadas a familias Entre paréntesis el número de especies/familias para cada hábitat				
Valores entre 0-100% (similitud)				
SOL (0)	SBM (16)	0 (0)	0	0
(0)	(12)	0 (0)	0	0
SOL (0)	SAM (4)	0 (0)	0	0
(0)	(3)	0 (0)	0	0
SOL (0)	BR (41)	0 (0)	0	0
(0)	(22)	0 (0)	0	0
SBM (16)	SAM (4)	2 (11.1)	7.7	18.6
(12)	(3)	2 (15.4)	18.1	68.4
SBM (16)	BR (41)	4 (7.5)	1.7	3.0
(12)	(22)	6 (21.4)	7.0	14.5
SAM (4)	BR (41)	0 (0)	0	0
(3)	(22)	2 (8.7)	4.2	0.8

* El porcentaje de especies/familias compartidas representan el índice de similitud de Jaccard. ** S_{SBC} : índice de similitud de Sorenson modificado por Bray-Curtis, S_{MHW} : índice de similitud de Morisita-Horn modificado por Wolda. SOL: cafetal sin árboles, SBM: cafetal con árboles y baja cobertura de malezas, SAM: cafetal con árboles y alta cobertura de malezas, BR: bosque ripario

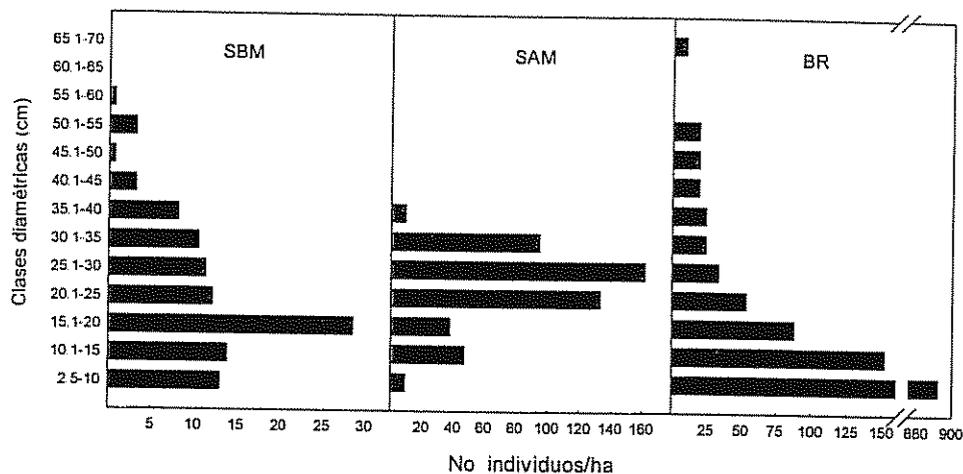


Figura 8. Distribución de las clases diamétricas (dap) de árboles en los hábitats donde se evaluó la diversidad de himenópteros en épocas sin flores de café. SBM: Cafetal con sombra y baja densidad de malezas, SAM: Cafetal con sombra y alta densidad de malezas, BR: Bosque ripario.

En el hábitat SBM la clase diamétrica 15.1-20 cm dominó la población con una diferencia clara, siendo *G. sepium* la especie más abundante (29%), usada exclusivamente en linderos (Figura 8). Solo el 3.9% (5 ind/ha, siendo cuatro de la especie *E. poeppigiana*) de los árboles superó los 50 cm de DAP sin sobrepasar los 57 cm. En el hábitat SAM dominó la clase 25.1-30 cm, representada casi exclusivamente por *E. fusca* (82%). En este hábitat el DAP no superó los 36 cm. En el BR la clase diamétrica menor (2.5-10 cm) fue la dominante (50%), siendo dos especies arbustivas las más abundantes: *Hamelia patens* (13%) y *Piper sp.* (10%). Este hábitat fue el que tuvo más árboles > 50 cm DAP (7.6% = 34 ind/ha), dominando *Casimiroa edulis* y *Ocotea spp.*, y en menor cantidad *Brosimum alicastrum* y *Sapium glandulosum*. Ningún individuo superó los 70 cm DAP.

Malezas: El hábitat SAM tuvo la cobertura de malezas mas alta (70.2%). Esta finca poseía un manejo poco intensivo en comparación a las demás; su dueño afirmó que no usaba plaguicidas y las malezas las controlaba con chapias manuales. Sin embargo, se observó la aplicación de herbicidas en las zonas de borde, algunas bastante amplias. Las otras dos fincas cafeteras tuvieron una cobertura de malezas de 4.8% (SOL) y 10.7% (SBM). El bosque ripario (BR) mostro una cobertura de 18.3%. En este caso no es correcto llamar malezas a esta vegetación, pero por motivos prácticos se seguirá incluyendo la vegetación herbácea baja en esta categoría. La mayor riqueza de especies de malezas la tuvo la finca SAM (31), seguida por los otros tres hábitats que compartieron cifras menores (SOL 22, BR 23 y SBM 25). BR mostró la distribución más homogénea de especies (Figura 7). Todas las especies y familias se pueden ver en el Anexo 3. Los índices de diversidad α y D no reflejan la información de

los datos de campo y tampoco concuerdan en el ordenamiento de los hábitats; mientras α muestra el menor valor para BR, D muestra el mayor (Cuadro 8).

Las familias dominantes (número de individuos de cada familia) fueron Asteraceae (16.7%) y Poaceae (13.2%) (Cuadro 11). Al igual que en el caso de los árboles, las especies y familias de malezas presentes en el BR fueron muy diferentes a las encontradas en las fincas cafeteras. El Cuadro 12 muestra que la mayor diferencia la tuvieron SOL y BR, lo cual es bastante lógico al ser los hábitats más contrastantes entre sí. SOL y SBM mostraron la similaridad mas alta según el índice de S_{SBC} (22.9% para especies, 34.9% para familias). A lo largo de los resultados mostrados hasta ahora, se observa que los índices de S_{MHW} y S_{SBC} no concuerdan de manera precisa en la información que brindan. S_{MHW} estima valores de similitud demasiado altos para lo que muestran los datos, contrario a S_{SBC} , que tiende a ser mas real. Este último ha ordenado los hábitats de forma similar que lo hace el porcentaje de especies (o familias o grupos taxonómicos) en común (índice de Jaccard); por estas razones se le brindará mayor confianza.

Cuadro 11. Familias de malezas dominantes (>10% de individuos) en los hábitats evaluados en épocas sin flores de café.

Hábitat	Familia	Abundancia	
		% de individuos	No. especies
Entre paréntesis: cobertura de malezas en cada hábitat			
SOL	Poaceae	22.6	7
(4.8%)	Oxalidaceae	17.2	1
	Solanaceae	16.6	1
	Asteraceae	15.0	4
	Cruciferae	12.1	1
SBM	Asteraceae	26.0	7
(10.7%)	Balsaminaceae	25.7	1
	Poaceae	18.1	4
SAM	Asteraceae	25.9	7
(70.2%)	Rubiaceae	20.4	2
	Verbenaceae	18.4	5
	Poaceae	10.0	5
BR	Urticaceae	16.4	3
(18.3%)	Musaceae	11.7	1
PROMEDIO	Asteraceae	16.7	11
(26.0%)	Poaceae	13.2	11

Cuadro 12 Similitud de la población de malezas entre los hábitats evaluados en épocas sin flores de café.

Hábitats comparados		No. especies/familias compartidas	S_{SBC}^{**}	S_{MHW}^{**}
Entre paréntesis el número de especies/familias para cada hábitat				
Las líneas sin sombrear corresponden a especies, las sombreadas a familias		Entre paréntesis en porcentaje *	valores entre 0-100% (similitud)	
SOL (22)	SBM (25)	14 (42.4)	22.9	15.3
(11)	(15)	10 (62.5)	34.9	53.7
SOL (22)	SAM (30)	9 (20.9)	3.0	10.1
(11)	(15)	6 (30.0)	7.2	44.2
SOL (22)	BR (23)	0 (0.0)	0	0
(11)	(14)	1 (4.2)	3.7	4.2
SBM (25)	SAM (30)	9 (19.6)	10.1	25.6
(15)	(15)	8 (36.4)	19.7	63.3
SBM (25)	BR (23)	1 (2.1)	10.3	25.9
(15)	(14)	3 (11.5)	15.1	19.8
SAM (30)	BR (23)	3 (6.0)	5.6	5.1
(15)	(14)	3 (11.5)	5.5	3.4

* El porcentaje de especies/familias compartidas representan el índice de similitud de Jaccard. ** S_{SBC} : índice de similitud de Sorenson modificado por Bray-Curtis, S_{MHW} : índice de similitud de Morisita-Horn modificado por Wolda. SOL: cafetal sin árboles, SBM: cafetal con árboles y baja cobertura de malezas, SAM: cafetal con árboles y alta cobertura de malezas, BR: bosque ripario.

4.1.2.2. Riqueza y abundancia de especies de himenópteros

Las evaluaciones se realizaron sobre cualquier planta o estructura dentro de los hábitats, pero fue sobre flores donde se registraron la mayoría de abejas; las avispas visitaron mucho menos estas estructuras.

Abejas: Se registraron un total de 1366 individuos distribuidos en 39 especies de abejas, de las cuales las más abundantes fueron *Apis mellifera* (30%), *Geotrigona lutzi* (15%), *Tetragonisca angustula* (13%), *Trigona fulviventris* (13%), *Trigona corvina* (8%) y *Exomalopsis analis* (7%). El hábitat SAM mostró el mayor número de especies de abejas (32), seguida por BR (26), SBM (12) y por último SOL (2). La abundancia total de abejas tuvo una tendencia similar, aunque se invirtieron los dos primeros lugares: BR 578 individuos, SAM 487, SBM 285 y SOL 16. Los índices de diversidad α y D reflejan la información mencionada: SAM > BR > SBM > SOL (Cuadro 8). La distribución de la abundancia por especies se ve en la Figura 9.

Al mirar las abejas por grupos taxonómicos, se puede ver que SAM obtuvo las mayores abundancia para todos, excepto para Meliponini que fue mayor en BR y SBM (Figura 9). SOL tuvo las menores abundancias y fue el único hábitat con ausencia total de Halictidae, Megachilidae y otros Apidae

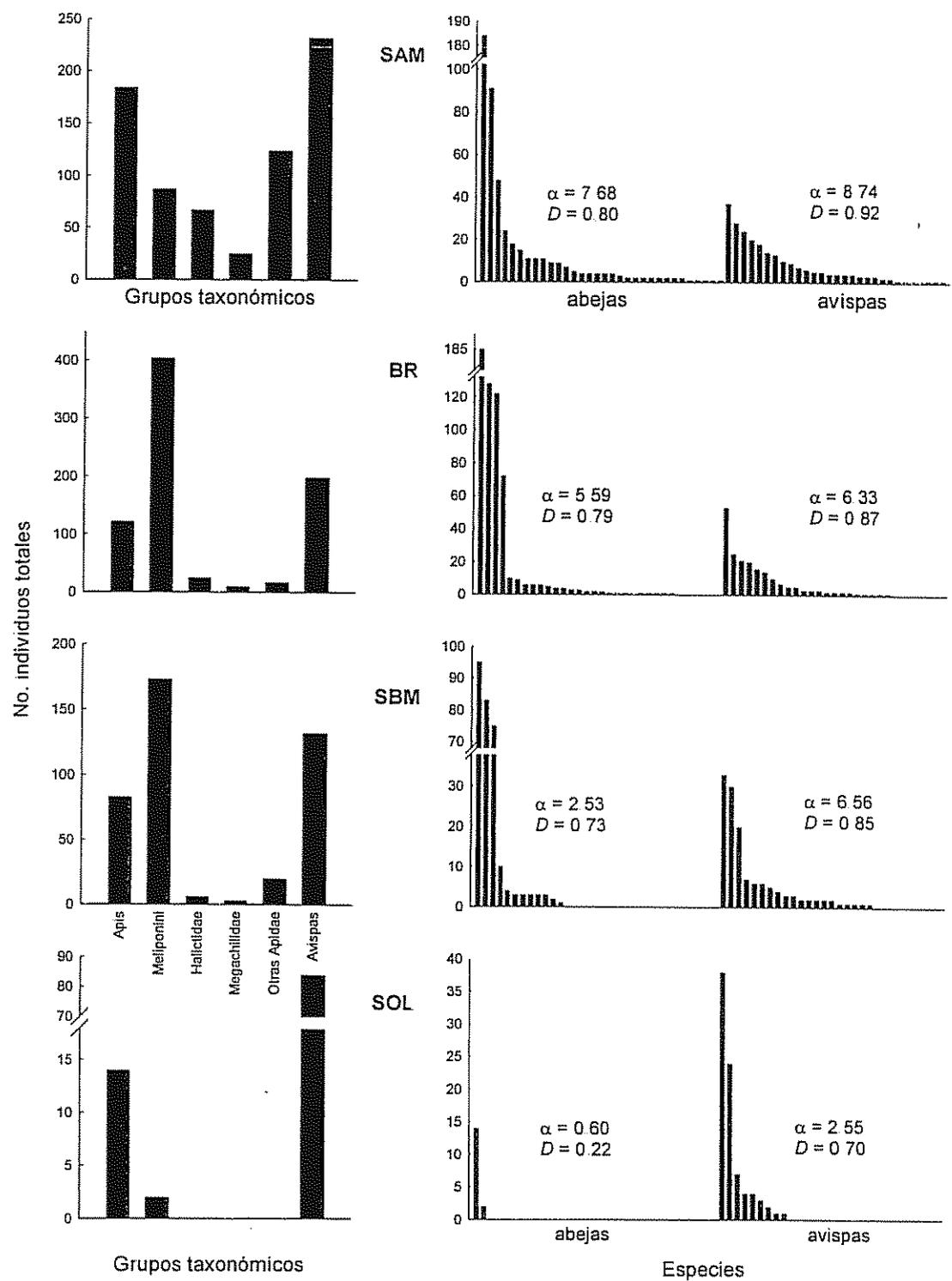


Figura 9 Distribución de la abundancia de himenópteros registrados en épocas sin flores de café. Izquierda: grupos taxonómicos incluyendo avispas; Derecha: especies de abejas y avispas. SAM: Cafetal con sombra y alta densidad de malezas, SBM: Cafetal con sombra y baja densidad de malezas, SOL: Cafetal a pleno sol, BR: Bosque ripario, α : índice de Alfa de Fisher, D : índice de Simpson.

BIBLIOTECA

(solo 14 individuos de *A. mellifera* y 2 de la misma especie de Meliponini). *Apis* fue el grupo más abundante en SOL (88%) y SAM (38%), y Meliponini en SBM (61%) y BR (70%). En segundo lugar de abundancia para SOL estuvo Meliponini (12%), otros Apidae en SAM (25%), y *Apis* en SBM (29%) y BR (21%).

En esta fase de la investigación – época sin flores de café – resaltó la gran riqueza de especies de la Familia Halictidae (18, comparado con 2 en flores de café), la mayoría en SAM y BR. Lo mismo sucedió con el grupo de Otras Apidae, que en esta fase no solo incluyó especies de abejas grandes; se registraron 12 especies (4 en la Fase IA) que dominaron también en SAM y BR (Figura 9). Para Meliponini, aunque fue un grupo de gran abundancia, el número de especies solo llegó a cinco, registrándose todas en el hábitat BR, tres en SAM y SBM, y solo una en SOL. Más detalle sobre las especies y grupos taxonómicos se puede ver en el Anexo 5B.

Avispas: Se registraron 646 individuos distribuidos en 33 morfoespecies, representando el 32% de los himenópteros registrados. Esto contrasta con lo sucedido en flores de café (8% sin tener en cuenta *Apis*). Si se incorporan las avispas como un grupo taxonómico más junto con los cinco de abejas, las avispas resultan ser el más abundante para SOL (84%) y SAM (32%) y el segundo para SBM (32%) y BR (26%) (Figura 9).

