

**ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE ABEJAS SIN AGUIJÓN
EN TRES UNIDADES DE PAISAJE DEL PIEDEMONTE LLANERO
COLOMBIANO (META, COLOMBIA)**

Eliana Patricia Palacios Morillo

TRABAJO DE GRADO

Presentado como requisito parcial

Para optar al título de

Bióloga

PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

CARRERA DE BIOLOGÍA

Bogotá, D.C., Colombia

Noviembre de 2004

NOTA DE ADVERTENCIA

Artículo 23 de la Resolución N° 13 de Julio de 1946

“La Universidad no se hace responsable por los conceptos emitidos por sus alumnos en sus trabajos de tesis. Solo velará por que no se publique nada contrario al dogma y a la moral católica y por que las tesis no contengan ataques personales contra persona alguna, antes bien se vea en ellas el anhelo de buscar la verdad y la justicia”.

**ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE ABEJAS SIN AGUIJÓN
EN TRES UNIDADES DE PAISAJE DEL PIEDEMONTE LLANERO
COLOMBIANO (META, COLOMBIA)**

Eliana Patricia Palacios Morillo

APROBADO

GUIOMAR NATES PARRA
Bióloga, Ms.C.
Profesora Asociada
Departamento de Biología
Universidad Nacional de Colombia
Director

CARLOS A. RIVERA
Biólogo, Ms.C.
Profesor
Departamento de Biología
Pontificia Universidad Javeriana
Codirector

RODULFO OSPINA
Biólogo, Ph.D.
Profesor Asociado
Departamento de Biología
Universidad Nacional de Colombia
Jurado

GIOVANNY FAGUA
Biólogo, Ms.C.
Profesor
Departamento de Biología
Pontificia Universidad Javeriana
Jurado

**ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE ABEJAS SIN AGUIJÓN
EN TRES UNIDADES DE PAISAJE DEL PIEDEMONTE LLANERO
COLOMBIANO (META, COLOMBIA)**

Eliana Patricia Palacios Morillo

APROBADO

ANGELA UMAÑA MUÑOZ
Decana académica

CECILIA ESPÍNDOLA
Directora de Carrera

FORMATO DESCRIPCIÓN TRABAJO DE GRADO

AUTOR

PALACIOS MORILLO ELIANA PATRICIA

DIRECTOR (ES)

Nates Parra Guiomar (Director)

Rivera Carlos A. (Co-director)

TRABAJO PARA OPTAR POR EL TÍTULO DE: **BIÓLOGA**

TÍTULO COMPLETO DEL TRABAJO: *Estructura de la comunidad de abejas sin aguijón (Hymenoptera: Meliponini) en tres unidades de paisaje del Piedemonte llanero colombiano (Meta-Colombia)*

SUBTÍTULO DEL TRABAJO: _____

FACULTAD: Ciencias

PROGRAMA: Carrera **X** Especialización ____ Maestría ____ Doctorado ____

NOMBRE DEL PROGRAMA: Biología

CIUDAD: BOGOTA

AÑO DE PRESENTACIÓN DEL TRABAJO: 2004

NÚMERO DE PÁGINAS: 57

TIPO DE ILUSTRACIONES: Tablas y gráficos

MATERIAL ANEXO: Formatos, figuras y tablas.

DESCRIPTORES O PALABRAS CLAVES.

Diversidad, acción del hombre, perturbación, bosque, agroecosistema, zona urbana, conservación

RESUMEN DEL CONTENIDO

Las abejas sociales sin aguijón (Apidae, Meliponini), son abundantes en los bosques húmedos tropicales e importantes polinizadores. En algunas regiones tropicales del mundo (p.ej. Brasil, Costa Rica, Malasia), existe evidencia de los efectos negativos sobre estas comunidades de abejas por acción del hombre. Un grado alto de perturbación disminuye la diversidad de abejas en un sitio determinado. En Colombia no se conocen datos al respecto; por lo tanto, el objetivo de este estudio, fue estudiar los cambios ocurridos en las comunidades naturales de abejas sin aguijón debido a la intervención humana en el paisaje. Esta información es importante para la conservación de las abejas como los hábitats donde se encuentran. Se realizó un muestreo sistemático entre Diciembre 2003 - Agosto 2004 en tres paisajes diferentes: bosque, agroecosistema y zona urbana del Piedemonte llanero Colombiano. Debido a que estas abejas son sociales, cada nido fue tratado como un individuo. Se encontraron 204 nidos de 24 especies pertenecientes a 11 géneros de abejas sin aguijón. La composición de especies cambia y la diversidad de la comunidad de abejas sin aguijón se disminuye en ambientes perturbados por la acción del hombre (bosque<urbano<agroecosistema). La riqueza fue similar entre los paisajes (12-15 spp). Algunas especies se adaptan a los diferentes hábitats y unas pocas se ven más favorecidas, siendo dominantes en un ecosistema. Finalmente, es clara la alta diversidad de abejas sin aguijón en el bosque y su disminución en paisajes perturbados. Sin embargo, el cambio en el paisaje es favorable para algunas especies particulares. Por lo tanto, es necesario la conservación de bosques, así como la existencia de recursos naturales (arbóreos y florísticos) para el mantenimiento de las poblaciones de abejas sin aguijón en todos los paisajes.

A María Virgen

A mis padres

A mi familia

Agradecimientos

A Guiomar Nates Parra por la dirección del trabajo y apoyo.

A Carlos Rivera por la codirección del trabajo, amistad, comprensión, ayuda incondicional y ánimo.

A Victor Hugo González de la Universidad de Kansas, por todas sus enseñanzas, ánimo, guía, apoyo y sincera amistad.

A Bernardo Mantilla y Marco Martínez de la Universidad Javeriana, por su guía, paciencia, consejos, apoyo y amistad.

A mis padres, hermana, tíos y primos por su apoyo incondicional, comprensión y ánimo.

Al Laboratorio de Investigaciones en Abejas (LABUN) y a la universidad Nacional por abrirme las puertas, su apoyo y colaboración.

A mis colaboradores en campo: Bernardo Mantilla, Catalina Castro, Martha Zambrano, Andrea Pardo, Lucía y Nancy Cortés y Hollman Becker.

A mis compañeros de trabajo y laboratorio, por los momentos, apoyo, ayuda y amistad.

A mis amigos y compañeros de carrera, su amistad, apoyo y momentos buenos.

Al profesor de la Universidad Nacional de Colombia, antiguo director de la estación Biológica Tropical Roberto Franco, por su consejo y abrirme las puertas de las instalaciones.

A Don Régulo por su consejo y amistad. A Doña Teresa por su atención y hospitalidad.

A los estudiantes y profesores del Colegio Agropecuario de Acacías, por su apoyo, hospitalidad, amistad y colaboración.

A la Universidad Nacional y a la División de Investigaciones Biológicas (DIB), por la financiación de parte del proyecto.

TABLA DE CONTENIDO

	Pg.
Portada	i
Nota de advertencia	ii
Carta de autorización del autor	iii
Página de aprobación	v
Formato descripción del trabajo	vii
Dedicatoria	ix
Agradecimientos	x
Tabla de contenido	xi
Índice de tablas	xiii
Índice de figuras	xiv
Índice de anexos	xv
Resumen	xvi
1. Introducción	1
2. Marco Teórico	3
2.1. Estructura de la comunidad	3
2.2. Sistemática, origen y distribución de la tribu Meliponini	4
2.3. Aspectos biológicos de los meliponinos	6
2.4. Potencial y estado actual de las abejas sin aguijón	8
2.5. Generalidades del Paisaje	9
3. Formulación del problema y justificación	10
4. Objetivos	10
4.1. Objetivo general	10
4.2. Objetivos específicos	10
5. Hipótesis	11
6. Materiales y Métodos	11
6.1. Diseño de la Investigación	11
6.2. Área de estudio	12
6.3. Clima	13
6.4. Trabajo de Campo	13
6.4.1. Fase preliminar	13

	Pg.
6.4.2. Fase de muestreo	14
6.4.2.1. Caracterización del hábitat	14
6.4.2.2. Estudio de la comunidad de Meliponinos	14
6.4.3. Fase de laboratorio	16
6.5. Análisis de datos	17
7. Resultados	20
7.1. Caracterización del hábitat	20
7.1.1. Bosque	20
7.1.2. Agroecosistemana	22
7.1.3. Paisaje urbano	23
7.2. Estructura de la comunidad de abejas sin aguijón	24
7.2.1. Composición de especies	24
7.2.2. Distribución de las abundancias de la comunidad	24
7.2.3. Riqueza y acumulación de especies	30
7.2.4. Diversidad y uniformidad de la comunidad	33
7.2.5. Sustrato de nidificación	34
7.3. Distribución espacial de las especies	37
7.4. Morfometría y defensividad de la comunidad	38
8. Discusión	41
8.1. Composición de especies y diversidad	41
8.2. Distribución de las abundancias de la comunidad	45
8.3. Nidificación y distribución espacial	48
9. Conclusiones	50
10. Recomendaciones	50
11. Literatura citada	51
12. Anexos	57

ÍNDICE DE TABLAS

	Pg.
Tabla 1. Número de especies de meliponinos encontrados para el Neotrópico y Colombia .	6
Tabla 2. Pruebas estadísticas e índices ecológicos utilizados para el análisis de los datos correspondientes a la estructura de la comunidad de abejas sin aguijón.	18
Tabla 3. Listado de las familias vegetales con el número de especies para el bosque, agroecosistema y la zona urbana del Piedemonte llanero.	21
Tabla 4. Características bionómicas de las especies de abejas sin aguijón.	25
Tabla 5. Valores de los estimadores de la riqueza (número de especies) esperada para cada paisaje estudiado del Piedemonte llanero colombiano (Meta).	33
Tabla 6. Valores estimados de diversidad y equitatividad para la comunidad de abejas sin aguijón en tres paisajes del Piedemonte llanero.	34

ÍNDICE DE FIGURAS

	Pg.
Figura 1. Esquema de la metodología de observación de los nidos de abejas sin aguijón a lo largo de cada transecto.	15
Figura 2. Densidad de la comunidad de abejas sin aguijón en tres unidades de paisaje del Piedemonte llanero.	28
Figura 3. Distribución de frecuencias del número de nidos por especie de la comunidad de abejas sin aguijón en tres unidades de paisaje diferente.	29
Figura 4. Distribución y modelo de las abundancias de la comunidad de abejas sin aguijón en tres unidades de paisaje.	30
Figura 5. Curvas de acumulación de especies esperadas y observadas en 25 transectos para la comunidad de abejas sin aguijón en el bosque, agroecosistema y zona urbana del Piedemonte llanero.	31
Figura 6. Estimadores de la riqueza de especies de abejas sin aguijón para el bosque el agroecosistema y el área urbana en el Piedemonte llanero.	32
Figura 7. Frecuencia del número de nidos construidos en los diferentes sustratos por las abejas sin aguijón.	35
Figura 8. Valores promedio, mínimos y máximos, de DAP de los árboles utilizados por los diferentes géneros de abejas sin aguijón para nidificar, en el Piedemonte llanero.	36
Figura 9. Perfil del lugar de una agregación de nidos de <i>Partamona peckolti</i> , <i>Nannotrigona melanocera</i> y <i>Trigona angustula</i> , especies de abejas sin aguijón, en el agroecosistema estudiado.	39
Figura 10. Perfil de la vegetación de una agregación de nidos de abejas sin aguijón de la especie <i>Partamona testace</i> en el bosque estudiado.	40
Figura 11. Tamaño promedio y varianza del ancho cefálico y porcentaje del tipo de defensividad de las especies de abejas sin aguijón en los paisajes estudiados.	41

ÍNDICE DE ANEXOS

	Pg.
Anexo 1. Descripción de los Transectos.	57
Anexo 2. Formatos de colecta de abejas en nidos y los sustratos de nidificación.	58
Anexo 3. Variables ecológicas y estadísticas utilizadas en el análisis de datos.	59
Anexo 4. Listado de especies de plantas registradas en el bosque (Jardín botánico de Villavicencio).	60
Anexo 5. Listado de especies de plantas registradas en el agroecosistema (Verdas San José y Orotoy, Acacias).	63
Anexo 6. Listado de especies de plantas registradas para la zona urbana (Villavicencio).	65
Anexo 7. Especies de plantas utilizadas para nidificar por parte de las especies de abejas sin aguijón (Hymenoptera: Meliponini).	66
Anexo 8. Índice de dispersión, aplicado a las especies de abejas sin aguijón que presentaron mas de cuatro nidos en cada paisaje.	68
Anexo 9. Distancia mínima significativa (DMS) entre los paisajes, para el valor medio de diversidad de Shannon en la comunidad de abejas sin aguijón.	69
Anexo 10. Distancia mínima significativa (DMS) entre los paisajes, para el valor medio de diversidad de Simpson en la comunidad de abejas sin aguijón.	70

RESUMEN

Las abejas sociales sin aguijón (Apidae, Meliponini), son abundantes en los bosques húmedos tropicales e importantes polinizadores. En algunas regiones tropicales del mundo (p.ej. Brasil, Costa Rica, Malasia), existe evidencia de los efectos negativos sobre estas comunidades de abejas por acción del hombre. Un grado alto de perturbación disminuye la diversidad de abejas en un sitio determinado. En Colombia no se conocen datos al respecto; por lo tanto, el objetivo de este estudio, fue estudiar los cambios ocurridos en las comunidades naturales de abejas sin aguijón debido a la intervención humana en el paisaje. Esta información es importante para la conservación de las abejas como los hábitats donde se encuentran. Se realizó un muestreo sistemático entre Diciembre 2003 - Agosto 2004 en tres paisajes diferentes: bosque, agroecosistema y zona urbana del Piedemonte llanero Colombiano. Debido a que estas abejas son sociales, cada nido fue tratado como un individuo. Se encontraron 204 nidos de 24 especies pertenecientes a 11 géneros de abejas sin aguijón. La composición de especies cambia y la diversidad de la comunidad de abejas sin aguijón se disminuye en ambientes perturbados por la acción del hombre (bosque<urbano<agroecosistema). La riqueza fue similar entre los paisajes (12-15 spp). Algunas especies se adaptan a los diferentes hábitats y unas pocas se ven más favorecidas, siendo dominantes en un ecosistema. Finalmente, es clara la alta diversidad de abejas sin aguijón en el bosque y su disminución en paisajes perturbados. Sin embargo, el cambio en el paisaje es favorable para algunas especies particulares. Por lo tanto, es necesario la conservación de bosques, así como la existencia de recursos naturales (arbóreos y florísticos) para el mantenimiento de las poblaciones de abejas sin aguijón en todos los paisajes.

ABSTRACT

The social stingless bees (Apidae, Meliponini), are abundant in the tropical humid forests and important pollinators. In some tropical regions of the world (e.g. Brazil, Costa Rica, Malaysia), evidence of the negative effects exists on these communities of bees due to the man's action. A high grade of interference diminishes the diversity of bees in a certain place. In Colombia data are not known in this respect; therefore, the objective of this study, was to study the changes happened in the natural communities of stingless bees without sting due to the human intervention in the landscape. It is important for the conservation of the bees like the habitats where they are. A systematic sampling was carried out among December 2003 - August 2004 in three different landscapes: forest, agroecosystem and urban area of the Colombian valley hillsides. Because these bees are social, each nest was treated as an individual. They were 204 nests of 24 species belonging to eleven genders of stingless bees. The species composition changes and the diversity of stingless bees community diminishes in atmospheres perturbed by the man's action (forest <urban <agroecosystem). The species richness was similar among the landscapes (12-15spp). Some species adapt to the different habitats and some few ones are more favored, they are dominant in an ecosystem. Finally, it is clear the high diversity of stingless bees in the forest and their decrease in perturbed landscapes. However, the change in the landscape is favorable for some particular species. Therefore, it is necessary the conservation of forests, as well as the existence of natural resources (arboreal and floral) for the maintenance of the populations of this bees in all the landscapes.