El hábitat SAM mostró la mayor riqueza y abundancia de especies (29 y 232, respectivamente), seguido de BR (22 y 198), SBM (20 y 132), y SOL (9 y 84). Este comportamiento se reflejó en los índices α y D (Cuadro 8), que siguieron el mismo patrón que en el caso de las abejas. La distribución de la abundancia de especies se pueden ver en la Figura 9.

Las 33 morfoespecies de avispas se agruparon en 12 familias. Las más comunes, en su orden, fueron Vespidae (52.3%), Sphecidae (22.0%) e Ichneumonidae (18.1%), logrando acumular el 92.4% de los individuos. Los géneros dominantes fueron *Synoeca*, *Epipona* y *Polybia*, todos pertenecientes a la familia Vespidae (Anexo 5B).

Se debe resaltar que las 5 morfoespecies registradas en flores de café (primera fase) estuvieron incluidas en las 9 morfoespecies (de las 33 registradas en esta fase) que se observaron visitando flores en la vegetación acompañante del café; el resto se observaron en el follaje, tallos, hojarasca y el suelo.

4.1.2.3. Similitud de las poblaciones de himenópteros entre hábitats

El índice S_{SBC} mostró que la mayor similitud la tuvo BR con SAM (46.7%) y con SBM (42.6%). La menor la tuvo SOL con SAM (5.5%) y con BR (5.3%). El índice S_{MHW} realizó estimaciones ilógicas, dando por ejemplo la mayor similitud a SOL y SAM (67.7%), yendo contra lo que muestran los datos. De nuevo se confirma la mayor eficiencia del índice S_{SBC} (Cuadro 13).

El análisis de varianza de himenópteros en función de la abundancia por grupos taxonómicos mostró también diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los hábitats. BR y SAM (estadísticamente similares) mostraron una abundancia total de abejas y de avispas significativamente mayor a la de

Cuadro 13. Similitud de la población de himenópteros entre los hábitats evaluados en épocas sin flores de café.

Hábitats comparados		No. especies/gt* compartidos	S_{SBC}^{***}	S_{MHW}^{***}
Entre paréntesis el número de especies/grupos taxonómicos para cada hábitat				
Las líneas sin sombrear corresponden a especies, las sombreadas a grupos taxonómicos		Entre paréntesis en porcentaje**	valores entre 0-100% (similitud)	
SOL (2)	SBM (12)	2 (16.7)	10.6	56.5
(3)	(6)	3 (50.0)	38.6	58.0
SOL (2)	SAM (32)	1 (3.0)	5.5	67.7
(3)	(6)	3 (50.0)	24.4	65.1
SOL (2)	BR (26)	2 (7.7)	5.3	37.5
(3)	(6)	3 (50.0)	22.8	45.3
SBM (12)	SAM (32)	10 (29.4)	35.2	55.2
(6)	(6)	6 (100)	58.2	79.1
SBM (12)	BR (26)	11 (40.7)	42.6	42.8
(6)	(6)	6 (100)	69.4	97.3
SAM (32)	BR (26)	19 (48.7)	46.7	58.5
(6)	(6)	6 (100)	61.4	65.7

* gt: grupos taxonómicos. ** El porcentaje de especies/gt compartidos representan el índice de similitud de Jaccard. *** S_{SBC} : índice de similitud de Sorenson modificado por Bray-Curtis, S_{MHW} : índice de similitud de Morisita-Horn modificado por Wolda. SOL: cafetal sin árboles, SBM: cafetal con árboles y baja cobertura de malezas, SAM: cafetal con árboles y alta cobertura de malezas, BR: bosque ripario.

Cuadro 14. Diferencia de las poblaciones de himenópteros entre los hábitats evaluados en épocas sin flores de café en función de la prueba de Duncan.* ($\alpha = 0.05$, $n = 5$).

TOT-Abejas	A. mellifera	Meliponini	Halictidae	Megachilidae	OtrosApid	Avispas
a BR	a SAM	a BR	a SAM	a SAM	a SAM	a SAM
a SAM	b BR	b SBM	b BR	a b BR	b SBM	a BR
b SBM	b SBM	c SAM	b c SBM	b SBM	b BR	b SBM
c SOL	c SOL	d SOL	c SOL	b SOL	c SOL	c SOL

* El análisis se realizó con los datos de abundancia transformados (Raíz cuadrada+0.5). SOL: cafetal sin árboles, SBM: cafetal con árboles y baja cobertura de malezas, SAM: cafetal con árboles y alta cobertura de malezas, BR: bosque ripario

SBM y SOL. Por grupos de abejas el comportamiento fue relativamente similar entre hábitats, a excepción de Meliponini que mostró diferencias significativas entre cada uno y ubicó a SAM en tercer lugar (en los demás casos tuvo la mayor abundancia). Información detallada se puede ver en el (Cuadro 14).

4.1.2.4. Plantas más atractivas para abejas y avispa

Las herbáceas o malezas, fueron las especies que atrajeron más del 95% de abejas. Sin embargo, de sus 72 especies solo 15 (20%) fueron visitadas por abejas, dominando la familia Asteraceae. Una especie muy atractiva para las abejas fue *Marsipianthes chamaedris* (Lamiaceae). En el Cuadro 15 se pueden ver las preferencias que mostraron las abejas por ciertas especies de malezas. La preferencia de las avispa por las malezas no fue tan clara como para abejas.

Cuadro 15. Especies vegetales visitadas por abejas en épocas sin flores de café. Las cifras corresponden al número de abejas que visitaron flores de malezas del hábitat SAM.

Gremio	Especie	Familia	Hábitats	No. abejas visitando malezas					
				TOI	Apis	Melip	Halic	Megach	Otr-Ap
Malezas	<i>Bidens pilosa</i>	Asteraceae	SOL, SBM, SAM	127	57	4	25	13	28
	<i>Elbira biflora</i>	Asteraceae	SBM, SAM	19	1		13		5
	<i>Emilia fosbergii</i>	Asteraceae	SOL, SBM, SAM	44	40		3	1	
	<i>Jaejeria hirta</i>	Asteraceae	SAM	8		7	1		
	<i>Melampodium divaricatum</i>	Asteraceae	SAM	14		13	1		
	<i>Impatiens walleriana</i>	Balsaminaceae	SBM, SAM, BR	10		10			
	<i>Commelina diffusa</i>	Commelinaceae	SOL, SAM	4		3			1
	<i>Marsipianthes chamaedris</i>	Lamiaceae	SOL, SBM, SAM	69	13	4	2	5	45
	<i>No identif. (enredadera)</i>	Passifloraceae	SAM	12	10				2
	<i>Ixophorus sp</i>	Poaceae	SOL, SBM, SAM	14	5	9			
	<i>Setaria sp</i>	Poaceae	SAM, BR	1	1				
	<i>Richardia scabra</i>	Rubiaceae	SOL, SBM, SAM	39	20	4	8	1	6
	<i>Spermacoce ocyimifolia</i>	Rubiaceae	SOL, SBM, SAM	27	2	3	11		11
	<i>Browallia americana</i>	Solanaceae	SOL, SBM	2		2			
	<i>Spananthe paniculata</i>	Umbellifera	SAM	25		25			
Arboles	<i>Croton draco</i>	Euphorbiaceae	BR						
	<i>Inga edulis</i>	Fab-Mimosoideae	SBM, SAM						
	<i>Ficus costaricana</i>	Moraceae	SBM, BR						
	<i>Syzygium jambos</i>	Myrtaceae	SBM, BR						
Arbustos	<i>Hamelia patens</i>	Rubiaceae	BR						

SOL: cafetal sin árboles, SBM: cafetal con árboles y baja cobertura de malezas, SAM: cafetal con árboles y alta cobertura de malezas, BR: bosque ripario. Melip: Meliponini, Halic: Halictidae, Megach: Megachilidae, Otr-Ap: abejas de la familia Apidae excluyendo *Apis mellifera* y la tribu Meliponini

Las especies arbóreas sobre las que se registraron visitas de abejas fueron solo 4 (12,1%) de las 33 en los cuatro hábitats (Cuadro 15): *Inga edulis* (Mimosoideae), *Croton draco* (Euphorbiaceae), *Syzygium jambos* (Myrtaceae) y *Ficus costaricana* (Moraceae). El género *Inga* es reportado frecuentemente como fuente melífera para abejas (Arce *et al* 2001, Zamora y Pennington 2001, Poveda y Sanchez 1999, Zevallos y Pérez 1990, Espina y Ordetx 1983), coincidiendo con los registros tomados sobre *Inga edulis*, que sobresalieron por la abundancia de abejas y avispa visitando sus flores. En los hábitats donde se observó esta especie (SAM y SBM), fue la única donde se registraron abejas grandes (compitiendo con colibríes por el recurso floral). En BR, estas abejas se observaron sobre Heliconias y en arbustos de *Hamelia patens* (Rubiaceae). *Croton draco* sobresalió por la profusa visita de *Apis mellifera* y abejas Meliponini (principalmente *Geotrigona lutzi*), siendo solo dos o tres árboles en floración los que atrajeron la mayoría de individuos registrados en el hábitat BR. *Syzygium jambos* y *Ficus costaricana* presentaron la particularidad de atraer abejas por sus nectarios extraflorales (no tenían flores), pero Arce *et al* (2001) resaltaron a *S. jambos* por el importante recurso que representa para las abejas en época de floración. En este experimento sus nectarios extraflorales atrajeron solo individuos de *Tetraginisca angustula* en BR. Dos o tres árboles de *F. costaricana* fuertemente podados (poda baja; ya habían regenerado ramas) atrajeron casi la totalidad de individuos de *T. corvina* registrados en SBM.

Es importante aclarar que otras especies arbóreas pueden haber sido visitadas pero la altura de sus flores hizo difícil registrarlas (la altura máxima de muestreo fue 7 m). Por otro lado, la mayoría de los árboles no estaban florecidos, lo cual implica que para tener información completa de cada hábitat se debería muestrear mínimo durante un año y así cubrir todas las etapas fenológicas (no solo floración; recursos de otro tipo - extraflorales - pueden estar disponibles en otras etapas). Adicionalmente, las abejas también presentan estacionalidad, exhibiendo cambios en sus poblaciones a lo largo del año (Roubik 1989).

4.1.2.5. Calidad de los hábitats usando abejas euglosinas como indicador

El número de individuos que llegaron en cada periodo de evaluación, a excepción del primero (0-5 min), difirió significativamente entre hábitats ($p < 0,05$). La prueba de Duncan atribuyó las diferencias al hábitat SOL, único hábitat sin árboles, donde solo fue capturado un individuo durante los cinco muestreos, 24 minutos después de colocados los cebos (Figura 10). Los tiempos de cada individuo registrado se pueden ver en el Anexo 6.

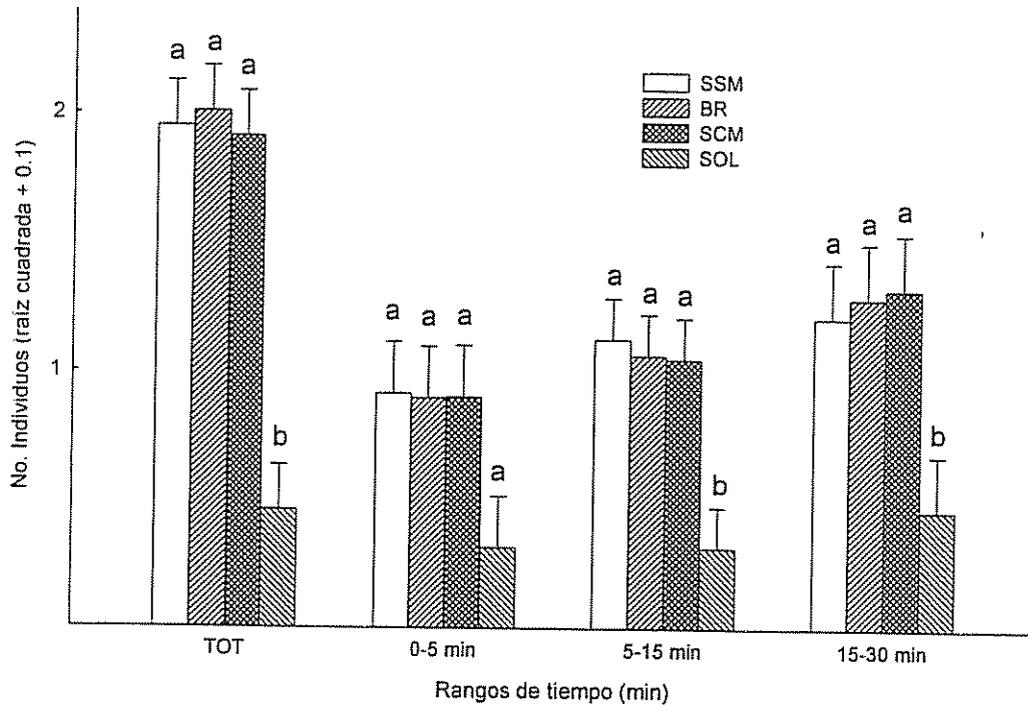


Figura 10 Número de abejas euglosinas capturadas 30 minutos después de colocar atrayentes químicos en épocas sin flores de café. SOL: cafetal a pleno sol, SBM: cafetal con sombra y baja cobertura de malezas, SAM: cafetal con sombra y alta cobertura de malezas, BR: bosque ripario, TOT: periodo total (0-30 minutos). Las barras indican el error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($\alpha = 0.05$, $n = 5$) entre hábitats para cada periodo de tiempo evaluado.

4.2. Efecto de la polinización de abejas sobre la producción de café

4.2.1. Retención de frutos

El promedio de retención de frutos (respecto al número inicial de flores) en las tres fincas donde se trabajó fue 43%. La finca Huacas fue la que obtuvo el mayor valor con 52%, seguida de San José con 37% y San Pedro con 31%.

Los promedios de retención de frutos en las tres fincas indicaron un efecto positivo de los tratamientos donde se permitió/promovió la polinización cruzada, pero las diferencias no llegaron a ser significativas (Figura 11A). Contrario a esto, las covariables tuvieron un efecto significativo (*Número promedio de flores por nudo* (Flores/nudo), *Número promedio de hojas por nudo* (Hojas/nudo), *Porcentaje de cielo descubierto sobre la planta* (%LuzPlanta), y *Porcentaje de cielo descubierto sobre la rama* (%LuzRama)) (Cuadro 16) Sin embargo, al realizar un análisis mas

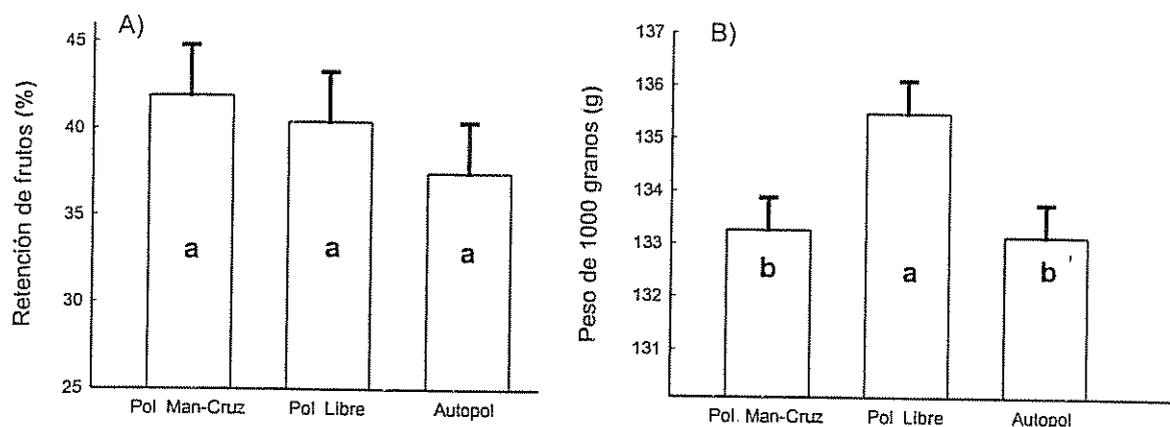


Figura 11. Efecto del tipo de polinización sobre A) la retención y B) el tamaño de frutos de café (evaluado en función de una muestra de mil granos). Las barras indican el error estándar, y las letras las diferencias ($\alpha = 0.05$) según la prueba de Duncan.

detallado (Step Wise Analysis) se observó inconsistencia en su efecto. Este análisis consideró significativa una covariable en cada finca, a excepción de San José donde se consideraron dos.

4.2.2. Calidad de frutos

La distribución del número de granos en los diferentes tamaños puede ser diferente entre dos muestras. Sin embargo, dichas muestras pueden llegar a tener un rendimiento similar (peso) debido a un efecto compensatorio entre el peso de las diferentes clases de tamaño. Basado en este razonamiento, el análisis del tamaño y peso de granos se realizó en función del peso total (rendimiento) de una muestra hipotética de mil granos. El grano seco ("café oro") de cada finca, tratamiento y muestra (3 por tratamiento) fue clasificado por tamaño en cuatro clases. A partir de la proporción de granos y peso promedio por grano de cada tamaño se estimó el rendimiento de la muestra hipotética de mil granos. Con este procedimiento se pudo ver un efecto de los tratamientos (también de fincas, pero no de la interacción Finca*Tratamiento; ver Cuadro 16), aunque solo fue significativo en la finca Huacas ($r^2=0.83$, $p=0.005$), diferenciando los tres tratamientos en el orden Pol. Abierta > Autopolinización = Pol. Cruzada Manual (Figura 11B). Sin embargo, el incremento obtenido por la polinización abierta en esta finca fue poco (1.5%, respecto al tratamiento de autopolinización). Un análisis más fino en esta finca (para cada categoría de tamaño de granos) reveló que solo la categoría de granos de mayor tamaño (18/64") tuvo diferencias significativas. El rendimiento más bajo del tratamiento con polinización cruzada manual fue incoherente con la hipótesis del experimento ("la polinización cruzada aumenta la producción de café").

Cuadro 16. Efecto de los tratamientos de polinización sobre los componentes del rendimiento en café.

Análisis	Fuentes de variación	Pr > F	Ajuste del modelo
Retención de Frutos (%)	Trat	0.5260	$F_{(12,104)} = 4.96$ $p = < 0.0001$
	Finca	< 0.0001	
	Trat * Finca	0.7625	
	Flores/nudo (covar)	0.0046	
	Hojas/nudo (covar)	0.0594	
	%LuzPlanta (covar)	0.0002	
	%LuzRama (covar)	0.1202	
Frutos Vanos (%)	Trat	0.7813	$F_{(12,53)} = 1.71$ $p = 0.091$
	Finca	0.0124	
	Trat * Finca	0.8043	
	%LuzRama (covar)	0.0247	
	Hojas/nudo (covar)	0.0838	
Fruto Caracolillo (%)	Trat	0.6157	$F_{(12,53)} = 1.90$ $p = 0.0554$
	Finca	0.0202	
	Trat * Finca	0.1637	
	Flores/nudo (covar)	0.1159	
Rendimiento* f(tamaño de granos)	Trat	0.0247	$F_{(8,18)} = 4.75$ $p = 0.0029$
	Finca	0.0007	
	Trat * Finca	0.2006	

* Se estimó en función de la distribución del número de granos de cada tamaño y su peso.

Los ANOVA realizados para el porcentaje de grano vano y grano caracolillo no mostraron diferencias significativas ($p > 0.05$) entre tratamientos pero si entre fincas (Cuadro 16). El efecto de la covariable %LuzRama fue significativo solo para el porcentaje de grano vano.

5. DISCUSION

5.1. La diversidad de himenópteros como respuesta a la diversidad vegetal

En el presente trabajo no se realizaron análisis formales (ANOVA, regresiones) entre la diversidad de himenópteros y las características propias de cada cafetal debido a la ausencia de repeticiones de los sistemas estudiados. Sin embargo, con base en el conocimiento existente sobre la ecología de himenópteros, se discutieron las razones que pueden explicar la diversidad y abundancia registradas bajo las diferentes condiciones agroecológicas donde se trabajó.

La información generada en este trabajo muestra que la vegetación, a nivel de paisaje a nivel de finca, puede ser un factor muy relevante para determinar la abundancia de himenópteros de un habitat.

Autores como Allen-Wardell *et al.* (1998), Kearns *et al.* (1998), y Kevan (1999) mencionaron la deforestación como una de las causas principales de la disminución de las poblaciones de abejas. El bosque les provee recursos tanto alimenticios como de vivienda. Así, la cantidad de bosque puede definir una máxima abundancia potencial de himenópteros en cualquier sitio dentro de una misma región o paisaje, siendo posible que las características internas de cada cafetal (o cualquier sistemas de cultivo) queden en un nivel inferior de importancia para los himenópteros. Estas afirmaciones apoyan los resultados obtenidos en esta fase de la investigación, donde la densidad de bosque circundante a cada finca fue la única variable que tuvo la misma tendencia entre fincas que la diversidad de total himenópteros (número especies y abundancia): Huacas > San Pedro > San José > Palmares. Por grupos taxonómicos se observó el mismo patrón general.

No se debe descartar el efecto que pueden haber tenido las malezas y árboles sobre la diversidad de himenópteros. La riqueza y abundancia de ambos tipos de vegetación tienden a seguir el mismo comportamiento (orden entre fincas según el valor de las variables mencionadas) que mostró la diversidad de himenópteros, aunque no de manera tan precisa como lo hace la densidad de bosque. La finca San Pedro presentó ausencia total de árboles y sin embargo fue la segunda en abundancia para todos los grupos de himenópteros (sin considerar *Apis* por razones ya expuestas). El mismo tipo de incoherencia sucede con el número especies de malezas. Por esta razón se reafirma la mayor importancia que se le ha dado a la densidad de bosque circundante como factor determinante de la diversidad de himenópteros registrada. Teniendo en cuenta la riqueza de fuentes de recursos que representa la cercanía y abundancia del bosque, esta afirmación es mas relevante para aquellas especies de himenópteros que usan los árboles (sus diferentes estructuras) como principal lugar de nido, siendo el caso de la mayoría de las especies de la tribu Meliponini (Roubik 1983, Wille y Michener 1973), y en general de la familia Apidae.

A pesar de que los resultados discutidos no le den gran peso a la composición vegetal de la finca como un factor determinante de la diversidad de himenópteros, no quiere decir que no la haya. La densidad de bosque circundante a cada finca es una variable que caracteriza el paisaje. La vegetación interna de las fincas por definición evalúa una escala espacial menor, y este menor nivel jerárquico puede ser la causa de que sus efectos no sean claros y posiblemente esten enmascarados en el mayor peso que ejerce el paisaje.

La variable densidad de bosque circundante brinda también una explicación a la baja riqueza y abundancia de himenópteros observada en la finca San José. Esta finca no tuvo bosque en sus primeros 300 m alrededor y fue la única que presentó una abundancia total y de *Apis* realmente baja (no habían apiarios comerciales cercanos). Palmares tuvo la menor densidad de bosque circundante lo cual puede explicar la baja riqueza y abundancia de abejas (excepto de *Apis* por la cercanía de apiarios comerciales). Sin embargo, otra explicación puede haber sido el alto uso de pesticidas en esta finca (Anexo 1A).

A una escala espacial menor, el experimento en San Pedro con diferentes distancias del bosque ripario (20, 180 y 350 m.) demostró también una relación positiva entre la cercanía del bosque y la abundancia de himenópteros. Aunque esta finca fue la segunda en abundancia y diversidad de himenópteros, la totalidad de las especies de Meliponini (cinco) se registraron solo en los bordes de la finca, casi exclusivamente en el borde próximo al bosque ripario. El mismo resultado mostraron las avispas. *Apis mellifera* fue la única especie que logró llegar al transecto ubicado en la parte central de la finca (el mas alejada de cualquier recurso arbóreo). Varios autores apoyan estos resultados. Roubik (1995) mencionó que se puede asumir como regla general que cualquier cultivo que requiera polinización por organismos como insectos, producirá menos si es plantado en terrenos mas anchos de 50 o 100 m, incluso si el terreno está cerca a zonas con abundantes polinizadores, debido a que estos tienden a concentrarse en los bordes (las zonas internas requieren de mayor esfuerzo de desplazamiento), y mas si la oferta floral tiende a ser sincrónica (gran abundancia de recursos florales). Esto lo demostró Amaral (1972) monitoreando el comportamiento natural de colonias de *A. mellifera* colocadas en el centro de un cafetal. El encontró que las abejas fueron especialmente abundantes dentro de un radio de 25 m de las colonias y continuaron siendo numerosos hasta 50 m, pero redujeron su abundancia a los 100 m. Para abejas sin aguijón, Heard (1999) afirmó que su rango de vuelo está frecuentemente entre 100-400 m, pero siempre observó mayor concentración de individuos en distancias cercanas al nido, siempre y cuando estas áreas brinden suficiente alimento.

La tendencia de observar una mayor densidad de abejas en áreas cercanas al nido (Amaral 1972, Heard 1999, Roubik 1995) puede ser mas marcada cuando la disponibilidad de flores es alta, como sucedió en el experimento descrito en San Pedro. La floración del café en esta y las demás zonas donde se trabajó (estaciones de lluvia marcadas) fue bastante sincronizada, traduciéndose en una disponibilidad masiva de recursos florales. Esto puede ocasionar que los himenópteros no se vean obligados a recorrer grandes distancias y por lo tanto no avancen demasiado al interior de los cafetales florecidos. La gran abundancia de recursos no lo exige, y esto es lo que parecen demostrar los resultados. En situaciones opuestas, donde los recursos se encuentran mas dispersos y escasos, es

posible que los individuos se esfuercen mas y recorran mayores distancias, como lo demostraron Roubik y Aluja (1983) en un ensayo con *Cephalotrigona capitata* y *Melipona fasciata*, estimando un rango máximo de vuelo de 1.7 y 2.4 km, respectivamente (la primera de menor tamaño corporal que la segunda). Aunque estas cifras son relativamente grandes, se debe entender que los individuos experimentales fueron forzados a demostrar su maxima capacidad, y por lo tanto no debe ser un fenómeno que ocurra con frecuencia bajo condiciones naturales.

La tendencia a observar mayores rangos de vuelo en abejas grandes es una explicación de que solo *Apis* haya alcanzado el transecto ubicado en el centro del cafetal. Las especies de la tribu Meliponini que se registraron (*Geotrigona lutzi*, *Trigona corvina*, *Tetragonisca angustula*, *Nannotrigona perilampoides*) son de menor tamaño corporal que *Apis*. Ricketts (datos aun no publicados) obtuvo resultados similares en otro cafetal en Costa Rica. En su investigación no encontró diferencias significativas en la abundancia de *Apis* en las tres distancias de muestreo que estableció dentro del cafetal respecto a fragmentos de bosque que colindan con la finca. Para abejas sin aguijón los resultados fueron diferentes; su abundancia total y el número de especies fue mucho mayor en los sitios cercanos al bosque (< 100 m) que en las otras dos distancias (1000, 2000 m).

Los resultados discutidos sobre la diversidad de himenópteros en las cuatro fincas, y más profundamente en la finca San Pedro, sugieren dos escalas espaciales de la distribución de los himenópteros: a nivel de paisaje brinda argumentos que respaldan la idea de que las regiones con mayor abundancia de masas boscosas tienden también a albergar una mayor diversidad y abundancia de himenópteros. A una escala menor, los resultados en la finca San Pedro (tres distancias al bosque ripario) sugieren que dentro de una región la población de himenópteros tiende a distribuirse con mayor abundancia en las áreas próximas a los fragmentos de bosque.

A un tercer nivel de distribución espacial, se observó que la abundancia total, sobre todo de Meliponini y *Apis*, fue superior en los sitios con mayor densidad de flores de café. Esto coincide con los resultados encontrados por Roubik (2000) en cafetales, y con los de Visscher y Seeley (1982) en diferentes habitats no agrícolas.

Aunque no se encontraron resultados que den importancia a la composición vegetal interna de los cafetales, no significa que no la haya. El diseño de muestreo del estudio durante la floración del café no permitió detectar este tipo de efectos (no se logró trabajar con fincas cercanas); en cambio sugiere respuestas a condiciones de mayor escala espacial.

El trabajo durante la época sin flores de café se enfocó en obtener la información del efecto de la vegetación interna de las fincas sobre la diversidad de himenópteros. La idea de realizar esta fase fue eliminar la influencia del tipo paisaje (zona) y profundizar en la función de los otros componentes del sistema cafetero en la conservación de la diversidad de himenópteros. Además, no es correcto pensar que solo los registros de himenópteros en flores de café sean un indicador apropiado de la bondad de cada tipo de agroecosistema, porque 1) es posible que algunas especies de himenópteros presentes en el sistema no sean atraídas por las flores de café y queden fuera de los registros, y 2) la floración del café representa un periodo muy corto (aprox. 12 días: 4 floraciones, 3 d. c/u; en zonas con estacionalidad marcada, donde se realizó el trabajo). Por lo tanto, ecológicamente es relevante dar oportunidad a que otros componentes del agroecosistema presentes la mayor parte del año muestren su atraktividad para la apifauna.

En épocas sin flores de café la cobertura de malezas fue la única variable que siguió la misma tendencia de la abundancia de la mayoría de los grupos taxonómicos (cinco de seis; la excepción fue Meliponini). Muchas malezas representan una fuente importante de recursos florales para las abejas durante todo el año. Lagerlöf *et al.* (1992) estudiaron la abundancia de insectos polinizadores en las margenes de campos agrícolas y concluyeron que estas pequeñas áreas de plantas herbáceas con flores fueron muy atractivas para insectos polinizadores, incluyendo varias especies de abejas.

Otro factor que pudo contribuir a la gran abundancia y diversidad de abejas en SAM fue la baja cantidad de pesticidas aplicada en esta finca. Su dueño afirmó no usar ningún producto químico, sin embargo se pudo observar la aplicación de herbicidas en los bordes de la finca. La parte interna fue cortada con machete.

Las especies de las familia Asteraceae, Rubiaceae y Lamiaceae sobresalieron al atraer gran parte de las abejas registradas. Estos resultados son respaldados por varios autores que reportan la importancia de estas familias como fuente de recursos para las abejas (Heithaus 1979a, Sáinz y Gómez 2000, Roubik 1989).

La vegetación arbórea es el principal recurso de nido para las abejas Meliponini (Wille y Michener 1973), lo cual explica porqué su riqueza y abundancia siguieron el mismo patrón de las variables arbóreas (BR > SBM > SAM > SOL): número de especies, cobertura, densidad de árboles gruesos (dap > 50 cm), e índices de diversidad α y D . Hubbell y Johnson (1977) encontraron una relación positiva entre el número de especies arbóreas y el número de nidos encontrados, principalmente en árboles gruesos (>50 cm dap), los cuales tienden a tener mas cavidades. Los reportes sobre

deforestación que atribuyen efectos negativos sobre la diversidad de abejas apoyan la importancia de las variables arbóreas (Allen-Wardell *et al.* 1998).