1. Introducción

Las abejas son los principales polinizadores de las Angiospermas en muchas áreas del mundo y constituyen el grupo más diverso de los visitantes florales (Roubik, 1989). El desarrollo y mantenimiento de los bosques, así como de los cultivos agrícolas, dependen de los polinizadores y de su diversidad.

De más de 20.000 especies de abejas que hay en el mundo, tan solo el 5% son sociales. Las abejas sociales, están representadas principalmente por las “abejas sin aguijón”, pertenecientes a la subfamilia Meliponinae (Michener, 2000), con cerca de 101 especies en el país (Nates-Parra, 2001).

Los meliponinos son altamente sociales (eusociales), conformando colonias de cientos a miles de individuos (Michener, 2000). Son grupos dominantes en los bosques húmedos tropicales de tierras bajas (Lobo & Camargo, 1997) e importantes polinizadores. Sin embargo, se han visto afectados por acción del hombre al destruir sus hábitat naturales (Fernández, 1995; Nates-Parra, 2001; O'Toole, 2002). En Colombia, los datos al respecto son aun escasos.

Colombia está clasificada dentro de los países con mayor tasa de deforestación: anualmente se destruyen 600.000 hectáreas de bosque (Márquez, 1997), para extraer maderas o establecer monocultivos, como es el caso del Piedemonte Llanero (Nates-Parra & González, 2000; Madriñán, 2001).

En Colombia son pocos los estudios que describen el estado actual de los polinizadores. Un entendimiento de este tema es básico para iniciar actividades de conservación de las especies, como de sus hábitat naturales. Por la transformación del hábitat natural, algunas especies de abejas sin aguijón, se han adaptado a zonas con un nivel medio y alto de intervención antrópica, como son las zonas rurales (de explotación agrícola) y en algunas ciudades con grandes edificaciones de regiones cálidas del país (Nates-Parra, 1996). Con todo esto, es necesario iniciar estudios que permitan establecer el estado de las comunidades de

Meliponinos, permitiendo el paso al desarrollo de planes de manejo para conservación y explotación, sin ningún riesgo para las especies.

Recientemente, diferentes comunidades de personas en distintas regiones de Colombia como en el piedemonte llanero, mencionan la disminución en las frecuencias de observación de algunas especies de abejas sin aguijón (Nates-Parra, Com. Pers.). El piedemonte llanero ha sido objeto de transformaciones importantes generadas para construcción de obras de infraestructura y colonización desde los años 40 (Madriñán, 2001). Sin embargo, no hay datos que demuestren la situación real de estas comunidades. Por esta razón, el presente estudio pretende obtener información cuantitativa del efecto del cambio del paisaje por la intervención antrópica sobre las poblaciones de abejas sin aguijón.

Para esto, se realizaron muestreos sistemáticos de nidos en diferentes unidades de paisaje (Bosque, Agroecosistema y área urbana). En cada sitio se estimó la densidad de nidos, la riqueza y diversidad de las especies encontradas. Además, se describen aspectos bionómicos y comportamentales de la nidificación para cada una de las especies.

Los meliponinos son abundantes y ampliamente distribuidos en los diferentes ecosistemas (desde bosques hasta zonas con alta perturbación), sus nidos son fácilmente encontrados y la taxonomía de las especies, es relativamente bien conocida.

Los muestreos sistemáticos para organismos ampliamente distribuidos en diferentes ecosistemas, tal como las abejas sin aguijón, facilitan la recolección de datos, disminuyen el esfuerzo, tiempo y costos. Además generan estimaciones aproximadas de lo que se encuentra en la naturaleza, permiten comparaciones y aplicación de los diferentes estimadores para la comunidad.

2. Marco Teórico

2.1. Estructura de la comunidad

Una comunidad se define como una colección de especies que ocurren en un mismo sitio en un mismo tiempo (Fauth *et al.*, 1996), constituyendo una unidad ecológica (Odum, 1972). En este estudio, el término comunidad, se restringe a las especies de abejas sin aguijón que taxonómicamente coexisten naturalmente en una unidad de paisaje ecológica.

La interrelación que presenten las poblaciones pertenecientes a una comunidad en términos de número de especies y abundancia relativa están contempladas dentro de lo que se conoce como estructura de la comunidad (Brower, Zar & von Ende, 1990, citado por Aguilar, 1996). De igual manera, la composición de especies y la diversidad (riqueza y equitatividad de las especies) (Krebs, 1989), son propiedades emergentes de la comunidad biológica y se tuvieron en cuenta para la comunidad en estudio.

La composición de especies, como característica estructural de una comunidad, se refiere a los taxa que conforman una comunidad, sean las familias, los géneros o las especies (Odum, 1972). En las abejas sin aguijón se han observado diferencias en la composición de especies de acuerdo con la variación del medio en que se encuentren, por estar directamente relacionado con el comportamiento de forrajeo que desarrolla cada especie para obtener los recursos alimenticios y sitios de nidificación. Esto depende de las características del ambiente como la distribución y abundancia de diferentes tipos de recurso, adicionales a las características específicamente florales (Roubik, 1989).

La abundancia está referida al número total de los individuos pertenecientes a la misma especie (Krebs, 1989), la abundancia relativa se define como “el número de individuos de una especie en relación con el número total de individuos de la comunidad”. Al relacionar el valor absoluto de la abundancia con el espacio o con el tiempo, se expresa la *densidad* de las especies o de las poblaciones, como el número de individuos por unidad de área o tiempo y que permite establecer los

patrones de rareza o abundancia de las especies de una comunidad a largo plazo (Magurran, 1989).

La diversidad de especies está definida como una propiedad fundamental de cada sistema viviente y se refiere a la variedad y variabilidad entre los organismos vivos y los complejos ecológicos en los que ellos ocurren (Krebs, 1989). Los dos componentes principales de la diversidad son la riqueza y la equitatividad (Magurran, 1989). La riqueza es el número de especies en una comunidad y la equitatividad se refiere a la distribución de los individuos dentro de las especies, específicamente al grado de igualdad en las abundancias de especies en la comunidad (Brower y Zar, 1984).

Por su parte, las abejas son de los principales polinizadores de las Angiospermas en muchas áreas del mundo y constituyen el grupo más diverso de los visitantes florales (Kevan & Baker, 1983). Las abejas sin aguijón son uno de los componentes de mayor biomasa de la comunidad de insectos forrajeros de néctar y polen en muchas áreas tropicales (Jonhson & Hubbell, 1974). En Colombia, las abejas sin aguijón están bien representadas a lo largo de todo el territorio nacional (Nates-Parra, 1996), dominando en la biota tropical (Roubik, 1989) y en zonas de bosque de tierras bajas (Lobo & Camargo, 1997).

2.2. Sistemática, origen y distribución de la tribu Meliponini

Según Michener (2000), la sistemática de las abejas sin aguijón es la siguiente:

Orden: Hymenoptera; Suborden: Apocrita; Orden: Aculeata; Superfamilia: Apoidea; Familia: Apidae; Subfamilia: Meliponinae; Tribu: Meliponini y Trigonini.

El número de géneros reconocidos en esta tribu es variable. Michener (2000), Griswold *et. al.* (1995) y Nates-Parra, (1996) reconocen 21 géneros. En cuanto a

las especies, según Roubik *et. al* (1997), existen en el Neotrópico alrededor de 500 descritas. Camargo & Pedro (1992), presentan una revisión de la sistemática, la filogenia y la distribución geográfica de los meliponinos. Para Colombia se han identificado 101 especies de abejas sin aguijón (Nates-Parra, 1996; Tabla 1).

Los meliponinos son abejas sociales que viven en colonias perennes, encontradas típicamente en regiones tropicales y subtropicales del mundo, desde los 30° longitud norte hasta los 30° longitud sur (Michener, 2000). En América se extienden desde México hasta el sur de Brasil y norte de Argentina (Michener, 1974). Son grupos dominantes en los bosques húmedos tropicales de tierras bajas, donde se pueden encontrar en densidades de hasta 600 colonias por kilómetro cuadrado (Griswold, *et al.*, 1995; Roubik *et al.*, 1997). Posee géneros endémicos en el trópico oriental, África, IndoAustralia y regiones americanas, principalmente Sur América y Centro América desde el nivel del mar hasta los bosques de niebla (Roubik *et al.*, 1997).

Aparentemente las abejas tuvieron su origen en algunas avispas de la familia Sphecidae, las cuales a su vez se diferencian de las abejas en que son cazadoras e insectívoras y morfológicamente en que no poseen pelos plumosos, ni el basitarso posterior ensanchado (O`Toole, 1996).

En Colombia, se han encontrado desde el nivel del mar hasta los 3400 m de altitud, notándose su preferencia por los bosques secos y húmedos tropicales y bosques muy húmedos postmontanos (Nates-Parra, 2001). Un porcentaje pequeño (6.9%) de abejas sin aguijón pertenece a la fauna de abejas altoandinas, representada por nueve especies que habitan por encima de los 2000m y llegan hasta los 3400m de altitud (Nates-Parra y González, 2000). El resto de especies están distribuidas a menos alturas, con el máximo número de especies entre los 500 y 1500 m de altitud (Nates-Parra, 2001).

Tabla 1. Número de especies de meliponinos encontrados para el Neotrópico y Colombia (Nates-Parra, 1996).

Género	Especies Neotrópico	Especies Colombia
<i>Melipona</i>	40	26
<i>Plebia</i>	38	8
<i>Partamona</i>	16	5
<i>Paratrigona</i>	12	7
<i>Nannotrigona</i>	9	4
<i>Scaptotrigona</i>	24	6
<i>Oxytrigona</i>	8	4
<i>Cephalotrigona</i>	3	1
<i>Trigona</i>	65	38
<i>Trigonisca</i>	17	1
<i>Lestrimelita</i>	10	1
Total especies	242	101

2.3. Aspectos biológicos de los meliponinos

Las abejas sin aguijón nidifican casi en cualquier cavidad que encuentren disponible, desde agujeros en árboles, piso o paredes, incluyendo tumbas de cementerios (Nates-Parra, 1996) hasta nidos abandonados de cerambícidos o nidos vivos de *Nasutitermes* (termitas) (Michner, 2000) y hormigas (Parra, 1990). Acondicionan estos sitios a sus necesidades; también son capaces de hacer nidos completamente subterráneos, hasta cuatro metros bajo tierra o completamente expuestos, en pendientes de ramas de árboles o sobre paredes de edificaciones. La entrada del nido generalmente es un tubo de cera recto o en forma de trompeta, o un orificio por donde solo cabe una abeja (Nates-Parra, 1996). Las celdas de cría son cilíndricas y generalmente están agrupadas formando panales, dispuestos horizontalmente uno sobre otro; los panales están separados por pequeñas

columnas de cerumen, dejando espacio suficiente para la circulación de abejas; la zona de cría está protegida por capas delgadas de cera (involucro); el alimento es almacenado en potes de cerumen ubicados alrededor de la región de cría (Nogueira-Neto, 1997).

La forma de la entrada varía mucho de una especie a otra y es útil en la orientación de las abejas y defensa del nido. Después de la entrada, hay un pasadizo, generalmente construido de propóleo, que finaliza en los potes de almacenamiento. Al lado de la entrada y en muchas otras situaciones se encuentran los depósitos de resina, frecuentemente usados por las abejas (Michener, 2000).

Aunque los meliponinos no poseen aguijón, ellos protegen sus nidos muy eficazmente. El mecanismo más común de defensa es el hábito de pegarse al pelo y piel de los invasores, mordiendo con las mandíbulas, aplicando las resinas, e intentando entrar en la nariz, ojos y orejas. Algunas especies sólo encolan la resina en el intruso y otros vuelan alrededor y de vez en cuando muerden con sus mandíbulas (Michener, 2000). El género *Oxytrigona* produce una secreción cáustica que causa la irritación severa cuando muerde (Michener, 1974). Muchas especies se defienden entrando en el nido cuando es atacado. Otra fórmula, quizá eficaz, es anidar en o al lado de los nidos de hormigas o termitas, en donde probablemente ganan protección. Otras especies construyen sus nidos al lado de los nidos de abejas agresivas o avispas, usando a sus vecinos como una defensa (Michener, 2000).

El tamaño de las abejas sin aguijón va desde 1.8mm hasta 1.5cm (Michener, 2000). El tamaño de las colonias también varía: algunas especies presentan colonias con unos cientos de individuos y otros, hasta con 180.000 (Nogueira-Neto, 1997).

Todos los meliponinos (exceptuando especies de *Lestrimelita*), recogen polen y néctar (fitófagas). Las especies del género *Lestrimelita* no coleccionan sus recursos de las flores, sino que roban de otros nidos de meliponinos. Otras tres especies conocidas como grupo *Trigona hypogea*: *Trigona crassipes*, *Trigona necrophaga* y *Trigona hipogea* coleccionan su recurso proteínico únicamente de la carne de animales muertos (necrófagas) (Camargo & Roubik, 1991).

2.4. Potencial y estado actual de las abejas sin aguijón

Las colonias de varias especies de abejas sin aguijón han sido domesticadas en América Latina desde tiempos precolombinos y actualmente se cultivan (meliponicultura) con mayor intensidad en México y en Brasil (Nates-Parra, 1996).

También poseen muchas características que realzan su importancia como polinizadores y eventualmente para su utilización en programas forestales. Sus características sociales (perennes, constancia floral, capacidad de reclutamiento, fácil manejo etc), se ajustan para ser polinizadores (Nogueira-Neto, 1997). Sin embargo, una limitante para su dispersión, es la falta de disponibilidad de gran número de colonias y de conocimiento sobre la necesidad de polinización y de cuáles son los polinizadores más importantes de los cultivos tropicales.

El valor económico de la polinización deja claro que la conservación de los polinizadores y los sistemas naturales son de suma importancia (Buchmann & Nabhan, 1996). Sin embargo, para esto se requiere investigar el potencial que tienen las especies vegetales exóticas y nativas como productoras de néctar. Se debe identificar los árboles de interés para la abejas y sus respectivas prácticas de cultivo

También se han utilizado las abejas como indicadores del estado de conservación y perturbación de los ecosistemas, llegando a resultados donde las abejas sin aguijón se ven fuertemente afectadas por estas condiciones, siendo buenos indicadores del estado de los sistemas naturales (Eltz & Brühl, 2001).

Hasta el momento en Colombia, no se conocen datos que muestren el efecto de las acciones del hombre sobre las abejas sin aguijón ni de su estado real. No hay referencias de muestreos sistemáticos y los muestreos ocasionales difícilmente se pueden comparar.

2.5. Generalidades del Paisaje

El paisaje se define como un espacio geográfico concreto, producto de la evolución de todos los aspectos físicos y bióticos, naturales y antrópicos distinguibles. Conformando porciones homogéneas del espacio geográfico de manera repetitiva debido a las repuestas a similares condiciones del medio y diferenciable de otras vecinas (Etter, 1991). Surge de la interacción de los factores formadores del paisaje (clima, hidrología, relieve, suelos, organismos y actividades humanas) sobre un espacio y durante un tiempo determinados.

Como factor formador del paisaje, las actividades del hombre generan cambios trascendentales en su estructura y funcionamiento; tanto y tan importante es su efecto que el hombre constituye actualmente un poderoso generador de selección, propiciando el desarrollo de organismos específicos asociados a sus actividades (especies domésticas y plagas o enfermedades asociadas) y desplazando especies silvestres a las cuales explota o reemplaza.

Dependiendo de la amplitud e intensidad de la actividad humana sobre el paisaje, se pueden distinguir varios tipos (*q.v.* Etter, 1991). Los paisajes que se tuvieron en cuenta para este estudio son fácilmente distinguibles y frecuentes a lo largo del Piedemonte llanero (Meta). Estos son un *bosque secundario*, un *agroecosistema* y un *paisaje urbano*. En el bosque, la actividad humana es poco o nada significativa con relación a la estructura y funcionamiento natural del paisaje. El agroecosistema, se caracteriza por presentar una matriz de organismos foráneos y predominio de las actividades culturales, sitios turísticos y de recreación y pequeños parches de tipo remanente del paisaje original. Por consiguiente el paisaje presenta un patrón geométrico típico, dado por la parcelación del espacio y la construcción de corredores culturales (cercas, vías canales). Finalmente, en el paisaje urbano, prevalece la estructura construida por el hombre, reemplazando cualquier estructura natural o agrícola; en síntesis, del paisaje original solo es factible reconocer las características más sobresalientes de la geofoma; predominan los corredores lineares que constituyen una compleja red vial y las edificaciones que representan los parches.

3. Formulación del problema y justificación

Entender los cambios de la comunidad de abejas sin aguijón debido a las diferencias en el paisaje por la influencia del hombre, es importante y necesario para dar paso y base a las actividades de conservación de estos organismos, como de los ecosistemas en que se encuentran. Esto, por el importante papel polinizador, especialmente de bosques, que poseen estas comunidades.

Las abejas sin aguijón son bien representadas en todo el territorio nacional y dominan en zonas naturales, principalmente en bosques húmedos de tierras bajas. Sin embargo, la destrucción de bosques y hábitats naturales en Colombia se han incrementado (Márquez, 1997). Aunque existen especies adaptadas a ambientes con alto grado de intervención antrópica, aún no se conocen estudios que muestren el estado real y el efecto de la acción del hombre sobre las comunidades de estos polinizadores. Es por esta razón que para este estudio, se planteó el siguiente interrogante:

¿Los diferentes paisajes determinan cambios en la estructura de la comunidad de abejas sin aguijón?

3. Objetivos

4.1. Objetivo general

Estudiar la estructura de la comunidad de abejas sin aguijón en paisajes con diferente grados de perturbación.

4.2. Objetivos específicos

1. Estudiar la estructura de la comunidad de abejas sin aguijón en tres paisajes diferentes.
2. Determinar el cambio de la estructura de esta comunidad en los diferentes paisajes.
3. Caracterizar el hábitat encontrado en cada unidad de paisaje en estudio.

5. Hipótesis

1. Las diferencias en el paisaje determinan cambios en la estructura y composición de especies de Meliponinos

Las zonas naturales presentan una gran variedad de hábitats, disponibilidad de sitios para nidificar (cavidades en los troncos de los árboles) y un alto recurso alimenticio (gran diversidad floral) para las abejas sin aguijón (Roubik, 1989). Además, las condiciones del medio son estables en el tiempo y facilitan la supervivencia de las diferentes especies de abejas (Salmah *et al.*, 1990). Así, también la ausencia del impacto humano o su reducción, garantizan la presencia de especies silvestres. Por lo tanto, un grado alto de perturbación del paisaje, disminuye la diversidad de abejas en un sitio determinado. La diversidad de la comunidad de abejas sin aguijón, es mayor en el bosque y se disminuye a medida que aumenta la intervención antrópica en los paisajes.

Sin embargo, existen unas cuantas especies, que se han adaptado a cualquier tipo de cavidad, siendo estas especies abundantes en zonas con media a una alta intervención antrópica, nidificando en cualquier lugar, desde árboles, suelo o estructuras construidas por el hombre. Así estas especies han llegado a zonas urbanas, adaptándose a cualquier cavidad, donde los depredadores y competidores se reducen o no se encuentran, llegando a ser muy prolíficas y dominantes en estas zonas.

6. Materiales y Métodos

6.1. Diseño de la Investigación

El estudio fue un muestreo de unidades. El factor de diseño, como la unidad de muestreo, es cada unidad de paisaje, con los niveles de bosque, agroecosistema y zona urbana.

La variable respuesta es dada por el estudio de la estructura de la comunidad (diversidad, riqueza, composición) y cada transecto conforma una variable respuesta.

La comunidad en estudio fue la de abejas sin aguijón (Hymenoptera: Meliponinae), encontradas en nidos en tres diferentes unidades de paisaje. La muestra fue tomada de los transectos que se lanzaron a lo largo de cada unidad.

VARIABLES tales como el área de estudio (cada paisaje, variable independiente), se tuvieron en cuenta. La densidad, la abundancia absoluta y relativa de nidos, la composición, riqueza de especies y la diversidad, se cuantificaron y conforman variables dependientes (del hábitat estudiado).

6.2. Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en tres paisajes con diferencias en la intensidad de la intervención antrópica que existe en éstos. Los tipos de paisaje o hábitat, fueron: bosque, agroecosistema y urbano. Se localizaron en el Piedemonte llanero correspondiente al departamento del Meta.

El *bosque*, de tipo secundario, está ubicado en el Jardín Botánico en el municipio de Villavicencio, al nor-occidente de la ciudad, en el barrio La Azotea. Cuenta con una extensión de 46 ha. Presenta zonas muy quebradas, con pendientes desde cinco, hasta 45° de inclinación. La altitud es de 600 hasta 660m y una humedad relativa que oscila entre 85 y 90%. Las remociones de masa (suelo y vegetación) son frecuentes, provocando una constante sucesión vegetal de los estratos bajos. La entrada pública es restringida, sin embargo, el acceso es fácil y por lo tanto personas que viven aledañas al jardín, lo toman como paso y otros cuantos, aprovechan para cazar pequeños mamíferos, como el mono araña, armadillo y algunos roedores. De igual manera, talan árboles para el consumo de la madera en sus hogares. Este bosque es el único fragmento conservado encontrado actualmente dentro de la ciudad.

En el *agroecosistema*, se estudiaron dos veredas, la de San José y la de Orotoy, localizadas en el municipio de Acacías. Ambas abarcan cerca de 14Km² y se encuentran a 8Km del casco urbano, entre los ríos Acacías y Guamal. Cuenta con una topografía propia de los suelos del Piedemonte llanero, en su totalidad plana con inclinaciones hacia el oriente. La altitud en este paisaje varía entre los 590 y 640m. Las pendientes presentan desde los 10 a 35° de inclinación. La humedad relativa es de 75 a 84%. El manejo de la tierra no es apropiado, especialmente por

la sobreexplotación. Las veredas están conformadas principalmente por fincas ganaderas de grandes extensiones, pocos fragmentos de paisaje original (bosque) y jardines, cultivos y huertas.

El *paisaje urbano* fue la ciudad de Villavicencio, con un área aproximada de 70Km². Es la capital del departamento del Meta, localizado en el centro de Colombia, al este de la Cordillera Oriental (IGAC, 1991). La vegetación, en términos generales, es de transición entre los bosques de la Cordillera Oriental y el de la sabana (Rangel *et al.*, 1997). El rango altitudinal es desde los 570 hasta los 640m. El relieve presenta pendientes desde 0 a 40° de inclinación. La humedad relativa oscila entre 80 y 90%.

Según Holdridge (1977, citado por IGAC, 1991), la formación correspondiente a esta zona es “bosque húmedo tropical” (bh-T).

6.3. Clima

El comportamiento climático del departamento del Meta, es de régimen monomodal. La época invernal es prolongada, desde el mes de abril a noviembre, los meses con el máximo de humedad dentro de este período son junio y julio. La época seca se presenta entre diciembre, enero, febrero y marzo. Enero, se presenta como el mes de mayor sequía. El promedio de precipitación anual es de 2600mm, variando de 2000 hasta 4000mm. La temperatura media es de 27°C entre enero y marzo y de 26°C en los demás meses. La humedad relativa es de 75% con un valor mínimo de 65% y máximo de 90% (Galvis *et al.*, 1989).

6.4. Trabajo de Campo

6.4.1. Fase preliminar: Se seleccionaron los sitios de muestreo con ayuda de fotografías aéreas del lugar, como de las cartografías y visitando los puntos opcionales. Se realizaron muestreos para evidenciar la presencia de nidos de abejas sin aguijón en los distintos lugares, así como para comprobar y modificar la metodología.

6.4.2. Fase de muestreo:

6.4.2.1. Caracterización del hábitat: Para esto, se tuvieron en cuenta principalmente, las características que afectan directamente la presencia y abundancia de abejas.

Por cada unidad de paisaje se realizó una descripción del hábitat teniendo en cuenta datos de relieve, cobertura vegetal, su estratificación y altura, suelo y la composición principal de especies de plantas. Los estratos vegetales se trataron según Rangel y Lozano (1986): rasante (<0.3 m), herbáceo (0.3-1.5 m), arbustivo (1.5-5 m), subarbóreo (5-12 m), arbóreo inferior (12-25 m), arbóreo superior (>25 m) (Anexo 1).

Se cuantificó la densidad de árboles con tam-años (> 10cm) de DAP (diámetro a la altura del pecho, $\bar{X} = 1.30\text{m}$) que potencialmente ofrecen un lugar para la nidificación de estas abejas. Estas mediciones se realizaron en los primeros 20m de cada transecto y por sitio en donde se encontró un nido.

Se realizaron algunos perfiles de los sitios en donde se encontraron nidos, basados en el método propuesto por Lamprech (1962) en 1958 con ciertas modificaciones.

6.4.2.2. Estudio de la comunidad de Meliponinos: El trabajo de campo se realizó entre diciembre de 2003 y agosto de 2004. Se lanzaron 25 transectos de 200 X 10m de manera sistemática en cada lugar de muestreo, basándose en la representatividad de la comunidad en estudio, es decir, en sitios donde se observaron posibles recursos alimenticios (parches florales), así como sitios para nidificar (árboles maderables con un gran DAP, construcciones en bareque o estructuras huecas hechas por el hombre, etc), dependiendo del tipo de paisaje. Para estimar el esfuerzo y efectividad del muestro, se realizó la “Curva de Esfuerzo Muestreal” para cada paisaje, con ayuda del programa EstimateS (Cowell, 2000).

A lo largo de cada transecto se realizó un barrido total de observación tanto del suelo, como de los árboles en el bosque y además en jardines, parques y muros de las edificaciones en las zonas de agroecosistema y urbana. El barrido de cada transecto, se realizó con dos personas ubicadas paralelamente a cierta distancia

(~5m) una de la otra realizando observaciones cuidadosas y exhaustivas del lugar (Fig. 1). Aquellos árboles muy altos, se observaron con binóculos y las muestras de nidos muy altos (> 4m) se colectaron atrayendo las abejas (molestando la entrada), o aumentando la longitud de la red entomológica, con la que se capturaron las muestras.

El muestreo de un transecto en el paisaje conservado, tardó aproximadamente 4 a 5 horas. En el paisaje agroecosistémico y urbano fue de 90min a dos horas. El muestreo se realizó entre las 7 y las 15h. La actividad externa de los nidos permitió la ubicación en campo, ya que forman nubes de abejas sobrevolando en la entrada o por las construcciones externas (tubos de cera sobresalientes en ocasiones amarillos o con algún tipo de ornamento).

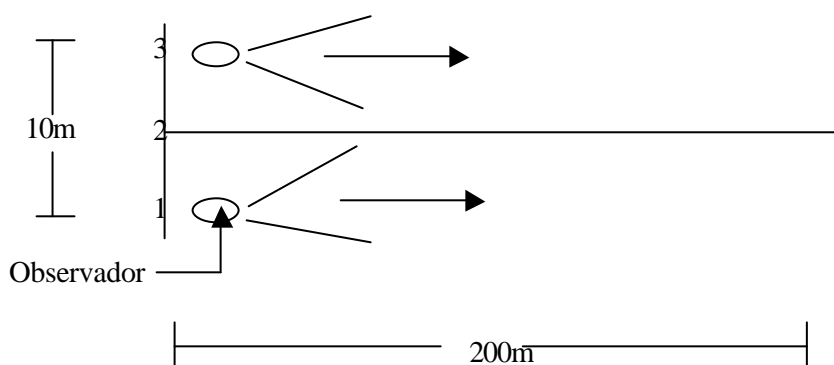


Figura 1. Esquema de la metodología de observación de los nidos de abejas sin aguijón a lo largo de cada transecto (Cada óvalo representa un observador que recorrerá el transecto).

En los 75 transectos totales, se colectaron las muestras de abejas sin aguijón localizadas en nidos, por medio de una red entomológica. Las muestras se montaron y determinaron posteriormente y quedaron consignadas en la colección del Laboratorio de Investigaciones en Abejas de la Universidad Nacional (LABUN).

El sacrificio de las abejas se realizó por medio de cámaras de acetato de etilo en el momento de la captura, se etiquetaron con el número de colección, transecto, fecha y colector.

Para cada nido encontrado, se consignaron todos los datos posibles de comportamiento, defensividad y biología de nidificación (arquitectura externa del nido, datos del sustrato, altura, DAP en el caso que sea un árbol) y descripción general del hábitat. Para esto se utilizó una libreta de campo con los formatos para estos datos (Anexo 2) y se realizó una base de datos consignada en el LABUN.

La defensividad se midió, de acuerdo a la reacción ante estímulos (observación cerca de la entrada), como ataque (morder, enredarse en el pelo) y su intensidad, siguiendo a Nates-Parra y Cepeda (1983).

Cada punto en que se localizó un nido, se geoposicionó y posteriormente se analizó su distribución espacial en cada unidad de paisaje.

Se tomaron las muestras vegetales de las plantas en que se encontraron nidos, que presentaban floración o eran muy abundantes a lo largo de un paisaje. La vegetación se describió de manera general, con apoyo en trabajos relacionados con la composición de especies en el lugar (Cáceres, 2003; Tamayo, 1997; García, 1998).

6.4.3. Fase de laboratorio: El montaje de las abejas colectadas se realizó el mismo día después del trabajo de campo. El material se llevó al LABUN donde se catalogó e identificó.

Para estudiar si los tamaños corporales promedios de las abejas son diferentes, debido a los cambios en el paisaje, se caracterizó morfométricamente la comunidad en cada lugar estudiado. Se realizaron mediciones de los individuos colectados del ancho cefálico (AC) (proporcional al tamaño corporal y carácter ampliamente utilizado). Se realizaron mediciones de todas las especies encontradas en todos los paisajes. Para el bosque, agroecosistema y la zona urbana fueron 85, 53 y 89 abejas medidas respectivamente, con un total de 225. Entre uno y tres individuos por especie por paisaje.

Tanto la defensividad como las medidas corporales, se tuvieron en cuenta como características adicionales que pueden diferenciar o marcar algún patrón o tendencia dentro de la comunidad de meliponinos en cada paisaje.

Las muestras vegetales se llevaron al Herbario de la Universidad Javeriana (HPUJ), donde se identificaron y depositaron los ejemplares bien conservados.

6.5. Análisis de datos

Se determinó la composición de especies en cada paisaje y para establecer la similitud entre estos, se realizó un análisis de similitud (Krebs, 1989; Tabla 5). Para cada paisaje se estimó la densidad de nidos y la abundancia relativa de cada especie. Adicionalmente, se realizaron análisis de la distribución por clases de abundancia, para establecer en parte, el alcance del esfuerzo muestral sobre la comunidad y observar el comportamiento de las abundancias dentro de la misma.

Con relación a los factores que pueden determinar la presencia de las especies en la comunidad, se aplicaron los modelos de distribución de abundancias según Magurran (1989).

Para evaluar el esfuerzo muestral, como para determinar la homogeneidad de las muestras, se utilizó la Curva de Coleman (Coleman et al., 1982), junto con la prueba de bondad de ajuste de chi-cuadrado entre las muestras de cada paisaje.

La riqueza de abejas sin aguijón se determinó con base en el número de especies registradas (S). También, se calcularon varios estimadores de riqueza que trabajan con abundancia de especies (Jackknife 1 y 2; Chao 1 y 2; Tabla 5) los cuales permitieron predecir y comparar la riqueza de meliponinos en los diferentes paisajes muestreados. Se interpretó la curva resultante de estos estimadores, como el de los únicos (singletons: especies con un solo individuo) y duplicados (dobletons: especies con dos individuos), correspondiente a los estimadores de Chao, para deducir que tan representativos son los datos bajo las condiciones del muestreo adoptado.