No se encontraron reportes que relacionen a la cobertura (sombra) con la abundancia de abejas sin aguijón. El análisis realizado durante la floración del café entre la abundancia de abejas y la cobertura (indicador de sombra) no le dió importancia a este factor. Sin embargo, Roubik⁷ (com. pers. 2000) afirman que en algunos casos se observa la tendencia de un menor porcentaje de abejas de color oscuro a plena exposición solar por razones de regulación de la temperatura corporal. La sombra podría también actuar de forma indirecta sobre la abundancia de abejas. Áreas más abiertas pueden promover una mayor densidad de flores de café, atrayendo gran cantidad de abejas, como se demostró en este trabajo.

Los argumentos que apoyan la relación entre el grupo Meliponini y los árboles aplican también a *Apis*. Ambos grupos usan los árboles como principal recurso de nido (Roubik 1983a, Wille y Michener 1973). La mayor respuesta de Meliponini a la vegetación arbórea, en comparación a *Apis*, puede originarse del menor rango de vuelo que mostró en este trabajo (experimento de distancias al bosque ripario en la finca San Pedro) y otros ya citados.

Los resultados con abejas euglosinas (Apidae: Apinae: Euglossini) también resaltan la importancia de la vegetación arbórea en la conservación de polinizadores. El único hábitat sin árboles (SOL) fue donde llegó la menor cantidad de individuos (solo uno), indicando la poca atractividad del hábitat para este grupo de abejas. La atractividad de hábitats con árboles para abejas euglosinas se debe a estructuras leñosas, hojas, exocarpio de frutos y bromelias en muchos árboles, que sirven como nido para estas especies (Zucchi *et al.* 1969).

Halictidae, Megachilidae y otros Apidae son grupos que anidan en hábitats donde la presencia de árboles no es tan determinante como para *Apis* y Meliponini. Las abejas de la familia Halictidae anidan preferencialmente en el suelo, al igual que el género *Exomalopsis*, que representó el 60% de los individuos del grupo de otros Apidae. Las abejas Megachilidae no tienen preferencias muy marcadas; pueden anidar en el suelo, así como en ramas delgadas, nidos abandonados de otras especies (p.e. coleopteros) y otro tipo de hábitats (Roubik 1989). Por este tipo de comportamiento, los tres grupos de abejas mencionados pueden haber mostrado una respuesta exclusiva a los hábitats donde los recursos alimenticios (flores de malezas) fueron más abundantes. Sin embargo, es muy posible que estas abejas usen recursos arbóreos disponibles en etapas fenológicas diferentes a las cubiertas en los muestreos.

Las cinco especies de avispas que visitaron las flores de café representaron un bajo porcentaje (2-4%) de la abundancia total de himenópteros. Las mismas especies, y cuatro más, fueron encontradas visitando flores de malezas en épocas sin flores de café. Estas cifras se diferencian un poco de los encontradas por Heithaus (1979b), también trabajando en Costa Rica. Este autor reportó un 12% de avispas dentro de un total complementado solo por abejas al igual que en el presente trabajo. Sin embargo esta diferencia puede deberse a que su trabajo incluyó hábitats naturales, sin cultivos agrícolas y con alta diversidad de vegetación. Aunque en el presente trabajo solo se tomaron registros sobre flores de café, también se observó la tendencia hacia un mayor porcentaje de avispas en las fincas con mayor diversidad de vegetación natural cercana. Mas aun, se debe resaltar que comparado con todos los grupos taxonómicos de abejas, el grupo de las avispas fue el que mayor dependencia mostró a los parches de bosque más cercanos, pudiendo ser indicio de un bajo rango de vuelo. Las fincas con menor cantidad de bosque circundante (San José y Palmares), que fueron las mismas que carecieron de una franja de bosque colindante, son las únicas que no tuvieron visitas de avispas. De las otras dos fincas, Huacas (con mayor área de bosque circundante) fue la que mostró mayor porcentaje de avispas.

Durante la floración del café fue común ver avispas desplazándose entre el follaje, mucho más que en las flores, lo cual se explica por el hábito predador de la mayoría de himenópteros. Las avispas que se observaron sobre flores de café, donde dominaron géneros de la subfamilia Polistinae (Vespidae), poseen este hábito alimenticio, como la mayoría de las avispas Vespidae, pero también aprovechan néctar y otro tipo de fluidos dulces como exudados de plantas o de homópteros (Hanson y Gauld 1995), explicando los registros sobre las flores de café. Según Roubik⁷ las avispas predadoras prefieren construir sus nidos donde sus presas son abundantes y tienden a desplazarse en distancias cortas, no mayores a 200 m.

Resulta interesante ver cómo la finca San Pedro, común en las dos fases de la investigación, tuvo resultados tan contrastantes entre ambas. La gran diversidad de himenópteros durante la floración del café no mostró ninguna relación con la baja diversidad vegetal del cafetal (ausencia de árboles y baja cobertura de malezas), pero sí con el reservorio de himenópteros que representó el bosque circundante, los cuales acuden al cafetal cuando se transforma en un gigantesco oasis de recursos florales. Sin embargo, terminada la floración, el oasis se agota y el cafetal se convierte de nuevo en un desierto donde los recursos que buscan los himenópteros (principalmente las abejas) son muy escasos. Esto lo reflejaron los bajos registros en la época sin flores de café, mostrando una tendencia congruente con una finca donde la diversidad vegetal fue realmente baja. Visto de otra forma, la zona posee una cantidad de bosque que alberga una determinada cantidad de himenópteros, que

puede llegar a ser alta. Sin embargo, dentro de esta zona pueden haber microzonas (p.e. fincas) donde la cantidad de himenópteros sea muy baja. Las microzonas mas ricas en recursos absorberán la mayor cantidad de los himenópteros de la zona entera y las mas pobres quedarán casi inhabitadas, como sucedió con el cafetal San Pedro.

5.2. Importancia de las abejas como agentes polinizadores en café

Los resultados obtenidos en este experimento no mostraron una respuesta clara de la polinización realizada por abejas sobre el rendimiento del café.

De todos los componentes del rendimiento que se analizaron – retención de frutos, tamaño de semillas, granos vanos y caracolillos – solo el tamaño de semillas mostró un efecto significativo de la polinización por abejas en una sola de las tres fincas (Huacas). Aunque este efecto representó un incremento muy bajo en rendimiento (1.5%), podría estar relacionado con la alta riqueza y abundancia de abejas en esta finca. Una abundancia alta puede traducirse en una mayor tasa de visitación por flor y mayor oportunidad de recibir polen de alto vigor, que resulte en frutos mas grandes que sean retenidos hasta su madurez. Sin embargo, la eficiencia de polinización depende mucho de la especie que la realice; de ahí la importancia de una mayor diversidad de abejas.

El efecto de las variedades de café se descarta como causa de la falta de resultados mas claros para los tratamientos de polinización, ya que para las dos variedades dominantes en las tres fincas, Caturra y Catuai, se han reportado incrementos entre el 16 y 17% debidos a la polinización de las abejas (Roubik 2000, Badilla y Ramirez 1991).

Al igual que en este trabajo, Badilla y Ramirez (1991) tampoco encontraron un efecto de los tratamientos de polinización sobre el porcentaje de grano vano y caracolillo. Sin embargo, estos autores hallaron significativo el efecto sobre la retención y tamaño de los frutos, igual que Amaral (1952, 1960), Biesmeijer (1999) y Raw y Free (1977). Aunque en este trabajo las diferencias entre tratamientos no llegaron a ser significativas para estas variables, se debe tener en cuenta que para todas las fincas hubo una tendencia constante a favorecer el tratamiento de polinización abierta. La única excepción fue la baja retención que tuvo este tratamiento en San José, pero se podría explicar por la baja visitación/abundancia de abejas en esta finca (Figura 4).

Un factor que puede haber tenido gran peso en la falta de significancia de los tratamiento de polinización es el bajo número final de plantas y frutos que se logró cosechar. La finca San Pedro fue

el caso mas negativo; quedaron solo 7 plantas de las 25 con que se inició el trabajo debido casi en su totalidad a vandalismo. En las otras dos fincas el número final fue 15 de 21 iniciales (San José) y 19 de 28 iniciales (Huacas); las faltantes se descartaron por problemas de enfermedades o excesiva desuniformidad final entre las ramas experimentales (tratamientos). En algunos casos el número de granos cosechados también fue bajo debido a la dificultad para evitar que los cogedores de café cosecharan las ramas experimentales. El calendario y ruta de cosecha dentro de cada finca es algo que se ajusta y sufre variaciones no programadas, por lo que muchas veces no fue suficiente hablar con los mandadores.

Resalta el hecho de que el tratamiento de polinización manual cruzada haya tenido los resultados mas desfavorables. Se esperaba que este tratamiento mostrara el efecto mas alto al suponer una máxima polinización cruzada. Es posible que el método usado para realizar la polinización manual haya ocasionado demasiado daño a las flores; algunas veces el rose que se hacia con las flores donadoras sobre las receptoras ocasionó el desprendimiento de las últimas, quedando sostenidas del estigma. Por otro lado, aunque pareció un método eficiente juzgando por la cantidad de polen que se veia caer sobre las flores tratadas, no se realizaron pruebas de la cantidad real de polen depositado.

6. CONCLUSIONES

Las abejas fueron los principales visitantes de las flores del café seguidos por las avispas.

Apis mellifera y abejas de la tribu Meliponini fueron las mas abundantes, pero se debe resaltar la gran diversidad de la familia Halictidae en los hábitats abundantes en malezas en épocas sin flores de café.

La abundancia de bosque en el paisaje circundante a los cafetales fue la variable que mostró mayor relación con la riqueza y abundancia de los himenópteros que visitaron las flores de café. Esta variable puede tener el mayor peso cuando la evaluación de himeópteros se realiza a nivel de paisaje.

Cuando los himenópteros se evaluaron a nivel de finca, en épocas sin flores de café, su riqueza y abundancia tuvo mayor relación con la vegetación interna de los hábitats.

En épocas sin flores de café *Apis mellifera*, y principalmente las especies de la tribu Meliponini (abejas sin aguijón), estuvieron mas vinculadas al componente arbóreo, que representa su principal sitio de nido. Las abejas Halictidae, Megachilidae y Otras Apidae no limitan sus sitios de nido a los

árboles, siendo una explicación de que mostraran respuesta exclusiva a las malezas como fuente de alimento.

En cafetales en floración las abejas se distribuyeron con mayor frecuencia en los bordes debido a que la gran oferta de recursos reduce la necesidad de volar mas lejos (centro del cafetal). Esta respuesta fue mas clara en las especies de abejas que poseen una menor capacidad de vuelo, típicamente correlacionada con menor tamaño corporal.

Las abundancia de abejas fue mayor en las áreas del cafetal que presentaron una densidad de flores más alta. Esta respuesta determinó un tercer nivel de distribución espacial de su abundancia, mucho mas fino (microzona) que el nivel de paisaje y finca.

La intensidad de sombra no mostró un efecto directo sobre la abundancia de abejas.

La polinización cruzada no tuvo efecto significativo sobre la retención de frutos (cantidad) ni sobre la incidencia de granos vanos ni caracolillos (calidad). Sin embargo, los promedios de retención de frutos presentaron una tendencia constante a favorecer el tratamiento de polinización abierta en todas las fincas.

El tamaño de granos (calidad) fue estadísticamente mayor con polinización abierta, pero el incremento que representó en rendimiento fue bajo (1.5% respecto a flores autopolinizadas).

7. RECOMENDACIONES

Para evaluar el papel que cumplen los sistemas cafeteros para la conservación de la diversidad de abejas se debe trabajar preferiblemente durante las épocas sin flores de café. Es posible que la gran atraktividad que representa la abundante floración del café opaque el efecto que tienen las características vegetales de la finca sobre los registros de diversidad de abejas, haciendo que este evento (floración) no brinde las mejores condiciones para este tipo de estudios.

Los estudios de diversidad de abejas en cafetales deben abarcar un periodo de trabajo mayor al evaluado en esta investigación, dando la oportunidad a todas las especies vegetales de mostrar su atraktividad en todas sus etapas fonológicas. Trabajos durante al menos un año permiten incluir no

solo el periodo de floración del café y épocas donde otros recursos del sistema están disponibles sino también la variabilidad poblacional de muchas especies de abejas.

Los resultados en este tipo de trabajo se pueden mejorar y complementar con evaluaciones del número de nidos, tanto en las fincas o hábitats evaluados como en sus alrededores.

Se deben realizar estudios que incluyan un mayor número de fincas (repeticiones) de cada sistema de cultivo y así originar resultados más contundentes sobre los componentes de la diversidad vegetal y su efecto sobre la diversidad de abejas.

Es aconsejable incluir una variable que caracterice el paisaje circundante en cada finca, como la densidad de bosque usada en este estudio, ya que la cercanía de fragmentos de bosque pueden afectar de manera diferente la abundancia de los diversos grupos de himenópteros.

En los trabajos que requieran la identificación constante de plantas en campo, se debe evitar la señalización con métodos demasiado evidentes para personas ajenas al experimento. Aún en periodos cortos de trabajo (cinco días en este caso), estos métodos pueden ocasionar pérdida de unidades experimentales.

Los proyectos de investigación que requieren cosechar los frutos de café deben concentrarse en una sola zona, preferiblemente en una finca, ya que el calendario y ruta de cosecha (entre lotes) cambian frecuentemente respecto a lo planeado por los administradores. Si se tienen varias zonas de trabajo, esto dificulta planear los viajes y fácilmente se pierde información (los frutos son cosechados); las advertencias a los administradores y cogedores de café no son muy efectivas.

En trabajos que requieran polinización manual de café se deben invertir los recursos necesarios para usar un método eficiente.

En proyectos de polinización se pueden usar métodos que además de evaluar la riqueza y abundancia de polinizadores, permitan medir la tasa de visitación (flores visitadas/minuto) sin usar tiempo adicional; la observación de un grupo de flores en periodos de 5-15 minutos es un ejemplo. Esta variable es un indicador de la eficiencia de polinización y puede usarse para seleccionar especies de abejas que puedan ser criadas (o protegidas) en proyectos integrales que promuevan el uso y/o pago de los servicios ambientales de polinización.

8. BIBLIOGRAFIA

- Aguilar, I. 1999. El potencial de las abejas nativas sin aguijón (Apidae: Meliponinae) en los sistemas agroforestales. *In* Seminario Internacional sobre Sistemas Agropecuarios Sostenibles (6, 1999, Cali, Colombia) 1999. Memorias. Cali, Colombia. CIPAV. 1 disco compacto, 8 mm.
- Agrios, G.N. 1982. Plant pathology. Orlando, Florida. Academic Press.
- Akkerman, A.; Van Baar, X. 1992. El café orgánico: lo sostenible de un gramo de oro. San José, Costa Rica: Centro de Estudio para el Desarrollo Rural, Universidad Libre de Amsterdam.
- Alcorn, J. 1984. Development policy, forests, and peasant farms: reflections on Huastec-managed forest contribution to commercial production and resource conservation. *Economy Botany* 38: 389-406.
- Allen-Wardell, G.; Bernhardt, P.; Bitner, R.; Burquez, A. 1998. The potential consequences of pollinator declines on the conservation biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology* 12(1): 8-17.
- Altieri, M.A.; Cure, J.; García, M. 1993. The role and enhancement of parasitic hymenoptera biodiversity in Agroecosystems. *In* LaSalle, J.; Gauld, I.D. eds. Hymenoptera and biodiversity. Londres CAB International. p. 257-275.
- Amaral, E. 1952. Ensáio sôbre a influência de *Apis mellifera* L. na polinização do cafeeiro (Nota prévia). *Bolm Esc. Agric. 'Luís Queiroz'* 9.
- Amaral, E. 1960. Ação dos insetos na polinização do cafeeiro. *Caturra. Rev. Agric., Piracicaba* 35: 139-147.
- Amaral, E. 1972. Polinização entomófila de *Coffea arabica* L., raio de ação e coleta de pólen pela *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 (Hymenoptera: Apidae), em cafezal florido. Thesis, 'Livre-Docente', Piracicaba, Brasil, Universidade de São Paulo.
- Anderson, G.J.; Symon, D.E. 1985. Extrafloral nectaries in *Solanum*. *Biotropica* 17: 40-45.
- Appanah, S. 1982. Pollination of androdioecious *Xerospermum intermedium* Radlk. (Sapindaceae) in a rain forest. *Biol. J. Linn. Soc.* 18: 11-34.
- Appanah, S. 1985. General flowering in the climax rain forest of South-east Asia. *J. Trop. Ecol.* 1:225-240.
- Badilla, F.; Ramírez, W. 1991. Polinización de café por *Apis mellifera* L. y otros insectos en Costa Rica. *Turrialba* 41(3): 285-288.
- Batra, S.W.T. 1995. Bees and pollination in our changing environment. *Apidologie* 26: 361-370.
- Bawa, K.S. 1990. Plant-pollinator interactions, sexual systems and pollen flow - Commentary. *In* Bawa, K.S.; Hadley, M. eds. Reproductive ecology of tropical forest plants. Paris. p. 65-68.
- Beer, J.; Muschler, R.; Kass, D.; Somarriba, E. 1998. Shade management in coffee and cacao plantations. *Agrof. Sys.* 38:139-164.
- Begon, M.; Harper, J.L.; Townsend, C.R. 1996. Ecology: individuals, populations and communities. 3 de Oxford. Blackweel Science.