Para cuantificar la diversidad de la comunidad, se utilizaron el Índice de Shannon (H') y el Índice de dominancia de Simpson (D), buenos estimadores y ampliamente utilizados (Tabla 5). Igualmente se cuantificó la uniformidad de la comunidad mediante la Equitatividad de Pielou (Magurran, 1989). Se comparó la riqueza y diversidad entre los paisajes mediante un análisis de varianza simple utilizando el programa Minitab 14 (Zar 1999; Brower et al 1997). Para esta prueba, se tuvieron en cuenta los valores obtenidos de diversidad (S, H' y D) y

abundancia a través del método de Remuestreo de Jackknife (Krebs, 1989), para suplir la ausencia de repeticiones de los niveles del factor de diseño (de cada tipo de paisaje) y aproximar mejor los resultados a un muestreo real.

Para la distribución espacial de las especies con más de cuatro nidos, se utilizaron los Índices de Dispersión (Ludwig y Reynolds, 1988; Tabla 2).

Tabla 2. Pruebas estadísticas e índices ecológicos utilizados para el análisis de los datos correspondientes a la estructura de la comunidad de abejas sin aguijón.

Análisis estadístico / ecológico	Fórmula	Parámetro de medición	Descripción
Densidad	No. Nidos/ha	Densidad de nidos	Estimación e la densidad de nidos por paisaje.
Abundancia relativa	$P1 = (n1 / N) \times 100$ (Stiling, 1996)	Abundancia relativa de nidos	Entender el lugar que ocupa cada especie en la comunidad.
Distribución de abundancias	Modelos según Magurran (1989) ^c	Distribución de abundancias en la comunidad	Evaluar la comunidad con relación a factores que determinan su distribución.
Distribución de abundancias por rangos de frecuencia	Histograma	Agrupación de las abundancias de la comunidad	Proporción de la comunidad muestreada y comportamiento de las abundancias.
“Coeficiente de similitud binaria de Jaccard”	$Sj = a / (a + b + c);$ (Krebs, 1989) ^a	Análisis de similitud de la composición de especies (no paramétrica)	Estudiar la composición de especies y su similitud entre los paisajes (presencia-ausencia)

Tabla 2. Continuación.
Análisis estadístico /
ecológico

Análisis estadístico / ecológico	Fórmula	Parámetro de medición	Descripción
Curva de Coleman (Coleman et al., 1982)	Cowel, 2000 ^b	Esfuerzo Muestreal (con distribución al azar)	Estimación de la homogeneidad y efectividad del muestreo
Prueba de bondad de ajuste de chi- cuadrado	$X^2 = (Sob - Scol)^2 / Scol$ ^b	Homogeneidad del muestreo	Aplicada entre los transectos a cada paisaje (<i>H₀: ?₁=?₂=...=?</i>)
Estimador de la riqueza de especies Jackknife1 y 2 (Cowel, 2000) ^b	$S_{jack1} = S_{obs} + Q_1 \left(\frac{m-1}{m} \right)$ $S_{jack2} = S_{obs} + \left[\frac{Q_1(2m-3)}{m} - \frac{Q_2(m-2)^2}{m(m-1)} \right]$	Riqueza de especies	Estimación del número de especies esperadas por paisaje
Estimador Chao 1 y 2 (Chao, 1984, 1987, en Krebs, 1989)	$S_{chao1} = S_{obs} + (F_1^2 / 2F_2)$ $S_{chao2} = S_{obs} + (Q_1^2 / 2Q_2)$ ^b	Riqueza de especies	Estimación del número de especies esperadas por paisaje
Número de especies “S”	Stiling, 1996	Riqueza de especies	Número de especies observadas
Índice de diversidad de Shannon (H')	$H' = - \sum p_i \ln p_i$ Shannon (1949, en Krebs, 1989)	Diversidad de la comunidad	Estimadores de la diversidad de la comunidad
Índice de dominancia de Simpson (D)	$D = \sum p_i^{-2}$ Simpson (1949, en Krebs, 1989)	Diversidad de la comunidad	Estimador de la diversidad, sensible a la dominancia de especies
Equitatividad de Pielou	$J = H' / H'_{max}$ (Magurran, 1989) ^c	Uniformidad de la comunidad	Distribución de las abundancias a lo largo de la comunidad
Remuestreo de Jackknife	Varianza de H', D y S (Krebs, 1989)		Valores para la prueba de análisis de varianza simple
Índice de dispersión	$\overline{X^2} / s^2$ $s^2 > x =$ Agrupado $s^2 = \overline{X^2} =$ Al azar $s^2 < x =$ Uniforme	Distribución de las especies espacialmente	Distribución espacial de las especies en los paisajes

^a Programa BiodiversityPro

^b Programa EstimateS

^c Programa BioDap

7. Resultados

7.1. Caracterización del hábitat

Entre las familias de árboles (Tabla 3) más abundantes se encuentran Euphorbiaceae, Rubiaceae, Araliaceae (*Dendropanax* sp.) y Melastomataceae, para el bosque; Bignonaceae, Caesalpinaceae, Euphorbiaceae, Moraceae (*Ficus* spp.) y Verbenaceae (*Vitex orinocense*), para el agroecosistema; Moraceae y Caesalpinaceae para el paisaje urbano.

La densidad de árboles con tamaños de DAP ($> 10\text{cm}$) que potencialmente ofrecen un lugar para la nidificación de las abejas sin aguijón, presentaron diferencias significativas ($P < 0.5$) entre los paisajes. Ésta fue considerablemente mayor en el bosque ($93.2 \text{ árboles/Km}^2$), luego se encuentra el agroecosistema y finalmente la zona urbana ($68.5 \text{ árboles/Km}^2$ y 47 árboles/Km^2 , respectivamente). Sin embargo, el bosque presentó un tamaño promedio relativamente bajo, de 19 cm de DAP.

7.1.1. Bosque

A continuación se describe cada estrato vegetal (independientemente uno del otro) según la clasificación de Rangel y Lozano (1986) (*q.v.* Anexo 4):

Arbóreo superior: Con altura máxima y promedio de 30m y 22m , respectivamente. Es disperso y de baja densidad (25%). Los valores de DAP oscilan entre 22 a 120 cm , con un promedio de 25cm y una baja frecuencia para valores mayores a 50cm .

Arbóreo inferior: La altura con mayor frecuencia en este estrato es de 18m . Se distribuye casi uniformemente a lo largo de todo el paisaje. Los valores de DAP más frecuentes, fueron menores a 20cm . Es un estrato denso en todo el bosque (65%) y en el cual se registraron la mayor abundancia de nidos de abejas sin aguijón.

Subarbóreo: Es uno de los estratos más dominantes dentro del bosque y en algunas áreas suele ser bastante denso (75%). Presenta alturas entre 10 y 12m . Los DAP presentan valores generalmente menores a 15cm .

Arbustivo: Es el estrato más dominante dentro del paisaje (80%). La composición de especies es similar en todo el territorio, sin embargo, algunas especies forman parches pequeños en algunos sectores dentro del bosque.

Tabla 3. Listado de las familias vegetales con su respectivo número de especies para el bosque (B), agroecosistema (A) y la zona urbana (U) del Piedemonte llanero. * = alguna(s) de las especies utilizadas para nidificación por las abejas sin aguijón.

Familia	No. Especies			Familia	No. Especies				
	C	A	U		C	A	U		
Acanthaceae	2			Fabaceae	3*	1			
Anacardiaceae		2	2	Heliconiaceae	2				
Annonaceae	1*	1		Lauraceae	4*	1			
Apocinaceae	1			Magnoliaceae	1	1*			
Araceae	3		1*	Malvaceae	2				
Araliaceae	1*			Melastomataceae	4	3*	2		
Arecaceae	2*		1	Meliaceae	1	1*			
Asteraceae	3	3	1	Mimosaceae	7	3*	4*		
Balsaminaceae	1	1	1	Moraceae	3	4*	4		
Bignoniaceae	1	2*		Musaceae		2	1*		
Bombacaceae	2	2*	2*	Myristicaceae	1				
Boraginaceae	1			Myrtaceae	1*	3*	2		
Bromeliaceae			1	Nyctaginaceae			1		
Caesalpinaceae	1	1	2*	Papilionaceae		1			
Caprifoliaceae		1		Piperaceae	3				
Caricaceae		1	1	Poaceae	7	3			
Cecropiaceae	3*		1	Rosaceae	2				
Clusiaceae	3	1		Rubiaceae	8	1*			
Commelinaceae	3			Rutacea		4	2		
Costaceae	1			Sapotaceae		1	1		
Cyperaceae	1			Solanaceae	2				
Euphorbiaceae	4*	3*		Verbenaceae		1*			
				Familias			Especies		
Total				34	26	18	85	48	30
				(B)	(A)	(U)			

Herbáceo: Estrato denso en la mayor parte del bosque (60%), aunque poco abundante o ausente en ciertos sectores, especialmente en pendientes muy suaves.

Se encuentra indistintamente distribuido y las especies son las mismas generalmente, a lo largo del territorio.

Rasante: Estrato no muy abundante (30%), afectado principalmente por las grandes remociones en masa en todo el territorio y la débil consistencia del suelo arenoso. Es ausente con frecuencia, presentándose a cambio suelo desnudo.

A lo largo de todos los estratos, se encuentra una gran densidad de lianas y epífitas (60%).

La intervención humana en el lugar es moderada. Se realizan visitas ecológicas dirigidas a través de senderos peatonales trazados en todo el territorio. Además es afectado ocasionalmente por las poblaciones que habitan en los límites, con la tala de árboles y raras veces por la caza de pequeños mamíferos.

7.1.2. Agroecosistema

Los pastizales conforman la mayor parte de la matriz de este lugar. En algunos de estos, raras ocasiones presentan árboles de gran altura como DAP, aunque los valores de riqueza de especies vegetales y sus abundancias son muy bajos. Tampoco es frecuente encontrar potreros bordeados con cercas vivas. Las fincas generalmente poseen jardines frente a las casas, pequeñas huertas y árboles frutales, los cuales son podados y fumigados. Éstos alcanzan valores promedios, de altura 8m y de DAP menor a 10cm. Las plantas de las huertas (pequeños cultivos), como las plantas de jardines presentan una altura promedio de 1.5m (*q.v.* Anexo 5).

Los remanentes de paisaje original, conforman pequeños bosques secundarios, en los que se encuentran todos los estratos verticales de vegetación a continuación descritos.

El estrato arbóreo superior se encontró en casi todos los bosques alcanzando los 35m de altura. Los valores de DAP son altos, oscilando desde 50 a 180 cm. Los estratos arbóreo inferior y subarbóreo, se encontraron en todos los fragmentos. El primero, presentó valores promedio, en la altura de 18m y DAP de 90cm y el segundo de 10m y de 31cm, respectivamente.

Los estratos arbustivo, herbáceo y rasante variaron en todos los fragmentos. En general el arbustivo no fue muy denso y presentaba generalmente 4 a 5m de

altura. El herbáceo era muy abundante en algunos fragmentos, y raro en otros, con una altura promedio de 60cm. El rasante no era muy abundante en ningún fragmento, probablemente debido a la gran humedad encontrada en estos lugares, dificultando su desarrollo.

7.1.3. Paisaje urbano

Dentro de esta zona se encuentran parches vegetales con cierta regularidad, tales como (i) plantas ornamentales o frutales, generalmente sobre las avenidas, en jardines frente algunas casas o en los parques; y (ii) zonas con baja intervención antrópica y una vegetación más compleja, localizados a lo largo de los cauces hídricos, o en los barrios marginados, ubicados en las laderas de la cordillera (*q.v.* Anexo 6).

(i) Las plantas de los jardines, no sobrepasan los 3m de altura, clasificándose entre los estratos rasante, herbáceo y arbustivo. Las plantas ornamentales y frutales, encontradas en las vías o en los parques constituyen principalmente árboles pertenecientes a los estratos subarbóreo, arbóreo inferior y raramente arbóreo superior. Las alturas de estas plantas varían desde los 5 a los 28m. Los valores de DAP van desde menos de 10cm hasta cerca de 200cm, aunque las mayores frecuencias se encuentran entre los 20 y 30cm. Los DAP mayores a 70cm generalmente se encuentran ubicados en el centro de los parques como remanentes, atractivos para los turistas. La riqueza de especies vegetales es baja.

(ii) Las zonas o barrios con baja intervención antrópica presentaron una mayor riqueza de especies vegetales y generalmente todos los estratos. Los estratos rasante, herbáceo y arbustivo son poco densos, pues son removidos por el paso peatonal o los diferentes usos por el hombre de estos lugares (invasión, depósitos de basuras, conductos de agua). El estrato subarbóreo, en general, es el más dominante, seguido del arbóreo inferior y en algunas raras ocasiones arbóreo superior. El DAP para estos tres estratos con mayor frecuencia oscila entre 12 y 18cm.

7.2. Estructura de la comunidad de abejas sin aguijón

7.2.1. Composición de especies

Se encontraron 204 nidos de 24 especies pertenecientes a 11 géneros de abejas sin aguijón (Tabla 4). La composición de especies varió notablemente entre los paisajes (Índice de disimilaridad de Bray-Curtis > 45%; similitud de Jaccard >67%, entre todos los paisajes). Solamente tres (12.5%) del total de las especies, se encontraron en todos los sitios y un total de 11 especies (45%) únicas (solo en un paisaje) se presentaron. Seis (25%) de las especies observadas, se encontraron únicamente en el bosque; dos (8.3%) únicamente en el agroecosistema y tres (12.5%) en la zona urbana. *Plebeia (Scaura)* y *Partamona testacea* son las especies más abundantes en el bosque (21.3% y 17.02%, respectivamente); *Nannotrigona melanocera*, en el agroecosistémico (41.2%) y *Trigona (Tetragonisca) angustula* en la zona urbana (31.2%).

7.2.2. Distribución de las abundancias en la comunidad

Se presentaron diferencias significativas entre las densidades de cada paisaje ($P < 0.05$). El agroecosistema presentó la mayor densidad de nidos y es similar al presentado en la zona urbana. El bosque obtuvo el menor valor (Fig. 2).

Un promedio de dos nidos por transecto se observó en el bosque y en un 28% de estos, no se presentó ninguno. En el agroecosistema se encontraron 3.2 nidos promedio por transecto y en todos se presentó por lo menos uno. En la zona urbana, se observaron en promedio 3.0 nidos por transecto y en el 8% de ellos no se presentaron. Detectar los nidos en áreas despejadas (e.g. agroecosistema y zona urbana), es de mayor facilidad que en lugares con una cobertura vegetal compleja y densa (e.g. bosque).

La comunidad de abejas sin aguijón en el agroecosistema, presentó una tendencia hacia un comportamiento normal en la distribución por clases de abundancia (número de nidos; Fig. 3). Se aprecia un alto número de especies con pocos nidos y varias con valores intermedios.

Tabla. 4. Características bionómicas de las especies de abejas sin aguijón. N = número de nidos observados. Paisaje: B = Bosque, A = agroecosistema, U = urbano, Tt = Total. Sustrato de nidificación: Av = árbol vivo, Am = árbol muerto, T = termitero (Isóptera, *Naustemittes* spp.), M = muro de cemento, S = suelo, Cr = caja racional, Ch = cavidad hecha por el hombre. Las alturas y DAP con los valores mínimos y máximos, separados por un guión y el valor promedio dentro de paréntesis, con su respectiva desviación estándar. ? = nido expuesto, ? = nido semiexpuesto. * = asociadas con hormigas (género *Atta*). AC = Ancho cabeza. (n=204 nidos).

Especie	N	Abundancia relativa				Promedio	Altura entrada	Sustrato	DAP árbol	Defensividad
		B	A	U	Tt					
<i>Cephalotrigona</i> sp.	1	2.1			0.5	5.0	150	Av	22	Baja
<i>Geotrigona fulvohirta</i>	1			1.3	0.5	3.7	0	S	-	Baja
<i>Lestrimellita limae</i>	1	2.1			0.5	3.9	188	Av	20	Media
<i>Melipona compresipes</i>	2		2.5		1	8.2	170–1200 (685 ± 515)	Av	20.7–118.7 (69.7 ± 49)	Baja
<i>Melipona fasciata</i>	12		12.5	2.6	5.9		20–500 (140.5 ± 119.1)	Av, Am, Cr	14.2–35 (26.45 ± 7.14)	Baja
<i>Melipona favosa</i>	1			1.3	0.5		140	M	-	Baja
<i>Melipona fuliginosa</i>	1		1.3		0.5		20	Am	25	Baja

Tabla 4. Continuación.

Especie	Abundancia relativa					Promedio AC (mm)	Altura entrada	Sustrato	DAP árbol	Defensividad
	N	B	A	U	T					
<i>Nannotrigona melanocera</i>	46		41.3	16.9	22.5	3.0	25–1120 (161.5 ± 310.4)	Av, Am, M, Ch	16–142.4 (49.34 ± 32.9)	Baja
<i>Oxytrigona</i> sp.	7		5	3.9	3.4	4.5	20–520 (347.1 ± 364.12)	Av, Am, M	14.3–35 (23.7 ± 7.42)	Alta
<i>Partamona</i> aff. <i>testacea</i>	5	10.6			2.5	4.1	0–11 (7.4 ± 3.87)	Ba	-	Media
<i>Partamona peckolti</i>	7		7.5	1.3	3.4	4.0	145–1340 (614.7 ± 555.3)	Av, Am	28	Alta
<i>Partamona testacea</i>	12	17		5.2	5.9	4.1	0–30 (11.9 ± 9.7)	Ba	-	Media
<i>Plebeia</i> (<i>Plebeia</i>) <i>frontalis</i>	2	4.3			1	2.6	100–220 (150 ± 70)	Av	13.9–48.6 (31.2 ± 17.3)	Baja
<i>Plebeia</i> (<i>Scaura</i>) sp.	15	17		9.1	7.4	2.7	98–600 (404.7 ± 163.5)	T	-	Baja
<i>Scaptotrigona barrocoloradensi</i>	2	4.3			1	4.0	40–60 (50 ± 10)	Av*	20.5–22.1 (21.36 ± 0.79)	Alta
<i>Scaptotrigona limae</i>	6		5	2.6	2.9	3.9	20–500 (186.667 ± 162.2)	Av, Am, Ch	13.9–48.6 (31.2 ± 17.3)	Media

Tabla 4. Continuación.

Especie	Abundancia relativa					Promedio (%)	AC (mm)	Altura entrada	Sustrato	DAP árbol	Defensividad
	N	B	A	U	T						
<i>Scaptotrigona nigella</i>	8			10.4	3.9	4.7	0–170 (67.6 ± 56.5)	Av*	12	Baja	
<i>Tetragona perangulata</i>	13	4.3	5	9.1	6.4	4.1	15–1000 (363.8 ± 310.9)	Av, Cr	12.6–118.7 (51.8 ± 35.07)	Media	
<i>Trigona (Tetragonisca) angustula</i>	40	14.9	11.3	31.2	19.6	2.9	0–700 (84.8 ± 283.5)	Av, Am, M, S	19–120.2 (36.6 ± 59.64)	Baja	
<i>Trigona (Trigona) amalthea</i>	9	6.4	5	2.6	4.4	6.3	80–1500 (538.8 ± 508.7)	Av, Am	13–89.1 (26.2 ± 48.8)	Alta	
<i>Trigona (Trigona) fulviventris guianae</i>	5	8.5		1.3	2.5	4.3	0–30 (10 ± 12.6)	Am	35.4–60 (47.7 ± 12.27)	Baja	
<i>Trigona (Trigona) fuscipennis</i>	4	4.3	2.5		2	4.2	100–700 (450 ± 259.8)	T	12.3–98.7 (47.8 ± 31.9)	Alta	
<i>Trigona (Trigona) spinipes</i>	1		1.3		0.5	4.3	600	Av	20	Alta	
<i>Trigona (Trigona) williana</i>	3	4.3		1.3	1.5	4.4	38–80 (52.6 ± 19.3)	Av	23.5–41.7 (31.1 ± 7.75)	Alta	

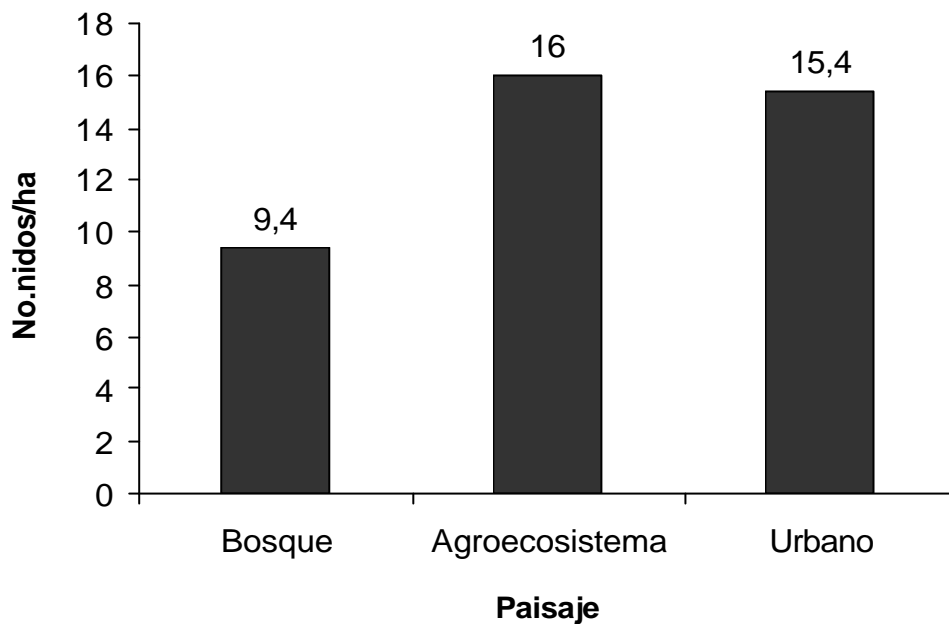


Fig. 2. Densidad de la comunidad de abejas sin aguijón (# nidos/ha) en tres unidades de paisaje del Piedemote llanero. Número total de nidos: 204.

Para el bosque y la zona rural, este comportamiento normal no es evidente, pues son pocas las especies con un alto e intermedio número de nidos y varias especies (~38%) con pocos (Fig. 3). En la zona urbana, el número de especies raras es ligeramente mayor que en los otros paisajes (53% spp. <3 nidos).

Los modelos de distribución de abundancia según Magurran (1989), generan un entendimiento del comportamiento de la comunidad, con respecto a los factores que pueden determinar la presencia de esta. Los tres paisajes estudiados se ajustan a un modelo de la serie logarítmica (Fig. 4), el cual predice un número pequeño de especies abundantes y una gran proporción de especies raras. Esto sugiere, que la comunidad de abejas sin aguijón, está siendo limitada por pocos factores (e.g. cavidades disponibles para nidificar, recurso alimenticio). Sin embargo, la zona urbana, con mayor probabilidad, se ajusta al modelo de serie geométrica que a la serie logarítmica. En este caso, la comunidad está dominada principalmente por un factor

individual que es utilizado de mejor manera por una especie generando una notable dominancia. El muestreo de la comunidad de meliponinos exige un trabajo intenso y extenso en campo, adicionalmente la reducida cantidad de nidos por hectárea puede favorecer los modelos de abundancia obtenidos para esta comunidad.

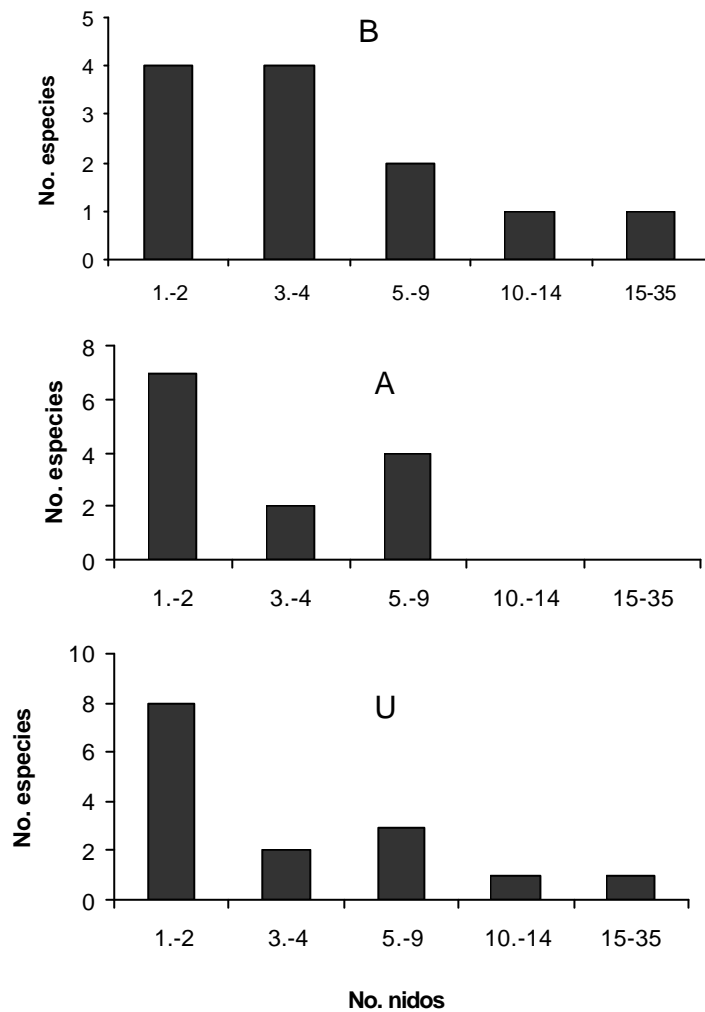


Fig. 3. Distribución de frecuencias del número de nidos por especie de la comunidad de especies de abejas sin aguijón en tres unidades de paisaje diferentes. De arriba abajo: bosque (B), agroecosistema (A) y zona urbana.

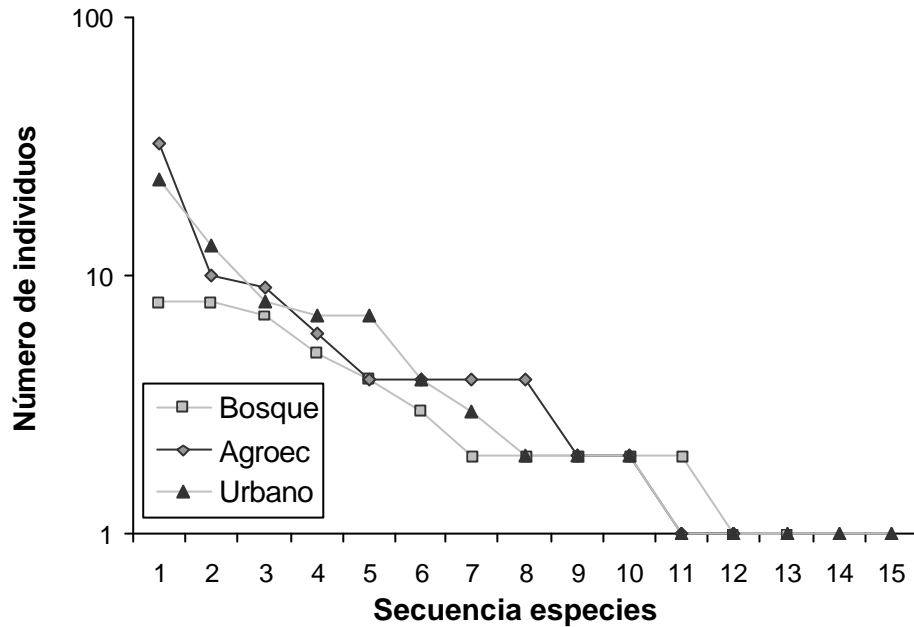


Fig. 4. Distribución y modelo de las abundancias de la comunidad de abejas sin aguijón en tres unidades de paisaje.

7.2.3. Riqueza y curvas de acumulación de especies

El número de especies (S) encontradas en nidos de cada paisaje fue similar (12 a 15 spp), siendo mayor para la zona urbana y menor para el agroecosistema (Fig.7). No hubo diferencias significativas ($P > 0.05$) entre los lugares.

Las curvas de acumulación de especies (Fig. 5), presentaron una tendencia a estabilizarse en el bosque y en el agroecosistema. Esto no se observó para la zona urbana, curva en la que se apreció cierta heterogeneidad. Sin embargo, la prueba de bondad de ajuste para la homogeneidad entre los transectos (*chi-cuadrado*), no estableció diferencias, por lo tanto se consideró que las unidades muestrales fueron homogéneas ($X^2 < 36.4$).

Los valores obtenidos de los estimadores de la riqueza (Tabla 5) para el bosque y el agroecosistema se ajustan al rango de valores observados (12-15 spp.). Esto indica una eficiencia del muestreo con cerca del 100% de especies encontradas para el estimador Chao 1, 2 y Jackknife 2 y en un 82% para Jackknife 1, en estos lugares. También, esto es evidenciado por el comportamiento de los singletons (especies con un individuo) y dupletons (especies con dos individuos).

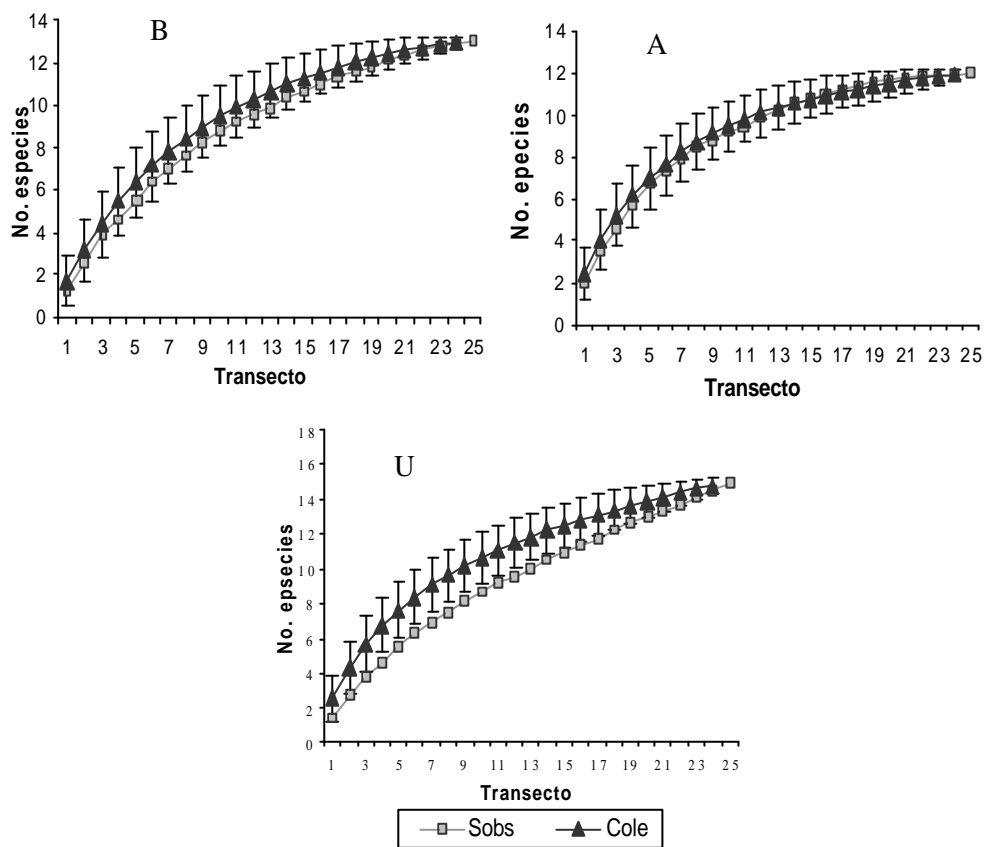


Fig. 5. Curvas de acumulación de especies esperadas [Coleman (Cole), con su respectiva desviación estándar] y observadas (Sobs), en 25 transectos para la comunidad de abejas sin aguijón (de arriba –izquierda – derecha - abajo) en el bosque (B), agroecosistema (A) y zona urbana (U) del Piedemonte llanero.