- Biesmeijer, J.C. 1997. Abejas sin aguijón. Su biología y la organización de la colmena. Utrecht, Holanda. Elinkwijk BV, Utrecht. 77 p.
- Biesmeijer, K. 1999. Abejas sociales tropicales: Ecología y Conservación. *In* Congreso Nacional Agronómico y de Recursos Naturales (11), Congreso Nacional de Entomología (5, 1999, San José, Costa Rica). 1999. Memorias. Eds. Bertsch, F.; García, J.; Mojica, F.; Badilla, W. EUNED. p. 119.
- Biesmeijer, J.C.; van Nieuwstadt, M.G.L.; Sommeijer, M.J.; Bruijin, L.L.M. 1994. Pollen foraging strategies of two domesticated stingless bee species in Costa Rica. *In* International conference on apiculture in tropical climates (5, 1992, Trinidad y Tobago). 1994. Proceedings. Cardiff, Gran Bretaña, IBRA. p. 214-220.
- Boyce, J.K.; Fernandez, A.; Furst, E.; Segura, O. 1994. Café y desarrollo sostenible: del cultivo agroquímico a la producción orgánica en Costa Rica. Costa Rica. Editorial Fundación UNA.
- Breed, M.D.; McGlynn, T.P.; Sanctuary, M.D.; Stocker, E.M.; Cruz, R. 1999. Distribution and abundance of colonies of selected meliponine species in a Costa Rican tropical wet forest. *Journal of Trop. Ecol.*, 15: 765-777.
- Brujin, L.L.M.; Sommeijer, M.J. 1997. Colony foraging in different species of stingless bees (Apidae, Meliponinae) and the regulation of individual nectar foraging. *Insectes Sociaux* 44: 35-47.
- Buchmann, S.L. 1983. Buzz pollination in angiosperms. *In* Jones, C.E.; Little, R.J. eds Handbook of experimental pollination ecology. Van Nostrand Reinhold, New York. Pp. 73-114.
- Buchmann, S.L. 1987. The ecology of oil flowers and their bees. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18:342-369.
- Buchmann, S.L.; Nabham, G.P. 1996. The forgotten pollinators. Washington, D.C. Island. 292 p.
- Cabrera, O.W. 1962. Estudios en polen y polinizaciones en *Coffea arabica* L. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, IICA, 117 p.
- Camargo, J.M.F. 1974. Notas sobre a morfologia e biologia e *Plebeia (Schwarziana) quadripunctata quadripunctata* (Hym., Apidae). *Stud. Entomol.* 17:433-470.
- Camargo, J.M.F.; Mazucato, M. 1986. Inventário da apifauna e flora apícola de Ribeirão Preto, São Paulo, Brasil. *Dusenya* 14:55-87.
- Casper, B.; Niesenbaum, R. 1993. Pollen versus resource limitation of seed production: a reconsideration. *In* International Symposium on Pollination in Tropics (1, 1993, Bangalore, India). 1993. Proceedings. Eds. Veeresh, G.; Uma S., R.; Ganeshaiyah, K. Bangalore, India. IUSSI-Indian Chapter. p. 1-4.
- Corbet, S.A.; Unwin, D.M.; Prys-Jones, O.E. 1979. Humidity, nectar and insect visits to flowers, with special reference to *Crategus*, *Tilia* and *Echinum*. *Ecol. Entomol.* 4:9-22.
- Cook, O.F. 1901. Shade in coffee culture. Washington, USDA. Bulletin No. 25. 79 p.
- Crane, E.; Walker, P.; Day, R. 1984. Directory of important world honey sources. London. Int. Bee Res. Assn. (IBRA).
- Dressler, R.L. 1982. Biology of the orchid bees (Euglossini). *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13: 373-394.
- Elias, T.S. 1983. Extrafloral nectaries: their structure and distribution. *In* Bentley, B.L.; Elias, T.S. eds. The biology of nectaries. Columbia Univ. Press. New York. Pp. 174-203.

- Espina, D.; Ordetx, G. 1983. *Apicultura Tropical*. 3 ed. Cartago, Costa Rica. Editorial Tecnológica de Costa Rica (Instituto Tecnológico de Costa Rica). 487 p.
- Federación Nacional de Cafeteros de Colombia - FEDECAFE. 1997. *Encuesta Nacional Cafetera, 1977*. Chinchina, Colombia.
- Fernández, C.E.; Muschler, R.G. 1999. Aspectos de la sostenibilidad de los sistemas de cultivo de café en América Central. *In* Bertrand, B.; Rapidel, B. eds. *Desafíos de la caficultura en Centroamérica*. San José, Costa Rica. IICA,, PROMECAFE, CIRAD, IRD, CCCR.FRANCIA. p. 69-96.
- Florez, J.A.; Fischer, A.; Ramírez, H.; Duque, M.C. 1999. Predicting rice yield losses caused by multispecies weed competition. *Agronomy Journal* 91(1): 87-92.
- Fowler, J.; Cohen, L.; Jarvis, P. 1998. *Practical statistics for field biology*. 2 ed. Chichester, Inglaterra. John Wiley & Sons. 259 p.
- Frankie, G.W.; Haber, W.A. 1983. Why bees move among mass-flowering neotropical trees. *In* Jones, C.E.; Little, R.J. eds. *Handbook of experimental pollination biology*. New York. Van Nostrand Reinhold. p. 360-372.
- Frankie, G.W.; Haber, W.A.; Opler, P.A.; Bawa, K.S. 1983. Characteristics and organization of the large bee pollination system in Costa Rican dry forest. *In* Jones, C.E.; Little, R.J. eds. *Handbook of experimental pollination biology*. New York. Van Nostrand Reinhold. p. 411-448.
- Free, J.B. 1993. *Insect pollination of crops*. 2 de. Academic Press. Londres. 691 p.
- Galindo-Leal, C. 1997. *Métodos cuantitativos para el manejo de la diversidad biológica*. Centro para la Biología de la Conservación, Univ. de Stanford. Stanford. 67 p.
- Gallina, S.; Mandujano, S.; Gonzalez-Romero, A. 1996. Conservation of mammalian biodiversity in coffee plantations of Central Veracruz, Mexico. *Agrof. Sys.* 33: 13-27.
- Gess, F.W.; Gess, S.K. 1993. Effects of increasing land utilization on species representation and diversity of aculeata wasps and bees in the semi-arid areas of southern Africa. *In* LaSalle, J.; Gauld, I.D. eds. *Hymenoptera and biodiversity*. Londres. CAB International. p. 83-113.
- Ghisalberti, E.L. 1979. Propolis: a review. *Bee World* 60: 59-84.
- Greenberg, R.; Bichier, P.; Sterling, J. 1997. Bird population in rustic and planted shade coffee plantations of eastern Chiapas, Mexico. *Biotropica* 29: 501-514.
- Guharay, F.; Monterrey, J.; Monterroso, D.; Staver, C. 2000. *Manejo integrado de plagas en el cultivo del café*. Programa Regional CATIE-MIP/AF (NORAD), Nicaragua. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 272 p.
- Hanson, P.E. 1995. Economic importance of hymenoptera. *In* Hanson, P.E.; Gauld, I.D. *The hymenoptera of Costa Rica*. Oxford Oxford Univ. Press. p. 89-101.
- Heard, T.A. 1999. The role of stingless bees in crop pollination. *Annu. Rev. Entomol* 44: 183-206.
- Heithaus, E.R. 1979a. Community structure of neotropical flower visiting bees and wasps: diversity and phenology. *Ecology* 60:190-202.

- Heithaus, E.R. 1979b. Flower visitation records and resource overlap of bees and wasps in northwest Costa Rica. *Brenesia* 16: 9-52.
- Heywood, V.H. 1993. Flowering plants of the world. 2 ed. New York. Oxford Univ. Press. 336 p.
- Hill, C.J. 1995. Linear strips of rain forest vegetation as potential dispersal corridors for rain forest insects. *Conservation Biology* 9(6): 1559-1566.
- Hill, D.; Webster, C. 1995. Apiculture and forestry (bees and trees). *Agrof. Sys.* 29: 313-320.
- Holdridge, L.R. 1978. Ecología basada en zonas de vida. Trad. H. Jiménez S. San José, Costa Rica IICA. 216 p. (Serie Libros y Materiales Educativos no. 34).
- Hubbell, S.P.; Johnson, L.K. 1977. Competition and nest spacing in a tropical stingless bee community. *Ecology* 58: 949-963.
- Inouye, D.W.; Inouye, R.S. 1980. The amino acids of extrafloral nectar from *Helianthella quinquenervis* (Asteraceae). *Am.J.Botany* 67: 1394-1396.
- Jiménez, Q.; Poveda, L.J. 1996. Lista actualizada de los árboles maderables de Costa Rica. Heredia, Costa Rica. Universidad Nacional, Costa Rica. 36 p. (Aportes al desarrollo Sostenible, no. 2).
- Johnson, L.K.; Hubbell, S.P. 1984. Nest tree selectivity and density of stingless bee colonies in a Panamanian forest. In Chadwick, A.C.; Sutton, S.L. eds. *Tropical rain-forest: The Leeds Symposium*. Inglaterra.
- Kearns, C.A.; Inouye, D.W. 1997. Pollinators, flowering plants, and conservation biology. *BioScience* 47(5): 297-307.
- Kearns, C.A.; Inouye, D.W.; Waser, N.M. 1998. Endangered mutualisms: The conservation of plant-pollinator interactions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 83-112.
- Kevan, P.G. 1999. Pollinators as bioindicators of the state of the environment: species, activity and diversity. *Agric. Ecosys. Environ.* 74: 373-393.
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological methodology*. 2 ed. Menlo Park, California. Addison Wesley Longman. 620 p.
- Kuehl, R.O. 1994. *Statistical principles of research design and analysis*. Belmont, California. Duxbury Press. 686 p.
- Lagerlöf, J.; Stark, J.; Svensson, B. 1992. Margins of agricultural fields as habitats for pollinating insects. *Agri., Ecosys. and Envir.* 40: 117-124.
- Llenderal, T.; Somarriba, E. 1999. Tipologías de cafetales en Turrialba, Costa Rica. *Agroforestería de las Américas* 6(23): 30-32.
- Lyngbæk, A.E.; Muschler, R.G.; Sinclair, F.L. 2001. Productivity and profitability of multistrata organic versus conventional coffee farms in Costa Rica. *Agroforestry Systems* 53: 205-213.
- Mabberley, D.J. 1992. *Tropical rain forest ecology*. 2 ed. Londres. Chapman & Hall. 300 p.
- Magurran, A. 1989. *Diversidad ecológica y su medición*. Trad. A.M. Cirer. Barcelona, España. Ediciones Vedrà. 200 p.
- Masson, C. 1982. Physiologie sensorielle et comportement de l'abeille. *C.R. Acad. Agric.* 1982: 1350-1361.

- Michener, C.D. 1964. Evolution of the nests of the bees. *Am. Zool.* 4:227-239.
- Michener, C.D. 1974. *The social behavior of the bees: a comparative study.* Cambridge. Belknap Press of Harvard Univ. Press.
- Michener, C.D. 1981. Classification of the bee family Melittidae with a review of species of Meganomiinae. *Contrib. Am. Entomol. Inst. Ann. Arbor* 18: 1-135.
- Michener, C.D.; Greenberg, L. 1980. Ctenoplectridae and the origin of long-togued bees. *Zool. J. Linn. Soc.* 69: 183-203.
- Michener, C.D.; McGinley, R.J.; Danforth, B.N. 1994. *The bee genera of North and Central America (Hymenoptera: Apoidea).* Washington. Smithsonian Institution Press.
- Moguel, P.; Toledo, V. 1999. Biodiversity conservation in traditional coffee systems of México. *Conservation Biology* 13(1): 11-21.
- Moreno, F.A.; Cardozo, A.F. 1996. Las abejas sin aguijón: Ubicación y reconocimiento, sus relaciones con el bosque y alternativas de manejo. *In* Simposio sobre investigación y manejo de fauna para la construcción de sistemas sostenibles (1996, Cali, Colombia). 1996. *Memorias.* Ed. Osorio De La Cruz, H. Cali, Colombia. CIPAV. 1 disquete HD, 3 ½ pulgadas.
- Moreno, F.A.; Cardozo, A.F. 1997. Abundancia de abejas sin aguijón (Meliponinae) en especies maderables del estado de Portuguesa, Venezuela. *Vida Silvestre Neotropical* 6:53-56.
- Murillo, R.M. 1984. Uso y manejo actual de las colonias de *Melipona beecheii* Bennett (Apidae: Meliponini) en el estado de Tabasco, México. *Biotica* 9:423-428.
- Muschler, R.G. 2000. Arboles en cafetales. Módulo de enseñanza agroforestal No. 5. Proyecto Agroforestal CATIE/GTZ. Costa Rica. 139 p.
- Muschler, R.G. 2001. Shade improves coffee quality in a sub-optimal coffee-zone of Costa Rica. *Agrof. Sys.* 51: 131-139.
- Nabhan, G.P.; Buchmann, S.L. 1997. Services provided by pollinators. *In* Daily, G.C. *Nature's services: societal dependence on natural ecosystems.* Washington, D.C. Island Press. p. 133-150.
- Namai, H.; Ohsawa, R. 1986. Variation of reproductive success rates of ovule and pollen deposited upon stigmas according to the different number of pollen on a stigma in angiosperm. *In* Mulcahy, D.; Bergamini, G.; Ottaviano, E. eds. *Biotechnology and ecology of pollen.* New York. Springer-Verlag. p. 423-428.
- Nates, G.; Cepeda, O. 1983. Comportamiento defensivo en algunas especies de meliponinos colombianos. *Bolet. Dep. Biol. Univ. Nac. Colombia, Bogotá* 1:65-81.
- Nogueira-Neto, P. 1997. *Vida e criação de abelhas indígenas sem Ferrao.* Sao Paulo. Editora Nogueirapis. 445 p.
- Nogueira-Neto, P.; Carvalho, A.; Filho, H.A. 1959. Efeito da exclusão dos insetos polinizadores na produção do café Bourbon. *Bragantia* 18(29): 441-468.
- Nutman, F.J.; Roberts, F.M. 1962. Coffee berry disease and leaf rust research. *Kenya Coffee* 27: 273-279.