Las curvas resultantes de estos parámetros se cruzan (Fig. 6), lo que significa un aumento en el número de especies que presentan dos individuos y disminuyen las que presentan uno solo, a medida que aumenta el número de transectos. La disminución de los singletons demuestra una eficiencia del muestreo al aumentar las abundancias de las especies que se consideraban raras (singletons).

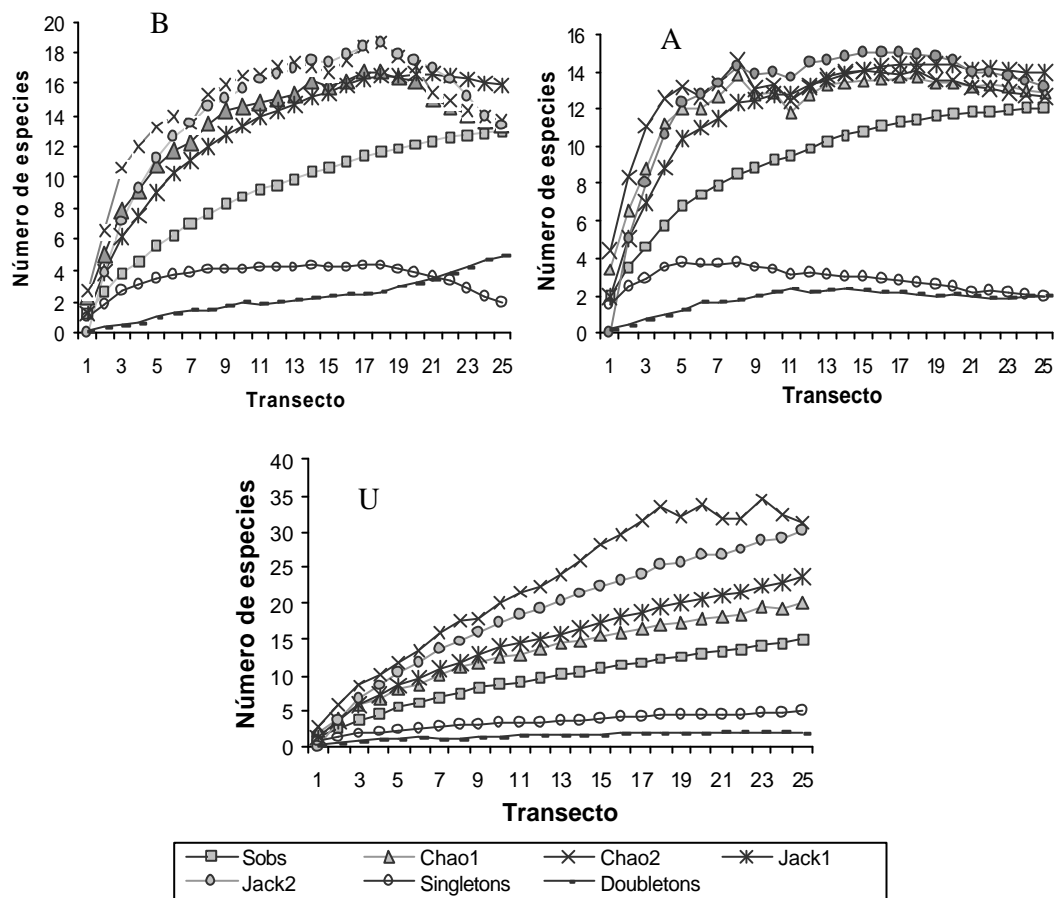


Fig. 6. Estimadores de la riqueza de especies de abejas sin aguijón para el bosque (B), el agroecosistema (A) y el área urbana (U) en el Piedemonte llanero (Sobs = especies observadas).

En el paisaje urbano, no ocurrió lo mismo con los valores de los estimadores de riqueza de especies. El número de especies esperado y estimado tanto por Chao como por Jackknife, fueron muy elevados (20 a 30 especies) con respecto a lo observado (15). Esto quiere decir, que se muestreó cerca del 50-65% de las especies presentes en este paisaje. Adicionalmente, las curvas resultantes de los singletons y dubletons no se cruzaron ni tienden a cambiar a medida que aumenta el número de transectos.

Tabla 5. Valores de los estimadores de la riqueza (número de especies) esperada para cada paisaje estudiado del Piedemonte llanero colombiano (Meta).

Estimadores de riqueza	Paisaje		
	Bosque	Agroecosistema	Urbano
Especies observadas	13	12	15
Jackknife 1	15.9	13.9	23.6
Jackknife 2	13.4	13.1	30.2
Chao 1	13.4	12.8	20.0
Chao 2	13.7	12.6	31.2

7.2.4. Diversidad y uniformidad de la comunidad

El bosque presentó el mayor valor de diversidad y uniformidad registrada por los cuatro índices utilizados (Tabla 6). El agroecosistema en cambio, presentó los menores valores para estos parámetros. La zona urbana registró valores intermedios de diversidad entre el bosque y el agroecosistema. La diversidad entre los paisajes fue estadísticamente diferente ($P < 0.05$; Anexo 9 y 10). La desviación estándar presentada por los índices de diversidad (S , $1/D$, H') para cada paisaje, fueron relativamente bajos, verificando la homogeneidad de las unidades muestrales.

Tabla 6. Valores estimados de diversidad (con su respectiva desviación estándar) y equitatividad para la comunidad de abejas sin aguijón en tres paisajes del Piedemonte llanero.

Diversidad	Bosque	Agroecosistema	Urbano
Número especies (S)	13 ± 0.33	12 ± 0.27	15 ± 0.52
Número de nidos (N)	47	80	77
Berger-Parker (d)	5.875	2.424	3.208
Simpson (1/D)	10.703 ± 0.78	4.862 ± 0.54	6.711 ± 0.72
Shannon (H')	2.35 ± 0.05	1.96 ± 0.03	2.18 ± 0.07
Uniformidad de Shannon (J)	0.91	0.79	0.81

7.2.5. Sustratos de nidificación

El sustrato más utilizado (60 % de nidos y 67 % de especies) en todos los paisajes, fueron árboles vivos (Fig. 7), generalmente en el tronco (73 %), aunque algunas veces en la base (14 %). También, con una frecuencia considerable, los meliponinos utilizaban cavidades hechas por el hombre (27 %), más frecuentemente muros de las diferentes edificaciones (83 %), especialmente para la zona urbana y casi ninguno en el bosque. También dentro de estas cavidades se incluyen cajas racionales (especiales para la cría de abejas sin aguijón) en las que fue frecuente encontrar especies del género *Melipona*.

Algunas especies (25 %) se encontraron nidificando solamente en un solo tipo de sustrato, tales como termiteros, suelo y cavidades arbóreas (Tabla 4). El resto de las especies ocupaban dos o más sustratos diferentes para nidificar y algunas especies utilizaban todos los tipos de sustratos.

Las especies *Trigona spinipes* y *T. amalthea*, presentaron nidos de manera expuesta (3.4 %) y la última de ellas y *Lestrimelita limae* de manera semiexpuesta (una porción

del nido cubierta; 2 % de nidos). Las especies restantes, presentaron nidos (95 %) de manera oculta (dentro de una cavidad).

Aunque la selección por cavidades arbóreas fue mayor que otros sustratos, las abejas no presentaron una preferencia evidente por alguna especie de planta (Anexo 7). Se determinaron más de 47 especies (o morfotipos) de plantas vivas utilizadas para nidificación por el 43 % de los nidos de meliponinos. Sin embargo, aquellas especies arbóreas con una alta abundancia en un paisaje y que disponían de cavidad, eran utilizadas con mayor frecuencia, tales como algunos *Ficus* sp. y *Ficus ficus* (Moraceae); *Psidium guajaba*, *Eucalyptus* sp. (Myrtaceae) y *Vitex orinocense* (Verbenaceae).

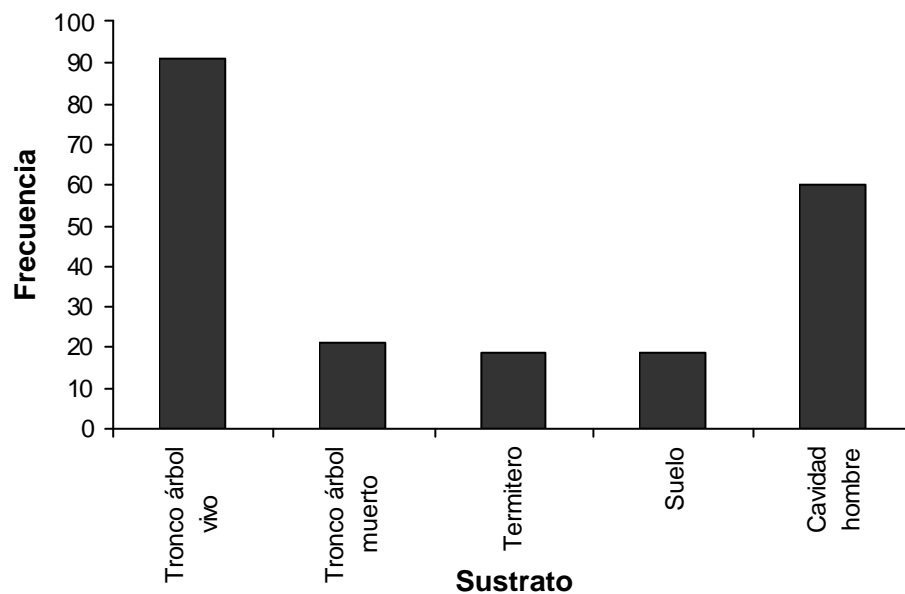


Fig. 7. Frecuencia del número de nidos construidos en los diferentes sustratos por las abejas sin aguijón.

Las abejas sin aguijón que nidifican en los árboles, presentaron un amplio rango en el tamaño de DAP seleccionado. La mayor parte de los géneros de abejas, se encontraron nidificando en un tamaño promedio de DAP entre 40-60cm (Tabla 4). De igual manera, estos tamaños, como la altura del nido, presentan un rango alto de variación, siendo 12cm el menor y de 153cm el mayor valor presentado para la toda la comunidad. Dos géneros de abejas *Partamona* y *Plebeia*, presentaron una alta preferencia por un tamaño en el DAP de 89 y 35cm respectivamente (Fig. 8).

El valor mínimo de DAP utilizado para nidificar en general, fue de 12cm. Este valor es menor al reportado en otros estudios (e.g. Slaa, 2003; Hubbell and Johnson, 1977), siendo este entre 19 y 20.3cm. Posiblemente relacionado con el tipo de bosque aquí estudiado (de tipo secundario).

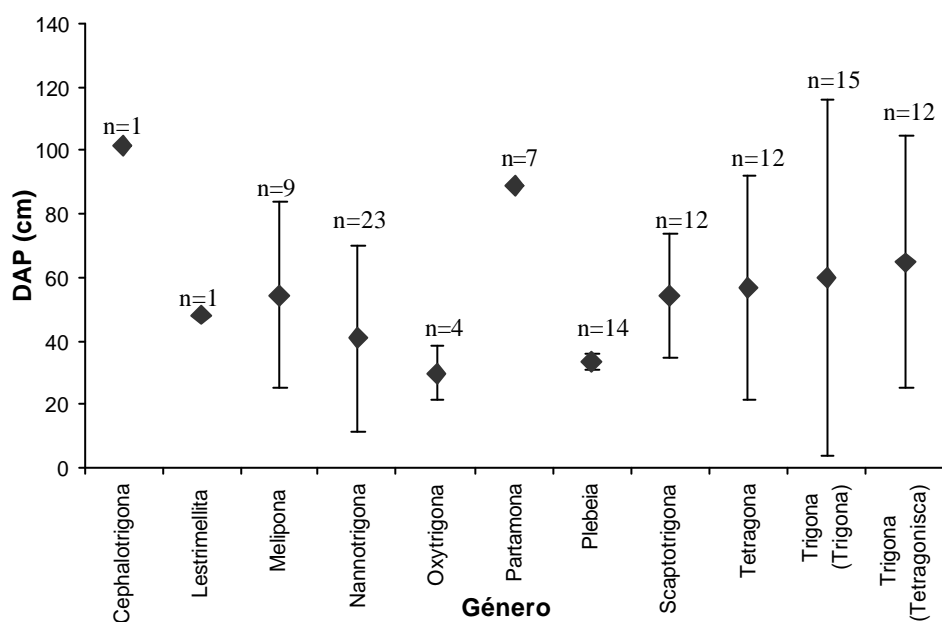


Fig. 8. Valores promedio (rombos), mínimos y máximos (líneas), de DAP de los árboles utilizados por los diferentes géneros de abejas sin aguijón para nidificar, en el Piedemonte llanero (n = número de individuos por género).

Las alturas de las entradas de los nidos se observaron en un rango de 0 a 15m. Los valores promedios fueron menores de 4m de altura (Tabla 4). Algunas especies varían estas alturas dependiendo el paisaje en que se encuentran. Por ejemplo, *Tetragona perangulata* nidifica en mayores alturas en paisaje agroecosistémico (10m), a una menor en el bosque (7m) y aún menor en el urbano (2.5m); *Trigona angustula* nidifica en el bosque a menos de 1m de altura. En los paisajes urbano (1.7m) y agroecosistémico (7m) presentaron mayores alturas. Otras especies siempre mantuvieron un patrón en la altura en todos los paisajes, otras no presentaron ninguno (Tabla 4).

El número de nidos por árbol fue generalmente uno, aunque en ocasiones se encontraron dos o más, hasta un caso en el que se encontraron un máximo de ocho nidos sobre el mismo tronco del árbol.

7.3. Distribución espacial de las especies

La distribución de las especies se tuvo en cuenta para aquellas con cuatro o más nidos (58.3 % de las especies; Anexo 8) por paisaje. Las especies dominantes, generalmente se distribuyen de manera agrupada. El índice de dispersión, mostró un patrón agrupado de distribución para *Nannotrigona melanocera*, dominante en el agroecosistema. Sus nidos generalmente se encontraban a pocos metros de distancia (~10m máx) o más frecuentemente, en un mismo sustrato (Fig. 9). *Partamona testacea* y *P. aff. testacea* nidifican generalmente agrupadas en un mismo banco de arena (de dos hasta cuatro nidos; Fig. 10) y con una distribución agrupada según el índice de dispersión. *Plebeia (Scaura)* se encontró hasta con siete nidos en un mismo termitero y solo en dos ocasiones se encontraron aislados y se ajusta a la distribución agrupada. Otras especies también presentaron distribución agrupada según el índice de dispersión, pero menos evidente en la observación en campo (Anexo 8). La agregación de nidos también ocurrió en especies con abundancias

medias, como *Partamona peckolti* (\bar{X} = 3 nidos por sustrato). De *Scaptotrigona nigella* se encontraron ocho nidos y todos en un mismo árbol. *Trigona angustula* en el bosque presentó un patrón de distribución uniforme; en la zona urbana y agroecosistema, fue de manera agrupada. *Melipona fasciata* varias ocasiones se encontró nidificando a pocos metros de distancia (entre nidos), sin embargo el patrón que sigue es al azar.

Entre especies diferentes, las distancias alcanzaban a ser mínimas en varias ocasiones, generalmente ocurría cuando había un solo nido por especie. Si se encontraba una especie con distribución agrupada, pocas veces se presentaba otra nidificando a una distancia corta (<10m). Sin embargo, en la zona urbana y en el agroecosistema se presentaron agregaciones de dos o tres especies diferentes.