- O'Dowd, D.J. 1979. Foliar nectar production and ant activity on a neotropical tree, *Ochroma pyramidale*. *Oecologia* 43: 233-248.
- Olang, M.O. 1985. Range monitoring methodologies. *In* Workshop of pasture improvement research in eastern and southern Africa (1984, Harare, Zimbabwe). Proceedings. Ed. Kategile, J.A. International Development Research Centre (IDRC). Pp. 452-464.
- Olesen, J.M. 1985. The Macronesian bird-flower element and its relation to bird and bee opportunists. *Bot. J. Linn. Soc.* 91: 395-414.
- Oliver, I.; Beattie, A. 1995. Invertebrate morphospecies as surrogates for species. A case of study. *Conservation Biology* 10(1): 99-109.
- Opler, P.A. 1983. Nectar production in a tropical ecosystem. *In* Bentley, B.L.; Elias, T.S. eds. *The biology of nectaries*. Columbia Univ. Press. New York. Pp. 30-79.
- Orozco, F.J. 1990. La hibridación interespecífica en café y las posibilidades de los híbridos triploides. *In* Conferencias conmemorativas (1990, Chinchiná, Colombia). 1990. 50 años de Cenicafé 1938-1988. Chinchiná, Colombia. Cenicafé p. 54-64.
- Parra, G. 1990. Bionomía de las abejas sin aguijón (Apidae Meliponinae) del occidente Colombiano. *Cespedecia* 57-58: 77-116.
- Parra, G. 1996. Abejas criollas sin aguijón (Meliponinae) del Valle del Cauca y sus posibilidades para el aprovechamiento sostenible. *In* Simposio sobre investigación y manejo de fauna para la construcción de sistemas sostenibles (1996, Cali, Colombia). 1996. Memorias. Ed. Osorio De La Cruz, H. Cali, Colombia. CIPAV. 1 disquete HD, 3 ½ pulgadas.
- Perfecto, I.; Rice, R.A.; Greenberg, R.; Van der Voort, M.E. 1996. Shade Coffee: A disappearing refuge for biodiversity. *BioScience* 46(8): 598-608.
- Perfecto, I.; Snelling, R. 1995. Biodiversity and the transformation of a tropical agroecosystem: Ants in coffee plantations. *Ecological Applications* 5(4): 1084-1097.
- Pham-Delegue, M.H.; Masson, C.; Etievant, P.; Azar, M. 1986. Selective olfactory choices of the honeybee among sunflower aromas: a study by combined olfactory conditioning and chemical analysis. *J. Chem. Ecol.* 12: 781-793.
- Pickett, C.H.; Clark, W.D. 1979. The function of extrafloral nectaries in *Opuntia acanthocarpa* (Cactaceae). *Am. J. Bot.* 66:618-625.
- Prescott-Allen, R.; Prescott-Allen, C. 1990. How many plants feed the world. *Conservation Biology* 4(4): 365-374.
- Proctor, M.; Yeo, P. 1973. *The pollination of flowers*. Londres. Collins.
- Raw, A.; Free, J.B. 1977. The pollination of coffee (*Coffea arabica*) by honeybees. *Tropical Agriculture* 54(4): 365-370.
- Reeves, L.H.; Lilieholm, R.J. 1993. Reducing financial risk in agroforestry planning: a case study in Costa Rica. *Agrof. Sys.* 21: 169-175.
- Ricketts, T.; Daily, G.; Ehrlich, P.; Fay, J. 2001. Countryside biogeography of moths in a fragmented landscape: biodiversity in native and agricultural habitats. *Conservation Biology* 15(2): 378-388.

- Rincón, M.; Medina, M.; Jaramillo, O. 1995. Polinización de café por abejas meliponidos y la miel como recurso alternativo de una zona del Soconusco, Chiapas, México. *In* Conferencia Internacional IFOAM sobre Café Orgánico (1, 1995, Chiapas, México). 1995. Memorias. Federación Internacional de Movimientos de Agricultura Orgánica, México. p. 134-138.
- Roubik, D.W. 1979. Africanized honey bees, stingless bees, and the structure of tropical plant-pollinator communities. *In* Caron, D. ed. Proceedings of IV International Symposium of Pollination. Maryland Agric. Exp. Sta. Misc. Publ. 1. p. 403-417.
- Roubik, D.W. 1982. Ecological impact of africanized honeybees on native neotropical pollinators. *In* Jaisson, P. ed. Social insects in the tropics. Vol. 1. Univ. Paris-Nord. p. 233-247.
- Roubik, D.W. 1983a. Nest and colony characteristics of stingless bees from Panama (Hymenoptera: Apidae). *Jour. Kansas Entom. Soc.* 56: 327-355.
- Roubik, D.W. 1983b. Experimental community studies: time-series tests of competition between African and neotropical bees. *Ecology* 64:971-978.
- Roubik, D.W. 1989. Ecology and natural history of tropical bees. New York. Cambridge University Press. 514 p.
- Roubik, D.W. 1992a. Loose niches in tropical communities: Why are there so few bees and so many trees? *In* Hunter, M.D.; Ohgushi, T.; Price, P.W. eds. Effects of resource distribution on animal-plant interactions. San Diego, California. Academic Press, Inc. p. 327-354.
- Roubik, D.W. 1992b. Stingless bees: a guide to panamanian and mesoamerican species and their nests (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae). *In* Quintero, D.; Aiello, A. eds. Insects of Panama and Mesoamerica: selected studies. Oxford. Oxford University Press. p. 495-524.
- Roubik, D.W. 1995. Pollination of cultivated plants in the tropics. FAO. Agricultural Services Bulletin. No. 118. Roma, Italia. 198 p.
- Roubik, D.W. 2000. Feral African bees augment Neotropical coffee yield. *In* International Symposium on Pollination (1998, Cardiff, Wales, U.K.). Proceedings. Eds. P.G. Kevan, V.L. Imperatriz-Fonseca IBRA (International Bee Research Association).
- Roubik, D.W.; Aluja, M. 1983. Flight ranges of *Melipona* and *Trigona* in tropical forest. *Journal of the Kansas Entomological Society* 56(2): 217-222.
- Roubik, D.W.; Buchmann, S.L. 1984. Nectar selection by *Melipona* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) and the ecology of nectar intake by bee colonies in a tropical forest. *Oecologia* 61:1-10.
- Sáinz, C.; Gómez, C. 2000. Mieles españolas: características e identificación mediante el análisis de polen. Madrid. Ediciones Mundi-Prensa. 163 p.
- Sakagami, S.F. 1982. Stingless bees. *In* Hermann, H.R. ed. Social Insects, Vol. 3. New York. Academic Press. p. 361-423.
- Salazar, M.R.; Chaves, C.; Riaño, N.M.; Arcila, J.; Jaramillo, A. 1994. Crecimiento del fruto de *Coffea arabica* var. Colombia. *Cenicafé* 45(2): 41-50.

- Samper, M. 1999 Trayectoria y viabilidad de las caficulturas centroamericanas. In Bertrand, B.; Rapidel, B. eds. Desafíos de la caficultura en Centroamérica. San José, Costa Rica. IICA, PROMECAFE, CIRAD, IRD, CCCR.FRANCIA. p. 1-68.
- Schulze, E.D.; Mooney, H.A. 1994. Biodiversity and ecosystem function. Berlin. Springer Verlag. 535 p.
- Sein, F. 1959. Ayudan las abejas al cafetalero?. Hacienda 55: 36-50.
- Simpson, B.B.; Neff, J.L. 1983. Evolution and diversity of floral rewards. In Jones, C.E.; Little, R.J. eds. Handbook of experimental pollination biology. New York. Van Nostrand Reinhold. Pp. 142-159.
- Smith, B.D.; Lewis, T. 1972. The effects of windbreaks on the blossom-visiting fauna of apple orchards and on yield. Annals of Applied Biology 72: 229-238.
- Soto-Pinto, L. 2000. Estudio agroecológico del sistema de café con sombra en comunidades indígenas de Chiapas, México. Tesis Ph.D. México, D.F. UNAM. 171 p.
- Southwick, E.E.; Loper, G.M.; Sadwick, S.E. 1981. Nectar production, composition, energetics and pollinator attractiveness in spring flowers of western New York. Am. J. Bot. 68: 994-1002.
- Spitzer, K.; Jaros, J.; Havelka, J.; Leps, J. 1997. Effect of small-scale disturbance on butterfly communities of an Indochinese montane rainforest. Biological Conservation 80: 9-15.
- Stanley, R.G.; Linskens, H.F. 1974. Pollen: biology, biochemistry, management. Springer-Verlag, New York.
- Steiner, K.E. 1985. The role of nectar and oil in the pollination of *Drymonia serrulata* (Gesneriaceae) by *Epicharis* bees (Anthophoridae) in Panama. Biotropica 17:217-229.
- Stephen, W.P. 1972. Studies in crop pollination. No.1. Organization of American states, regional scientific and technological development program. Washington, D.C. 76 p.
- Taschdjian, E. 1932. Beobachtung über Variabilität, Dominanz und Viziniemus bei *Coffea arabica*. Z. Zücht. 17: 341-354.
- Tilman, D. 1997. Biodiversity and ecosystem functioning. In Daily, G.C. Nature's services: societal dependence on natural ecosystems. Washington, D.C. Island Press. p. 93-112.
- Turner, I.M.; Corlett, R.T. 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. Tree 11(8): 330-333.
- Vergara, C. 1983. Rango de vuelo y cuantificación de los recursos colectados por abejas africanizadas en un bosque tropical de Panamá. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá.
- Villanueva, R. 1984. Plantas de importancia apícola en el ejido de Plan de Río, Veracruz, México. Biotica 9:279-340.
- Visscher, P.K.; Seeley, T.D. 1982. Foraging strategy of honey bee colonies in a temperate deciduous forest. Ecology 63: 1790-1801.
- Vogel, S.; Michener, C.D. 1985. Long bee legs and oil-producing floral spurs, and a new *Rediviva* (Hymenoptera, Melittidae; Scrophulariaceae). J. Kansas Entomol. Soc. 58: 359-364.
- Wille, A. 1965. Las abejas atarrá de la región mesoamericana del género y subgénero *Trigona* (Apidae-Meliponini). Revista de Biología Tropical 13(2): 271-291.

- Wille, A.; Michener, C. 1973. The nest architecture of stingless bees with special reference to those of Costa Rica (Hymenoptera: Apidae). *Revista de Biología Tropical* 21: 9-278.
- Wille, C. 1994. The birds and the beans. The coffee fields of Mexico and Central America may be the last best habitat for migrating birds. *Audubon* 94: 58-64.
- Wrigley, G. 1988. *Coffee*. Londres. Longman Scientific & Technical. 639 p.
- Zamora, N.; Pennington, T. 2001. Guabas y Cuajiniquiles de Costa Rica (*Inga spp.*). Santo Domingo de Heredia Editorial INBio. 197 p.
- Zevallos, P.A.; Pérez, E.E. 1990. Determinación del potencial melífero de los bosques secundarios de Pucallpa. Estudio preliminar. Universidad Nacional Agraria La Molina. Proyecto de utilización de bosques secundarios en el trópico húmedo peruano - UNALM/UT/CIID. Pucallpa, Perú. 95 p.
- Zimmerman, M.H.; Ziegler, H. 1975. List of sugars and sugar alcohols in sieve-tube exudates. En Zimmerman, M.H.; Milburn, J.A. eds. *Encyclopedia of plant physiology*. Springer, New York. Pp. 480-503.
- Zucchi, R.; Sakagami, S.F.; Camargo, J.M.F. 1969. Biological observations on a neotropical parasocial bee *Eulaema nigrita*, with a review of the biology of Euglossinae. A comparative study. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI Zool.* 17: 271-380.

ANEXOS

ANEXO 1A. Descripción general de las fincas cafeteras donde se realizaron los experimentos de polinización y se evaluó la diversidad de himenópteros en flores de café.

Item	Finca San José	Finca San Pedro (SOL)	Finca Huacas	Finca Palmares
Ubicación	Afuera de San José hacia Alajuela 9° 58' 04" N 84° 08' 18" W	San Pedro de Barva, Heredia 10° 01' 41" N 84° 08' 35" W	Huacas de Hojancha, Guanacaste 10° 01' 25" N 84° 22' 39" W	Palmares, Alajuela 10° 04' 26" N 84° 26' 44" W
A.S.N.M. (m)	1050	1200	700	1017
Temp. (°C)	22.9	19.9	24.5	21.3
Precip. (mm)	2045	2378	2960	1887
Fisiografía	Plana, pend. 0 - 3%	Plana, pend. 0 - 5%	Cañon, pend. 10 - 105%	Ladera, pend. 10 - 130%
Zona de Vida	Bosque muy húmedo subtropical bmh-sT	Bosque muy húmedo subtropical bmh-sT	Bosque húmedo Tropical bh-T	Bosque húmedo subtropical bh-sT
Paisaje circundante	Vía Interamericana, zona residencial, terreno sin sembrar, cafetal, huerta tomatera temporal	Plantaciones de Café con sombra, a pleno sol, bosque de galería (río), tomates temporales, zona residencial	Praderas con árboles aislados, franja de bosque (forma parte de una red), parche de pino.	Plantaciones de <i>Dracaena fragans</i> , <i>Ficus benjamina</i> , Café con sombra, hortalizas, parches de pino
Sist. de cultivo	Sombra	Sol	Sombra	Sombra
Tamaño (ha)	27.3	27.3	5.0	16.8
Variedades de café	Catuai 85% CR 95 10% Catimor 4% Híbrido 1%	Catuai 95% Catimor 5%	Catuai 50% Caturra 50%	Catuai 90% Híbrido 8% CR 95 2%
Edad del cafetal (años)	Catuai 10-15 CR 95 5 Catimor 6-10 Híbrido 30	en general 9-11	Catuai 6 Caturra 14	Catuai 12 Híbrido 14 CR 95 5
Dens. de Café (pl/ha)	5176	4189	4514	4406
Tipo poda	lotes	lotes	4 calles	lotes
Densidad árboles (ha)	46	0	224	405
Sombra (%)	35	0	36	42
Cobertura de malezas (%)	2.4	4.8	37.9	17.2
Pesticidas usados	Atemi o Caporal (roya) 2 veces al año; Nematicur (nemátodos) 1 vez al año solo 3 primeros años de la planta	Atemi 3 veces al año; Terbufos o Counter (nemátodos) 1 vez en la siembra	Atemi 1 vez al año; Cupravit 1-2 veces al año	<i>Fungicidas</i> (2 veces/año). - Nucera - Coccidae - Bayfolan <i>Insecticidas</i> : - Diacinon <i>Nematicida</i> (invierno) - Vydate - Caporal <i>Herbicidas</i> : - Gramoxone

ANEXO 1B. Descripción general de los hábitats donde se evaluó la diversidad de himenópteros en épocas sin flores de café.

Item	SOL	SBM	SAM	BR
A.S.N.M.	1200	1200	1200	1200
Temp. (°C)	19.9	19.9	19.9	19.9
Precip. (mm)	2378	2378	2378	2378
Tamaño (ha.)	27.3	7.1	3.1	3.7
Fisiografía	Plana pend 0 - 5%	Ondulada pend 0 - 50%	Plana pend. 0-3	Cañon pend > 100%
Zona de Vida	bosque muy húmedo subtropical bmh-sT	bosque muy húmedo subtropical bmh-sT	bosque muy húmedo subtropical bmh-sT	bosque muy húmedo subtropical bmh-sT
Paisaje circundante	Plantaciones de café con sombra y a pleno sol, bosque de galería (río), tomateras temporales.	Plantaciones de café con sombra y a pleno sol, tomateras temporales.	Plantaciones de café con sombra y a pleno sol, tomateras temporales.	Plantaciones de café con sombra y a pleno sol, tomateras temporales.
Sist. de cultivo	Sol	Sombra	Sombra	ninguno
Variedades de café	Catuai 95% Catimor 5%	Catuai 90% Caturra 9% Híbrido 1%	Catuai 90% Catimor 8% CR 95 2%	-
Edad del cafetal (años)	En general 9-11	Catuai 7-10 Caturra 15 Híbrido +20	en general 5-10	-
Dens. de Café (pl/ha)	4189	4834	4682	-
Densidad de árboles (ha)	0	109	486	456
Sombra (%)	0	37	21	64
Cobertura de malezas (%)	4.8	10.7	70.2	18.3
Tipo poda	lotes	lotes	selectiva	-
Uso de pesticidas	Atemi 3 veces al año; Terbufos o Counter (nemátodos) 1 vez en la siembra	No se tuvo información	Herbicida en los bordes de la finca (2 veces/año)	-

ANEXO 2 Especies de árboles registradas en los hábitats donde se evaluó la diversidad de himenópteros SJ: cafetal en José, HUA: cafetal en Huacas, PAL: cafetal en Palmares, SBM: cafetal con sobra y baja cobertura de malezas, SAM: cafe sombra y alta cobertura de malezas, BR: Bosque ripario.

ESPECIE	NOMBRE COMUN	FAMILIA	ABUNDANCIA (ind/ha)					
			SJ	HUA	PAL	SBM	SAM	BR
<i>Acacia angustissima</i>	Carboncillo	Fab-Mimosoideae						14.7
<i>Acalypha diversifolia</i>		Euphorbiaceae						49.0
<i>Acalypha macrostachia</i>		Euphorbiaceae						49.0
<i>Acalypha sp. 3</i>		Euphorbiaceae						9.8
<i>Albizia adinocephala</i>		Fab-Mimosoideae						9.8
<i>Annona muricata</i>	Guanábana	Annonaceae		16.3	0.1			
no identificada		Apocinaceae						9.8
<i>Ardisia compres</i>		Myrcinaceae						9.8
<i>Astronium graveolens</i>	Ron ron	Anacardiaceae		12.8				
<i>Bambusa vulgaris*</i>	Bambú	Poaceae						4.9
<i>Bauhinia sp.</i>		Fab-Caesalpinioideae						9.8
<i>Bombacopsis quinata</i>	Pochote	Bombacaceae		0.5				
<i>Brosimum alicastrum</i>	Ojoche	Moraceae		0.3				53.9
<i>Buddleja sp.</i>		Loganiaceae						9.8
<i>Bunchosia cornifolia</i>		Malpighiaceae						4.9
<i>Bursera simarouba</i>	Jiñocuabe	Burseraceae		71.0				
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	Sahino	Fab-Caesalpinioideae		5.0				
<i>Carica papaya</i>	Papayo	Caricaceae				0.8		
<i>Casimiroa edulis</i>	Matasano	Rutaceae						142.2
<i>Cassia grandis</i>	Carao	Fab-Caesalpinioideae	13.9					
<i>Cassia javanica</i>		Fab-Caesalpinioideae		10.0				
<i>Cecropia peltata</i>	Guarumo	Cecropiaceae		79.0	10.7			39.2
<i>Cedrela odorata</i>	Cedro	Meliaceae	2.5	0.5		18.8		
<i>Cinamomum cinamomifoli</i>	Aguacatillo	Lauraceae						29.4
<i>Citrus sinensis</i>	Naranjo	Rutaceae		60.0	11.9	8.2		
<i>Cojoba arborea</i>	Ardillo	Fab-Mimosoideae	4.5	10.0				
<i>Cordia alliodora</i>	Laurel	Boraginaceae		1.3				
<i>Cordia eryostigma</i>		Boraginaceae						4.9
<i>Croton draco</i>	Targua	Euphorbiaceae		5.0				19.6
<i>Dichapetalum morenoi</i>		Dichapetalaceae		0.3				
<i>Dracaena fragans*</i>	Caña india	Dracaenaceae			2115.0			
<i>Elaeis guineensis</i>	Palma aceitera	Arecaceae		0.3				
<i>Erythrina fusca</i>	Poró	Fab-Papilionoideae		6.5	1.2		266.7	
<i>Erythrina poeppigiana</i>	Poró espinoso	Fab-Papilionoideae	6.9	0.3	90.0	31.8		
<i>Eucalyptus deglupta</i>	Eucalipto	Myrtaceae				0.8		
<i>Eugenia acapulcensis</i>	Murta	Myrtaceae		10.0				
<i>Eugenia sp.</i>		Myrtaceae						73.5
<i>Ficus benjamina</i>	Laurel de la India	Moraceae			10.0			
<i>Ficus costaricana</i>		Moraceae				2.4		9.8
<i>Ficus jimenezii</i>	Marapalo	Moraceae	2.0	20.5				
<i>Ficus sp.</i>		Moraceae	2.0	25.0				
<i>Garcia nutans</i>	Abellán	Euphorbiaceae		0.3				
<i>Gliricidia sepium</i>	Madero negro	Fab-Papilionoideae				16.3	190.5	
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Guácimo	Sterculiaceae		51.0				
<i>Hamelia patens</i>	Coralillo	Rubiaceae		5.0				117.6
<i>Hibiscus pernambucensis</i>	Majagua	Malvaceae		10.0				
<i>Inga densiflora</i>	Guaba	Fab-Mimosoideae		5.5				
<i>Inga edulis</i>	Guaba	Fab-Mimosoideae		31.8		8.2	28.6	
<i>Inga marginata</i>	Guaba	Fab-Mimosoideae		2.5				
<i>Inga punctata</i>	Cuajiniquil	Fab-Mimosoideae						39.2

ESPECIE	NOMBRE COMUN	FAMILIA	ABUNDANCIA (ind/ha)					
			SJ	HUA	PAL	SBM	SAM	BR
<i>Inga sapindoides</i>	Guaba	Fab-Mimosoideae		8.8	315.0			
<i>Inga spectabilis</i>	Guaba	Fab-Mimosoideae		52.0				
<i>Inga vera spurea</i>	Guaba	Fab-Mimosoideae						9.8
<i>Justicia pectoralis</i>		Acanthaceae						49.0
<i>Leucaena leucocephala</i>	Leucaena	Fab-Mimosoideae		1.0				
<i>Licania platypus</i>	Sonsapote	Chrysobalanaceae		0.5				
<i>Luehea seemannii</i>	Guácimo colorado	Tiliaceae		10.3				
<i>Mangifera indica</i>	Mango	Anacardiaceae			0.2	5.7		29.4
<i>Manihot esculenta*</i>	Yuca	Euphorbiaceae			5.0			
<i>Manilkara chicle</i>	Nispero	Sapotaceae		0.5				
<i>Musa acuminata*</i>	Banano	Musaceae		5.0	0.9	15.5		
<i>Musa acuminata*</i>	Platano	Musaceae			19.0			
<i>Myrospermum frutescens</i>	Guachipelín	Fab-Papilionoideae		1.3				
<i>Ocotea membranacea</i>	Aguacatillo	Lauraceae						117.6
<i>Ocotea sp</i>	Aguacatillo	Lauraceae						24.5
<i>Persea americana</i>	Aguacate	Lauraceae		0.5				24.5
<i>Picramnia antidesma</i>	Quina	Simaroubaceae						24.5
<i>Pinus caribaea</i>	Pino	Pinaceae	1.5					
<i>Piper tuberculatum</i>	Candelillo	Piperaceae		15.0				
<i>Piper umbellatum</i>		Piperaceae						19.6
<i>Piper sp. 3</i>		Piperaceae						88.2
<i>Piper sp. 4</i>		Piperaceae						29.4
<i>Piper sp. 5</i>		Piperaceae						19.6
<i>Piper sp. 6</i>		Piperaceae						9.8
<i>Pleuranthodendron lindenbergii</i>	Hojancha	Flacourtiaceae		6.3				
<i>Psidium guajava</i>	Guayabo	Myrtaceae	2.5			2.4		
<i>Rutacea</i>		Rutaceae	6.9					
<i>Sapium glandulosum</i>	Yos	Euphorbiaceae						24.5
<i>Schizolobium parabyba</i>	Gallinazo	Fab-Caesalpinioideae		10.0				
<i>Senna hayesiana</i>	Candelillo	Fab-Caesalpinioideae		0.3				
<i>Senna reticulata</i>	Saragundí	Fab-Caesalpinioideae		10.0				
<i>Solanum argenteum</i>		Solanaceae	3.0		5.0			
<i>Solanum umbellatum</i>	Zorrillo	Solanaceae	1.5				9.5	
<i>Solanum sp. 3</i>		Solanaceae						29.4
<i>Solanum sp. 4</i>		Solanaceae						9.8
<i>Solanum sp. 5</i>		Solanaceae						9.8
<i>Spathodea campanulata</i>	Llama del bosque	Bignoniaceae	6.0					
<i>Styrax argenteus</i>		Styracaceae		0.3				
<i>Syzygium jambos</i>	Manzana rosa	Myrtaceae				3.3		73.5
<i>Tabebuia ochracea</i>	Cortez amarillo	Bignoniaceae				1.6		
<i>Tabebuia rosea</i>	Roble de sabana	Bignoniaceae	2.5	0.8				
<i>Terminalia oblonga</i>	Surá, Guayabón	Combretaceae		1.8				
<i>Terminalia sp</i>		Combretaceae				0.8		
<i>Tournefortia discolor</i>		Boraginaceae						4.9
<i>Trichilia havanensis</i>	Mirto, Uruca	Meliaceae	1.5			2.4		29.4
<i>Vernonia sp</i>	Vernonia sp.	Asteraceae						9.8
<i>Yucca guatemalensis*</i>	Itabo	Agavaceae				2.4		
<i>Zanthoxylum fagara</i>	Lagartillo	Rutaceae			0.9			

* Especies no consideradas árboles ni arbustos.

ANEXO 3. Especies de malezas registradas en los hábitats donde se evaluó la diversidad de himenópteros. SJ: cafetal San José, SP: cafetal en San Pedro, HUA: cafetal en Huacas, PAL: cafetal en Palmares, SBM: cafetal con sombra y baja cobertura de malezas, SAM: cafetal con sombra y alta cobertura de malezas, BR: Bosque ripario

ESPECIE	FAMILIA	ABUNDANCIA (%)							
		SJ	SP	HUA	PAL	SOL	SBM	SAM	BR
<i>Acyrantès sp.</i>	Amaranthaceae								4
<i>Amaranthus deflexus</i>	Amaranthaceae						8		
<i>Amaranthus sp.</i>	Amaranthaceae				2				
<i>Iresine sp.</i>	Amaranthaceae								10
<i>Aglaonema sp.</i>	Araceae								3
<i>Anthurium sp.2</i>	Araceae								8
<i>Anthurium sp.</i>	Araceae			6					
<i>Caladium sp.</i>	Araceae			11					
<i>Monstera sp.</i>	Araceae			1					
<i>Syngonium sp.</i>	Araceae			6					
<i>Syngonium sp.2</i>	Araceae								6
<i>Aristolochia sp.1</i>	Aristolochiaceae			3					
<i>Aristolochia sp.2</i>	Aristolochiaceae			8					
<i>Asclepias oenotheroides</i>	Asclepiadaceae				9				
no identificada	Asclepiadaceae			6					
no identificada	Asteraceae						9		
<i>Bidens pilosa</i>	Asteraceae	3			3	3	11	27	
<i>Elbira biflora</i>	Asteraceae			6	9		3	9	
<i>Emilia fosbergii</i>	Asteraceae		15		4	15	6	7	
<i>Erechtites valerianaefolia</i>	Asteraceae				12				
<i>Erigeron bonariensis</i>	Asteraceae						29		
<i>Gnaphalium spicata</i>	Asteraceae							2	
<i>Jaejeria hirta</i>	Asteraceae							2	
<i>Melampodium divaricatum</i>	Asteraceae							3	
<i>Naphalum americanum</i>	Asteraceae				4		10	2	
no identificada	Asteraceae			11					
no identificada	Asteraceae			6					
no identificada	Asteraceae				2				
no identificada	Asteraceae	5			39	5	14		
no identificada	Asteraceae	24				24			
<i>Taraxacum mongolicum</i>	Asteraceae				4				
<i>Taraxacum officinale</i>	Asteraceae				3				
<i>Impatiens walleriana</i>	Balsaminaceae				11		81	4	14
no identificada	Bignoniaceae								4
<i>Drymaria cordata</i>	Caryophyllaceae			13	2			3	6
<i>Commelina diffusa</i>	Commelinaceae	9	3	26	22	3		9	
<i>Ipomoeahederacea</i>	Convolvulaceae								10
<i>Ipomoea purpurea</i>	Convolvulaceae				3				
<i>Ipomoea sp.</i>	Convolvulaceae								4
<i>Ipomoea triloba</i>	Convolvulaceae	16							
no identificada	Convolvulaceae			16					
no identificada	Convolvulaceae			2					
no identificada	Convolvulaceae	30							
no identificada	Convolvulaceae				1				
no identificada	Convolvulaceae				1				
<i>Lepidium virginicum</i>	Cruciferae		38			38	6		
no identificada	Cucurbitaceae								2
no identificada	Cucurbitaceae			5					
no identificada	Cucurbitaceae			8					
<i>Cyperus esculentus</i>	Cyperaceae		14		7	14	4		
<i>Scirpus michelianus</i>	Cyperaceae		11			11			
<i>Chamaesyce hirta</i>	Euphorbiaceae	1			4		6		
<i>Croton glandulosus</i>	Euphorbiaceae							2	
<i>Pillanthus sp.</i>	Euphorbiaceae			6					
<i>Mimosa pudica</i>	Fab-Mimosoideae			1				2	
<i>Desmodium sandwicense</i>	Fab-Papilionidae						9		
<i>Hyptis suaveolens</i>	Labiatae			5					
<i>Prunella vulgaris</i>	Labiatae						3		
<i>Marsiphanthes chamaedris</i>	Lamiaceae		2			2	23	11	
<i>Cuphea cartaginensis</i>	Lythraceae				2				
<i>Malvastrum coromandelianum</i>	Malvaceae				1				
<i>Sida acuta</i>	Malvaceae		3		3	3	6		

ESPECIE	FAMILIA	ABUNDANCIA (%)							
		SJ	SP	HUA	PAL	SOL	SBM	SAM	BR
no identificada	Marantaceae								16
no identificada	Melastomataceae				7				
<i>Heliconia sp.2</i>	Musaceae								20
<i>Oxalis corniculata</i>	Oxalidaceae	42	54		14	54	3		
<i>Oxalis sp.</i>	Oxalidaceae				17				
no identificada	Passifloraceae			11					
no identificada	Passifloraceae			11					
no identificada	Passifloraceae			6					
no identificada	Passifloraceae							10	
<i>Rivina sp</i>	Phytolaccaceae			3					
<i>Cenchrus echinatus</i>	Poaceae		5			5		5	
<i>Chloris radiata</i>	Poaceae	90					28		
<i>Cynodon dactylon</i>	Poaceae		5			5			
<i>Digitaria sanguinalis</i>	Poaceae		23			23	18		
<i>Eleusine indica</i>	Poaceae	11	16	1	16	16		1	
<i>Eragrostis mexicana</i>	Poaceae		1			1			
<i>Ixophorus sp.</i>	Poaceae	1	20			20	6	2	
no identificada	Poaceae			3					
no identificada	Poaceae				7				
<i>Oplismenus burmannii</i>	Poaceae	14		4					
<i>Panicum adpersum</i>	Poaceae				19			2	
<i>Pennisetum setosum</i>	Poaceae	11							
<i>Setaria sp.</i>	Poaceae							10	4
<i>Sporobolus poiretii</i>	Poaceae						5		
<i>Tricholena repens</i>	Poaceae		1			1			
<i>Portulaca oleracea</i>	Portulacaceae	5	10			10	4		
no identificada	Pteridaceae								4
no identificada	Pteridaceae								4
no identificada	Pteridaceae			1	3				8
<i>Richardia scabra</i>	Rubiaceae		2			2	10	17	
<i>Spermatocoe ocymifolia</i>	Rubiaceae	53	17	28	12	7	10	24	
no identificada	Sapindaceae	7							
<i>Serjania sp.2</i>	Sapindaceae								8
<i>Serjania sp.3</i>	Sapindaceae								4
<i>Serjania sp.1</i>	Sapindaceae			7					
<i>Mecartonia procumbens</i>	Scrophulariaceae							3	
<i>Smilax coriacea</i>	Smilacaceae			18					
<i>Smilax sp.2</i>	Smilacaceae								4
<i>Browallia americana</i>	Solanaceae	30	52		22	52	3		
<i>Cestrum rugosum</i>	Solanaceae			6					
no identificada	Solanaceae							1	
<i>Solanum americanum</i>	Solanaceae	5						1	
<i>Solanum argenteum</i>	Solanaceae	14			6				
<i>Solanum septemlobum</i>	Solanaceae	3							
<i>Spananthe paniculata</i>	Umbelliferae			7	9			3	
<i>Laportea nestuans</i>	Urticaceae				1				
<i>Pilea sp.1</i>	Urticaceae								14
<i>Pilea sp.2</i>	Urticaceae			1					
<i>Urera baccifera</i>	Urticaceae			1					6
<i>Pilea sp.2</i>	Urticaceae								8
no identificada	Verbenaceae			15				12	
no identificada	Verbenaceae			4				2	
no identificada	Verbenaceae	3						1	
no identificada	Verbenaceae							19	
no identificada	Verbenaceae							3	
<i>Cissus sp.1</i>	Vitaceae			6					
<i>Cissus sp.2</i>	Vitaceae			5					
<i>Cissus sp.3</i>	Vitaceae			32					
<i>Vitis tilifolia</i>	Vitaceae			6					

ANEXO 4. Información detallada de la extensión de área boscosa (como área absoluta y como densidad) alrededor de las fincas donde se evaluó la diversidad de himenópteros visitando flores de café.