7.4. Morfometría y defensividad de la comunidad de abejas sin aguijón

Los tamaños (ancho cefálico; Tabla 4) de las abejas colectadas se encuentran desde 2.55mm hasta 5.25mm. Aunque los tamaños promedios entre los paisajes no presentaron diferencias significativas ($P > 0.2$), se observa una tendencia con abejas de mayor tamaño en el bosque, luego en el agroecosistema y finalmente los menores tamaños en la zona urbana (Fig. 11). La varianza de esos valores fue alta principalmente en el agroecosistema, ligeramente menor en el bosque. La zona urbana presentó los menores rangos de variación en el tamaño de las abejas.

Una defensividad baja predominó en las especies de abejas sin aguijón, sin embargo, este comportamiento fue más frecuente para la zona urbana. En este lugar, también se presentó la menor frecuencia para una alta defensividad (Fig. 11).

La morfometría y la defensividad, fueron características determinantes de las abejas sin aguijón encontradas en el paisaje urbano especialmente.

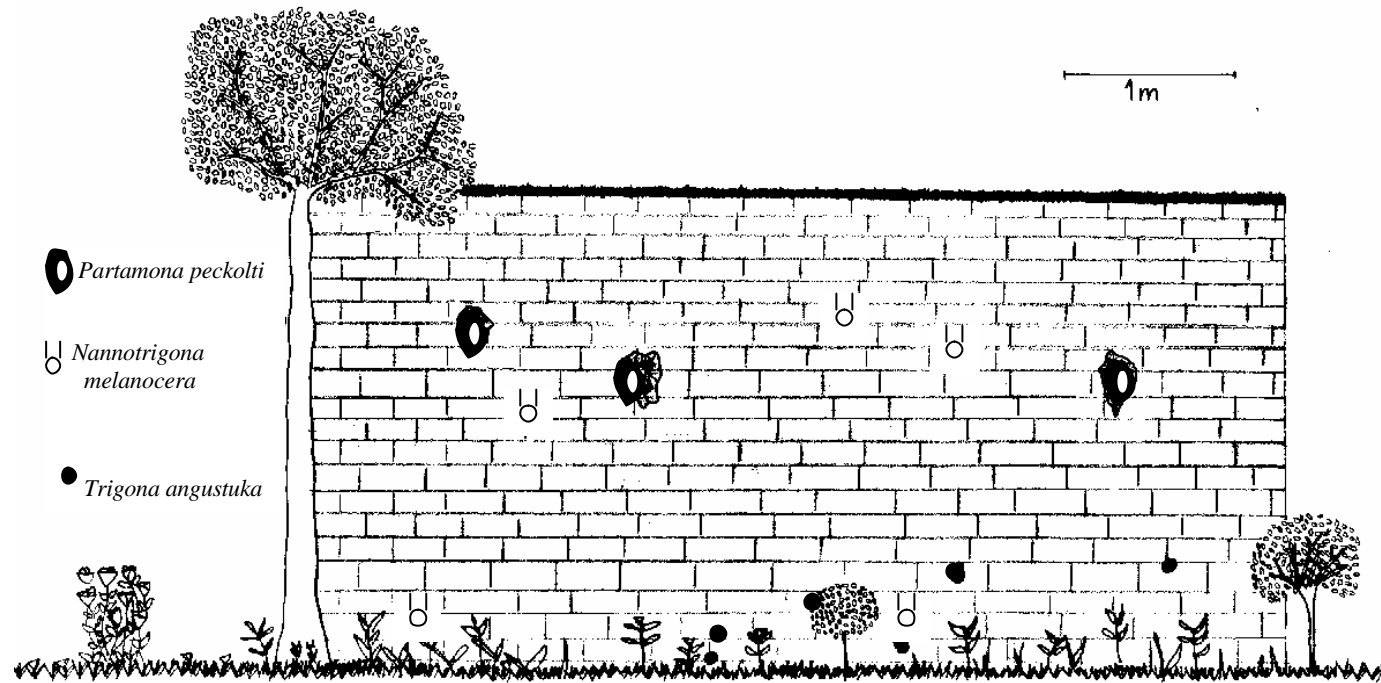


Fig. 9. Perfil del lugar de una agregación de nidos de *Partamona peckolti*, *Nannotrigona melanocera* y *Trigona angustula* (según el orden de la leyenda), especies de abejas sin aguijón, en el agroecosistema estudiado del Piedemonte llanero (Meta).

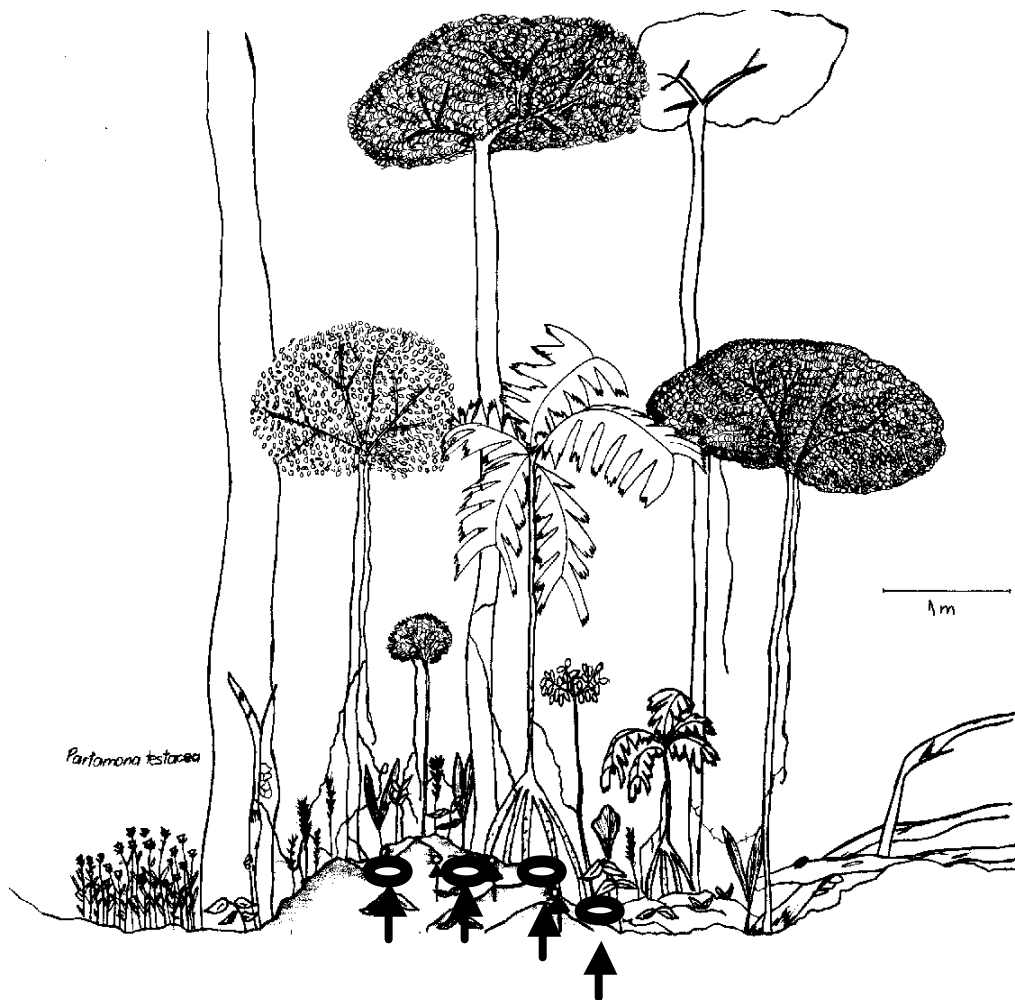


Fig.10. Perfil de vegetación de la agregación de nidos de la especie de abeja sin aguijón, *Partamona testacea* (indicados con una flecha, sobre el suelo) en el bosque estudiado del Piedemonte llanero (Meta).

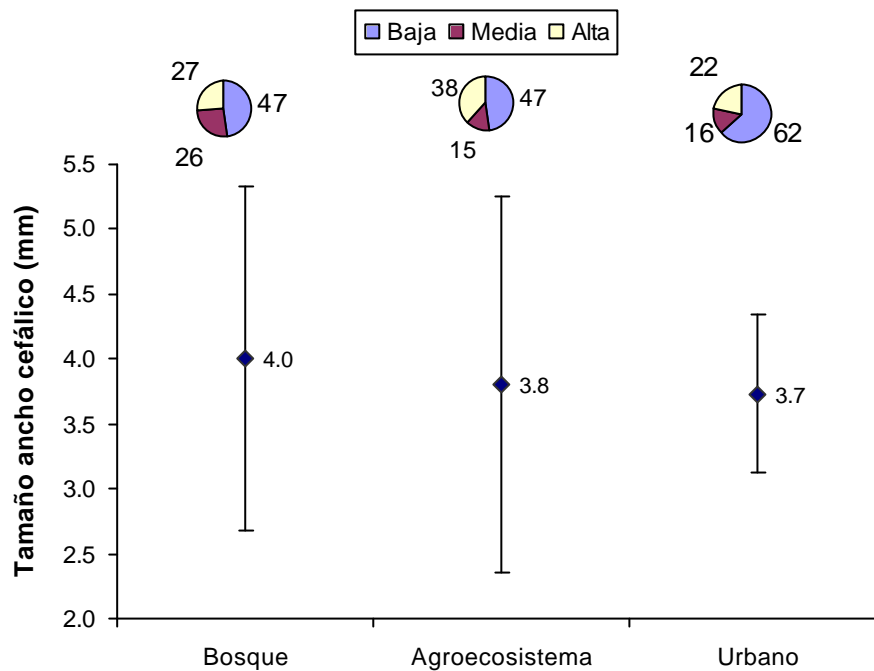


Fig. 11. Tamaño promedio (rombos) y varianza (líneas) del ancho cefálico y porcentaje del tipo de defensividad (pastel) de las especies de abejas sin aguijón en los paisajes estudiados.

8. Discusión

8.1. Composición de especies y diversidad

La composición de especies fue significativamente diferente ($p = 0.05$; $>50\%$) entre los paisajes, pocas especies comunes entre estos y diferentes especies dominantes para cada uno. Varios estudios en regiones tropicales de Asia y Brasil (e.g. Salmah *et al.*, 1990; Oliveira *et al.*, 1995; Eltz & Brühl, 2001), han obtenido resultados similares. Igualmente, en Brasil y Costa Rica (Oliveira *et al.*, 1995; Batista *et al.*, 2003; Slaa, 2003) han encontrado en zonas abiertas a *Trigona angustula*, como una especie dominante de este tipo de hábitat. Otra especie con abundancias elevadas de estas zonas (agroecosistema y zona urbana), fue *Nannotrigona melanocera*. Por otra parte, *Partamona testacea* y *Plebeia (Scaura)*, fueron más abundantes en el bosque.

El bosque presentó los mayores valores de diversidad y uniformidad. Esto corresponde a los resultados obtenidos en los estudios anteriormente mencionados, en donde los mayores valores de diversidad se presentan en bosques y disminuyen a medida que la

perturbación de estos aumenta. Por lo tanto, la diversidad de las comunidades de abejas sin aguijón se ve fuertemente afectada por los cambios en el paisaje, dado principalmente por acción del hombre. Salmah *et al.* (1990) y Slaa (2003), sugieren que las condiciones estables y continuas en el tiempo, facilitan la dispersión, adaptación y partición de recursos en los bosques para las especies de abejas sin aguijón. Esto, puede generar valores altos en la diversidad y uniformidad.

El agroecosistema presentó el menor valor de diversidad, uniformidad y número de especies. Aunque hay cierta regularidad en la presencia de parches de bosque en este paisaje, estos se encuentran aislados, muy distantes entre ellos y su extensión es reducida. Dominan pastizales con grandes extensiones y la presencia de árboles en estos es ausente o muy escasa. Esto puede limitar la dispersión de las especies o generar competencia por los recursos, reduciendo su número y dominando unas pocas (Hubell & Johnson, 1977; Eltz & Brühl, 2002).

La zona urbana presentó una diversidad intermedia entre el bosque y el agroecosistema, el mayor número de especies y una alta densidad de nidos. La comunidad de abejas en este paisaje, probablemente se favorece por la presencia continua de árboles que se encuentran en parques, a lo largo de las vías, en el borde de ríos o caños y en barrios ubicados en la pendiente de la cordillera. En los pequeños remanentes de bosque, se encontraron la mayor parte de las especies, pero con abundancias bajas.

Este paisaje, también posee una marcada dominancia (más que los otros paisajes) y por lo tanto pocas especies con más de dos nidos. Aunque las pruebas de homogeneidad se ajustaron al muestreo adoptado, este paisaje tiene un comportamiento en la curva de acumulación de especies (Fig. 5) y la generada por los estimadores de riqueza (Fig. 6), diferente. Para este paisaje, las curvas tienden a una menor homogeneidad que las otras. Es probable que el muestreo sistemático en este lugar genere un sesgo y las muestras resulten con cierto grado de heterogeneidad, haciendo que las pruebas ecológicas y estadísticas no se ajusten a los datos colectados. Adicionalmente, la distribución de las abundancias del tipo serie geométrica para este paisaje, sugiere una marcada dominancia de especies y es casi definitivo la limitación por un recurso (Magurran, 1989). Esto genera una uniformidad baja y por lo tanto disminución en la diversidad. Igualmente, el número de especies estimado que se esperaría observar para este lugar, es muy elevado y poco probable que sea real.

El número total de especies, fue relativamente alto. Generalmente, las comunidades de meliponinos en otros estudios, en los que se contabiliza el número de nidos, han

presentado valores menores (12 a 16 especies: Hubell & Johnson, 1977; Roubik, 1979, 1983; Salmah *et al.*, 1990; Eltz & Brühl, 2002, Slaa, 2003). Sin embargo, el número de especies por paisaje, si se ajusta a estos valores. Slaa (2003), encontró en su estudio, el mismo número de especies en el bosque y en zonas con alta intervención antrópica (~urbano) y un valor ligeramente menor, en zonas de transición (~agroecosistema).

Es probable que en paisajes perturbados por acción del hombre, se disminuya la presencia de depredadores o enemigos de la comunidad de abejas sin aguijón (Eltz & Brühl, 2002), favoreciendo un número alto de especies. Sin embargo, la disponibilidad de recursos alimenticios y para nidificar, limitan la uniformidad y por lo tanto la diversidad. Finalmente, la restricción en la observación del dosel o nidos sin estructuras externas llamativas en el bosque, puede generar menores valores de riqueza en para este lugar (Eltz *et al.*, 2001).

Con todo esto, el número de especies es similar entre los sitios estudiados, lo que permite evidenciar la adaptación de algunas de las especies a los cambios en el paisaje. Sin embargo, no todas las especies se encuentran en todos los hábitat, por lo tanto, esto no garantiza una diversidad y uniformidad altas (como la del bosque) en zonas con alto grado de perturbación.

Por otro lado, al verse afectada la composición de abejas sin aguijón debido a los cambios en el paisaje, es importante destacar que son más las especies raras y únicas encontradas en el bosque que en los otros lugares. De esta manera, la conservación de estas zonas es determinante para esta comunidad de polinizadores.

Especies que se encontraron en todos los paisajes, además de *Trigona angustula*, tales como *Tetragona perangulata*, el número de nidos aumentó en paisajes perturbados. Esta abeja, a pesar de su gran tamaño (Tabla 4), puede ocupar cavidades relativamente pequeñas (DAP < 12cm), lo que puede favorecer su presencia en los diferentes hábitats. Por otro lado, *Trigona amalthea*, aunque se presentó en todos los paisajes, el número de nidos disminuyó en paisajes perturbados, siendo mayor en el bosque. Esta especie nidifica en grandes cavidades arbóreas (gran DAP; Hernández, 2003). Además, presentó densidades muy bajas, comparadas a las obtenidas en muestreos en el país un tiempo atrás (Nates-Parra, 2004 com. Pers.). *T. amamlthea*, puede verse afectada por la reducción en la disponibilidad en los sitios de nidificación especialmente en los paisajes con alto grado de perturbación. En general, el comportamiento de estas especies, pueden indicar características del estado de los paisajes, como reducción de sitios naturales para nidificación (árboles) y reducción de los DAP.