Radio del área considerada alrededor de la finca (m)	San José			San Pedro			Finca			Palmares		
	Área considerada (m ²)	Bosque dentro del Área (m ²)	Densidad de Bosque (m ² /ha)	Área considerada (m ²)	Bosque dentro del Área (m ²)	Densidad de Bosque (m ² /ha)	Área considerada (m ²)	Bosque dentro del Área (m ²)	Densidad de Bosque (m ² /ha)	Área considerada (m ²)	Bosque dentro del Área (m ²)	Densidad de Bosque (m ² /ha)
0-100	201781	0	0.0	245947	23728	96.8	123957	13654	1101.5	175778	8040	457.4
100-200	259792	0	0.0	303736	8557	281.7	184013	29195	1586.6	232892	6618	284.2
200-300	320216	1	0.0	364403	14160	388.6	245467	71761	2923.4	293905	4060	138.1
300-400	381462	18831	493.7	425461	27270	641.0	307103	103786	3379.5	355462	9065	255.0
400-500	442927	7676	173.3	486813	23514	483.0	368782	131882	3576.2	417184	16646	399.0
500-600	504419	11106	220.2	548194	31578	576.0	430484	133774	3107.5	478929	28616	597.5
600-700	565910	36853	651.2	609701	50088	821.5	492200	173928	3533.7	540683	22184	410.3
700-800	627402	82753	1319.0	671222	51334	764.8	554061	277329	5005.4	602441	3833	63.6
800-900	688894	76983	1117.5	732734	67151	916.4	615857	278283	4518.6	664210	9707	146.1
900-1000	750385	47086	627.5	794348	73031	919.4	677657	273948	4042.6	725986	10545	145.3
1000-1100	811877	53290	656.4	855959	51366	600.1	739494	323938	4380.5	787773	13214	167.7
1100-1200	873369	63197	723.6	917576	44177	481.5	801376	388422	4846.9	849560	7098	83.5
0-100	201781	0	0.0	245947	23728	96.8	123957	13654	1101.5	175778	8040	457.4
0-200	461573	0	0.0	549683	32285	587.3	307970	42849	1391.3	408670	14658	358.7
0-300	781789	1	0.0	914086	46445	508.1	553437	114610	2070.9	702575	18718	266.4
0-400	1163251	18832	161.9	1339547	73715	550.3	860540	218396	2537.9	1058037	27783	262.6
0-500	1606178	26508	165.0	1826360	97229	532.4	1229322	350278	2849.4	1475221	44429	301.2
0-600	2110597	37614	178.2	2374554	128807	542.4	1659806	484052	2916.3	1954150	73045	373.8
0-700	2676507	74467	278.2	2984255	178895	599.5	2120066	657980	3057.5	2494833	95229	381.7
0-800	3303909	157220	475.9	3655477	230229	629.8	2706067	935309	3456.3	3097274	99062	319.8
0-900	3992803	234203	586.6	4388211	297380	677.7	3321924	1213592	3653.3	3761484	108769	289.2
0-1000	4743188	281289	593.0	5182559	370411	714.7	3999581	1487540	3719.2	4487470	119314	265.9
0-1100	5555065	334579	602.3	6038528	421777	698.5	4739075	1811478	3822.4	5275243	132528	251.2
0-1200	6428434	397776	618.8	6956104	465954	669.8	5540451	2199900	3970.6	6124803	139626	228.0

ANEXO 5A. Riqueza y abundancia de himenópteros registrados en flores de café.

Especie	Evaluación por transectos												Evaluación por platas individuales																							
	San José				San Pedro				Huacac				Palmares				San José				San Pedro				Huacac				Palmares							
	1	2	3	1	2	3	4	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2
ABEJAS	----- No. individuos -----																																			
<i>Apis mellifera</i>	2	3	1	10	15	18	77	144	166	78	107	98	75	1	0	0	2	2	5	3	102	138	31	11	7	8										
<i>Cephalotrigona capitata</i>	0	0	0	0	0	0	0	13	46	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16	23	3	0	0	0										
<i>Geotrigona lutzi</i>	0	0	0	6	17	9	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	7	3	0	0	0	0	0	0										
<i>Nannotrigona perilempoides</i>	0	0	0	0	2	0	3	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0										
<i>Parramonia cupira</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0										
<i>Scaptotrigona pectoralis</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0										
<i>Tetragonisca angustula</i>	4	7	2	0	1	2	3	0	8	2	0	0	0	2	1	2	0	0	0	0	2	10	0	0	0	0										
<i>Trigona corvina</i>	0	0	0	1	2	1	1	0	0	2	8	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0										
<i>Trigona dorsalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0										
<i>Trigona fulviventris</i>	0	0	0	0	0	0	0	3	6	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	6	6	0	0	1	0										
<i>Eulaema crugulata</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0										
<i>Eulaema speciosa</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0										
<i>Centris sp</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0										
<i>Xylocopa sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0										
<i>Angochlorella sp. 1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0										
<i>Angochlorella sp. 2</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0										
<i>Megachile sp. 1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	4	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0										
<i>Megachile sp. 2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0										
AVISPAS	----- No. individuos -----																																			
<i>Mischocyttarus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0										
no identificada	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0										
<i>Polybia sp. 1</i>	0	0	0	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0										
<i>Polybia sp. 2</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0										
<i>Synocera sp.</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0										
no identificada	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0										

ANEXO 5B Riqueza y abundancia de himenópteros registrados en épocas sin flores de café SOL: cafetal a pleno sol, SBM: cafetal con sombra baja cobertura de malezas, SAM: cafetal con sombra y alta cobertura de malezas, BR: Bosque ripario

		Hábitats →		SOL					SBM					SAM					BR				
		Muestreo →																					
Especie	Familia: Subfamilia: Tribu	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5		
ABEJAS		----- No. individuos -----																					
<i>Apis mellifera</i>	Apidae: Apinae: Apini	3	4	2	2	3	11	24	18	14	16	16	50	36	41	41	28	15	33	22	24		
<i>Ceratina sp.1</i>	Apidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0		
<i>Ceratina sp.2</i>	Apidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0		
<i>Euglossinae</i>	Apidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Exomalopsis analis</i>	Apidae	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	12	15	25	17	22	0	0	1	0	1		
<i>Melissodes sp.</i>	Apidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0		
<i>Osiris sp.</i>	Apidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Paratetrapedia sp.</i>	Apidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0		
<i>Geotrigona lutzi</i>	Apidae: Apinae: Meliponini	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	9	1	3	0	27	51	36	30	41		
<i>Nannotrigona perilampoides</i>	Apidae: Apinae: Meliponini	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	3	0	4		
<i>Tetragonisca angustula</i>	Apidae: Apinae: Meliponini	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	2	6	19	9	12	17	25	31	16	39		
<i>Trigona corvina</i>	Apidae: Apinae: Meliponini	1	0	0	1	0	8	26	19	25	17	0	0	0	0	0	2	5	1	0	2		
<i>Trigona fulviventris</i>	Apidae: Apinae: Meliponini	0	0	0	0	0	7	15	21	13	19	5	4	11	4	0	18	14	9	15	18		
<i>Centris sp.</i>	Apidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0		
<i>Eulaema cingulata</i>	Apidae	0	0	0	0	0	2	1	4	0	3	0	0	2	6	3	1	0	0	1	0		
<i>Eulaema meriana</i>	Apidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	2	0		
<i>Eulaema speciosa</i>	Apidae	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	3	4	2	0	3	0	0	0		
<i>Xylocopa sp.</i>	Apidae	0	0	0	0	0	0	1	2	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0		
<i>Agapostemon sp.</i>	Halictidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	1	1	0	1	0	2		
<i>Augochlora aurifera</i>	Halictidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	1	0	0		
<i>Augochlora sp.</i>	Halictidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	0	0	0	0	0		
<i>Augochlora sp.1</i>	Halictidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Augochlora sp.2</i>	Halictidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0		
<i>Augochloropsis metallica</i>	Halictidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	7	1	2	2	1	0	0	0		
<i>Augochloropsis sp.</i>	Halictidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Caenagochlora sp.</i>	Halictidae	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	3	0	0	2	2	0	1	1	0	0		
<i>Dinagapostemon orestes</i>	Halictidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0		
<i>Evylaeus sp.</i>	Halictidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Habralictus canaliculatus</i>	Halictidae	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	2	1	4	2	2	1	4	0	0	0		
<i>Halictus ligatus</i>	Halictidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0		
<i>Lasioglossum sp.</i>	Halictidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0		
<i>Lasioglossum umbripennae</i>	Halictidae	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0		
<i>Neocorynura sp.1</i>	Halictidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	2	1	3	0	0	1	0	0		
<i>Neocorynura sp.2</i>	Halictidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	1	4	0	2	0	0		
<i>Neocorynura sp.3</i>	Halictidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Neocorynura sp.4</i>	Halictidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Megachile sp.1</i>	Megachilidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	3	0	1	3	0	0		
<i>Megachile sp.2</i>	Megachilidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Megachile sp.3</i>	Megachilidae	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	4	4	10	2	2	2	0	0		
AVISPAS																							
no identificada	Braconidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0		
no identificada	Chalcididae	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0		
no identificada	Evanidae	3	1	1	0	2	0	1	3	0	2	1	2	0	4	0	6	2	8	2	7		
<i>Enicospilus sp.</i>	Ichneumonidae	7	4	4	4	5	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	0	0	1		
<i>Neotheronia sp.</i>	Ichneumonidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1		
<i>Pimpla sp.</i>	Ichneumonidae	0	2	0	1	0	0	0	1	0	1	2	1	2	0	0	2	5	8	0	1		
no identificada	Ichneumonidae: Ichneumoninae	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	4	9	2	5	0	0	0	0	0		
no identificada	Ichneumonidae: Ichneumoninae	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
no identificada	Ichneumonidae: Ichneumoninae	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	3	1	4	1	4	0	0	1	0	0		
no identificada	Ichneumonidae: Ichneumoninae	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	4	1	7	1	1	0	0	1	0	0		
no identificada	Ichneumonidae: Ichneumoninae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0		
no identificada	Perilampidae	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	2	4	3	1	0		
<i>Pepsis sp.1</i>	Pompilidae	0	0	0	0	0	0	2	2	0	1	1	6	3	5	3	0	0	0	0	1		
<i>Pepsis sp.2</i>	Pompilidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	1	1	0	1	0	0		
<i>Campsomeris sp.</i>	Scoliidae	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	7	1	1	1	0	0	0	1	0		

		Hábitats →					Muestreo →					SOL					SBM					SAM					BR				
Especie	Familia: Subfamilia: Tribu	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5					
no identificada	Sphecidae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0					
no identificada	Sphecidae	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2					
no identificada	Sphecidae	0	0	0	0	0	1	4	0	2	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
no identificada	Sphecidae	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
no identificada	Sphecidae: Eumeninae	2	0	1	0	1	0	0	0	0	0	4	0	12	5	7	0	3	0	1	1										
no identificada	Tiphidae	0	1	2	0	1	2	1	2	0	1	2	1	0	0	1	2	0	1	0	0										
no identificada	Tiphidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0										
<i>Apoica sp.1</i>	Vespidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	3	0	0	0										
<i>Apoica sp.2</i>	Vespidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0										
<i>Mischocyttarus sp.</i>	Vespidae	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	3	0	0	1	0	0	1	2	0	0										
no identificada	Vespidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	4	0	0	0	0	0										
<i>Polistes sp.</i>	Vespidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	4	5	6										
<i>Polybia sp.1</i>	Vespidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	0	0	1	0	0	0	0										
<i>Polybia sp.2</i>	Vespidae	11	8	5	7	7	5	0	6	4	5	0	0	2	0	2	5	2	5	4	4										
<i>Polybia sp.3</i>	Vespidae	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0										
<i>Synoeca sp.</i>	Vespidae	0	0	0	0	0	2	6	7	8	7	1	0	6	11	6	3	17	9	12	12										
<i>Epipona sp.</i>	Vespidae	0	1	1	0	0	5	4	11	6	7	6	7	8	7	9	5	2	4	0	3										
no identificada	Vespidae: Eumeninae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	1	0	0	0	0	0										

Anexo 6. Tiempos de llegada de abejas euglosinas a cebos químicos en épocas sin flores de café. SOL: cafetal sin árboles de sombra, SBM: cafetal con sombra y baja cobertura de malezas, SAM: cafetal con sombra y alta cobertura de malezas, BR: Bosque ripario.

Sistema de Cultivo	No. muestreo	No. individuos	Tiempo de llegada*					
			1ro	2do	3ro	4to	5to	6to
SOL	1	0	-	-	-	-	-	-
SOL	2	0	-	-	-	-	-	-
SOL	3	0	-	-	-	-	-	-
SOL	4	1	24	-	-	-	-	-
SOL	5	0	-	-	-	-	-	-
SBM	1	2	15	19	-	-	-	-
SBM	2	4	8	11	15	25	-	-
SBM	3	3	1	5	19	-	-	-
SBM	4	5	3	3	10	16	22	-
SBM	5	5	3	8	15	16	25	-
SAM	1	1	7	-	-	-	-	-
SAM	2	5	4	13	24	25	30	-
SAM	3	6	2	15	16	21	25	26
SAM	4	3	5	14	21	-	-	-
SAM	5	4	1	8	21	23	-	-
BR	1	3	11	17	22	-	-	-
BR	2	6	1	2	4	17	26	29
BR	3	3	3	10	10	-	-	-
BR	4	4	2	6	21	25	-	-
BR	5	4	8	10	19	27	-	-

* Cada tiempo corresponde a un individuo según su orden de llegada (seis fue el máximo número de individuos que llegaron a un muestreo). Los espacios en blanco indican que no llegó ningún individuo.