Las especies únicas, como *Cephalotrigona* sp., *Scaptotrigona barrocoloradensi*, *Partamona testacea*, *P. aff. testacea*, *Lestrimelita limae* y *Plebeia frontalis*, solo presentes en el bosque, son de gran tamaño ($? > 4.0\text{mm}$) a excepción de *P. frontalis*. Sin embargo, todas menos las especies del género *Partamona*, se encontraron nidificando en árboles con gran DAP ($? \bar{X} = 23\text{cm}$). Por otro lado, para esta región, *Cephalotrigona* sp., sólo ha sido reportada en áreas de bosque (Nates-Parra, 1983). *Partamona testacea*, aunque se encontró en la zona urbana, fue en un remanente de bosque a las afueras de la ciudad, por lo tanto se considera como única del bosque. De *S. barrocoloradensi*, es poco lo que se conoce, pues sus nidos son raramente encontrados. Las demás especies, han sido reportadas en diferentes hábitat, aunque con pocos nidos (e.g. Vergara *et al.*, 1986; Smith & González, 2004).

Oxytrigona sp., en cambio, es un género que raramente es encontrado en el país (González, 2000). Sin embargo, en este muestreo, presentó una abundancia relativamente alta (Nates-Parra, 2004, com. pers.). No se encontró en el bosque, pero si en sitios con mayor grado de perturbación. Aunque, sus abundancias fueron relativamente bajas con relación a las demás especies y es altamente defensiva, carácter poco frecuente en el agroecosistema y especialmente en la zona urbana.

Igualmente, el género *Melipona*, considerado como un indicador del estado de conservación de un lugar (Brown & Albrecht, 2001), se presenta generalmente en lugares con alto grado de conservación. En el bosque, se observaron cuatro especies de este género tomando resinas, pero los nidos no fueron localizados. Es posible que nidifiquen en zonas cercanas al bosque o en un bosque continuo al estudiado, que se encuentra sobre una fuerte pendiente de difícil acceso y por lo tanto tiene un mayor grado de conservación. Sin embargo, estas abejas pueden nidificar muy alto (Roubik, 1989) y es posible que estuvieran en el dosel, por lo tanto no son fácilmente detectados si un muestreo especializado para este estrato. Tres especies fueron encontradas en el agroecosistema, una de las cuales (*M. fascista*) presentó más de diez nidos y otra que es abundante en hábitat similares en el departamento del Meta (Nates-Parra, con. pers.), pero que aquí fue rara (> 2 nidos). *M. fuliginosa*, también es una especie muy difícil de observar, pues son escasos los registros de esta especie en el país. Se encontró nidificando en el agroecosistema en un árbol de gran DAP, remanente de un gran pastizal, que hace poco había sido talado.

8.2. Distribución de las abundancias en la comunidad

El bosque presentó el menor valor en la densidad de nidos, mientras que la zona urbana y el agroecosistema obtuvieron valores altos y similares, siendo mayor el segundo. Valores semejantes de densidad han sido reportados por otros investigadores (0-16 nidos/ha: Michener, 1946; Hubbell & Johnson, 1977; Roubik, 1983, 1996; Salma *et al.*, 1990; Nagamitsu & Inoue, 1997; Eltz *et al.*, 2002; Slaa, 2003). Algunos de sus estudios, han comprobado la variación de la densidad de nidos en los diferentes paisajes. Varios han obtenido mayores valores en bosques (Salmah *et al.*, 1990; Nagamitsu & Inoue, 1997; Eltz *et al.*, 2002) y otros, en sitios con mayor perturbación (Eltz *et al.*, 2002; Slaa, 2003). Los bosques de estos estudios, que presentaron las mayores densidades de nidos, fueron generalmente primarios, con gran número de cavidades y variedad de tamaños disponibles para nidificar (Hubbell & Jonson, 1977; Salmah *et al.*, 1990). El bosque estudiado es secundario y presenta una dominancia de árboles con un DAP reducido ($\bar{X} = 19\text{cm}$). Esto puede permitir la nidificación de especies que ocupan cavidades generalmente pequeñas y limitaría la presencia de aquellas que requieren tamaños de cavidades mayores. Salmah *et al.* (1990), observó una densidad de nidos mayor en bosque primario que en el secundario y lo atribuye a la disminución en la disponibilidad de cavidades arbóreas o a su reducido tamaño. Según Hubbell & Johnson (1977), la ausencia de árboles con un gran DAP, limita la presencia de abejas sin aguijón, especialmente las de gran tamaño corporal.

Además, la alta densidad de nidos en el agroecosistema y en la zona urbana, puede estar favorecida por la presencia frecuente de agregaciones (más de dos nidos en un mismo sustrato). Salmah *et al.* (1990) y Slaa (2003), sugieren que las especies mejor adaptadas a medios con disturbio pueden presentar abundancias muy elevadas.

Un comportamiento poco normal de la distribución por clases de abundancia de la comunidad, se registró en el bosque y la zona urbana. En estos paisajes, los valores altos e intermedios de abundancia son bajos y el número de especies con pocos nidos es alto, aunque más evidente para la zona urbana. El agroecosistema presenta una tendencia a normalizarse, pues la distribución de las abundancias es ligeramente geométrica y continua. Para aproximarse al valor medio de las abundancias en la comunidad, como para obtener un mejor entendimiento de su distribución, se requiere aumentar el número de muestras. Sin embargo, el muestreo realizado permite una aproximación y un primer entendimiento de la comunidad y cómo cambia a través de los paisajes.

Los modelos de distribución de abundancia según Magurran (1989), generan un entendimiento del comportamiento de la comunidad, con respecto a los factores que pueden determinar su presencia. Los tres paisajes estudiados se ajustan a un modelo de la serie logarítmica, el cual predice un número pequeño de especies abundantes y una gran proporción de especies raras. Esto sugiere, que la comunidad de abejas sin aguijón, está siendo limitada por pocos factores (e.g. cavidades disponibles para nidificar, recurso alimenticio). Sin embargo, la zona urbana, con mayor probabilidad, se ajusta al modelo de serie geométrica que a la serie logarítmica. En este caso, la comunidad está dominada principalmente por un factor individual que es utilizado de mejor manera por una especie generando una notable dominancia (Magurran, 1989). De esta manera, la alta riqueza de la zona urbana, pero una diversidad menor que la del bosque, se puede deber a la limitación de un recurso en la comunidad, generando una dominancia por parte de la(s) especie(s) que puede(n) aprovechar mejor este factor limitante y poner en desventaja a otras. *Trigona angustula* fue la especie más dominante en la zona urbana. Esta especie es favorecida por este tipo de paisaje, pues fue encontrada en todos los hábitat, pero el número de nidos aumentó aproximadamente tres veces en la zona urbana. Las especies restantes en este paisaje (~50%), estuvieron representadas por uno y dos nidos. En el agroecosistema, la diversidad y la riqueza fueron los más bajos, pero igual que la zona urbana, presentó una alta dominancia de *Nannotrigona melanocera*, en donde también dobló el número de nidos.

Las especies que se encuentran en todos los paisajes y que además son muy abundantes en algunos de ellos, son principalmente de tamaños reducidos (Tabla 3). Estas abejas pequeñas, igualmente poseen nidos de bajas dimensiones (Roubik, 1989; Eltz & Brül, 2002). De esta manera, se pueden adaptar a casi cualquier cavidad (Roubik, 1989); además son nidos difícilmente percibidos y las abejas no son altamente defensivas (Vergara & Villa, 1981). Estas características son especialmente favorables para ambientes perturbados (e.g. agroecosistemas, zonas urbanas), ya que les permite pasar desapercibidas. Abejas altamente agresivas y con nidos vistosos podrían ser más fácilmente encontradas y destruidas por el hombre o depredadores. McIntyre (2000), comprobó que insectos con tamaños corporales pequeños, son muy exitosas en ambientes urbanos. Según la autora, su tamaño les facilita explotar más fácilmente los recursos a menor escala (como son en estos paisajes, tales como flores de jardines frente a las casas). *Trigona angustula*, ha sido generalmente abundante en muestreos de América tropical (Vergara & Villa, 1981; Roubik, 1989; Batista *et al.*, 2003; Slaa,

2003). En este estudio resultó ser dominante en el paisaje urbano, usando todos los sustratos para nidificar. Batista *et al.* (2003) atribuye esto a un comportamiento territorial y agresivo de patrullaje de las cavidades potenciales para nidificar y Slaa (2003) a una tasa de emjambamiento alta. Todo esto hace a *Trigona angustula* con una ventaja en su comportamiento y reproducción exitosa para ambientes con un alto disturbio, lo cual genera una baja uniformidad de la comunidad de abejas para estos lugares. *Nannotrigona melanocera*, abundante también en paisajes perturbados (agroecosistema y zona urbana), comparte las características anteriormente mencionadas con *T. angustula*.

En el bosque, una de las especies con mayor abundancia, *Plebeia (Scaura)*, posee tamaños muy pequeños, aun menores que las dominantes en los otros dos paisajes (Tabla 3); mientras que *Partamona testacea*, otra especie también muy abundante en el bosque, es de un tamaño relativamente grande. Sin embargo estas dos especies son muy preferenciales en el sustrato de nidificación.

8.3. Nidificación y distribución espacial

El recurso más utilizado y limitante para la nidificación de las abejas sin aguijón son las cavidades arbóreas (Roubik, 1979, 1983, 1989,; Eltz *et al.*, 2001; Slaa, 2003). Sin embargo, en el bosque las especies con mayor abundancia, *Plebeia (Scaura)* sp. y *Partamona testacea* se encontraron nidificando en termiteros y en el suelo (bancos de arena), respectivamente.

Las especies con abundancias medias y bajas, que nidifican en cavidades arbóreas en el bosque, presentan un rango similar en el tamaño del DAP seleccionado. Es probable que existan cavidades arbóreas de mayor preferencia para las abejas sin aguijón (distancia, ubicación, protección, etc), especialmente en el tamaño. Sin embargo, los valores mínimos y máximos de los DAP de los árboles utilizados para nidificación en la mayoría de las especies encontradas, pueden variar.

En paisajes como el agroecosistema y el urbano, los sustratos de nidificación fueron variados. Ambos presentaron un porcentaje considerablemente alto de abejas nidificando en cavidades hechas por el hombre (~37.5%). Además el número de nidos en estos sustratos generalmente pertenecía a unas pocas especies (e.g. *Trigona angustula* y *Nannotrigona melanocera*,). El resto de nidos se encontraron en árboles (61%) y unos pocos en termiteros (1.5%). Esto muestra la preferencia de las abejas sin aguijón por los árboles como sustrato de nidificación en todos los hábitats estudiados

como ha sido registrado anteriormente (Roubik, 1979; Vergara *et al.*, 1986). Por lo tanto, la disponibilidad de árboles son un recurso limitante e importante y deben estar presentes en los diferentes paisajes para garantizar en parte, la presencia de estos organismos.

El paisaje urbano es el que más cavidades artificiales ofrece, lo cual, limita la presencia de especies que pueden adaptarse primero a este tipo de hábitat y segundo a este tipo de cavidades. Por lo que en parte, se explica la marcada dominancia de especies que usan este sustrato como *T. angustula*, en este paisaje.

Las alturas en las que se encontraron los nidos fueron similares entre especies (Tabla 4). Sin embargo, esto generalmente depende de la altura de la cavidad que esté disponible (Roubik, 1979, 1983) y por esto se presentan rangos de alturas muy amplios.

Las especies de abejas no presentaron preferencias en la selección por alguna especie de árbol para nidificar, tal como se había registrado anteriormente (Hubbel & Johnson, 1977; Salmah *et al.*, 1990; Eltz & Brül, 2002; Slaa, 2003), confirmado el aspecto generalista en la nidificación de las abejas sin aguijón. Sin embargo, en Costa Rica (Hubbell and Johnson, 1977; Slaa, 2003), se ha observado selección de especies o familias arbóreas para nidos expuestos o semiexpuestos de *Trigona amalthea*. Esto podría estar relacionado a la ausencia de estos tipos de árboles o sus abundancias son reducidas.

El paisaje urbano, presentó la mayor parte de las especies con un patrón de distribución agrupado, mientras el agroecosistema y el bosque unas pocas. *Trigona angustula* presentó un patrón de distribución uniforme en el bosque, pero en el agroecosistema y zona urbana de manera agrupada. La distribución espacial de los nidos, como su abundancia relativa, pueden estar determinadas por la distribución y abundancia de los recursos y que a su vez dependen de la estacionalidad (Roubik, 1989). Las agregaciones de nidos han sido ampliamente reportadas en otros estudios (Roubik, 1996; Sakagami, 1987; Salmah *et al.*, 1990; Starr & Eltz *et al.*, 2001), pero esto ha sido pobremente entendido. Puede ser debido a la limitación de sitios disponibles para nidificar, como ocurre especialmente en el paisaje urbano, en donde se pierden gran número de cavidades naturales. En estos sitios, estructuras hechas por el hombre permiten el fenómeno de concentración de las colonias (Star & Sakagami, 1987). También puede suceder por un comportamiento normal de las especies (atracción por feromonas o señales químicas; Eltz *et al.*, 2001).

Se han registrado densidades típicamente de 1-3 nidos/ha, en donde los rangos de forrajeo se dan en un solapamiento (e.g. Hubbel & Johnson, 1977; Roubik, 1983, 1996; van Nieuwstadt & Ruano, 1996; Eltz *et al.*, 2001, 2002). Esto sugiere que la limitación de las poblaciones naturales de estas abejas, se debe a la disponibilidad de recurso alimenticio, más que a los sitios de nidificación (Hubbel & Johnson, 1977; Eltz *et al.*, 2002) y por lo tanto algunas especies pueden presentar una distribución uniforme.

9. Conclusiones

- El cambio en el paisaje, determina cambios en la composición de especies de abejas sin aguijón.
- En ambientes perturbados por la acción del hombre, la diversidad de la comunidad de abejas sin aguijón, disminuye.
- Las cavidades de las edificaciones son propicias para la nidificación de algunas especies de abejas sin aguijón, generando altas densidades de nidos.
- Paisajes con alto grado de intervención antrópica (agroecosistema y área urbana) son muy favorables para *Trigona angustula* y *Nannotrigona melanocera*.
- Algunas especies de abejas sin aguijón, están estrechamente relacionadas con un solo tipo de sustrato para nidificar, el más utilizado son los árboles vivos.
- La disponibilidad y el tipo de sustrato para nidificar, son un recurso limitante para la presencia y abundancia de las especies de abejas sin aguijón.

10. Recomendaciones

- El entendimiento de las diferencias en la distribución de las especies de meliponinos, como otras características estructurales, son importantes para desarrollar adecuadamente planes de manejo. Por lo tanto, se recomienda tener presente el estudio de la disponibilidad de recursos para estas comunidades (de nidificación y alimento, especialmente).
- Para una mejor comparación de la diversidad de la comunidad de abejas sin aguijón, un estudio en bosque primario, favorecería la evidencia del estado de estas abejas en Colombia.

- Es conveniente tener presente las mediciones corporales de las abejas como caracterizaciones generales del hábitat en que se encuentren en el momento de recolectar datos en campo. Esto es interesante para estudiar la relación entre uno y otro parámetro.
- La utilización de muestreos sistemáticos (en el tiempo o esfuerzo muestral) permiten la comparación de los datos. Además de disminuir el tiempo, costos y esfuerzo.
- El crecimiento continuo de los centros urbanos y la destrucción de los bosques para este fin, sería importante tratarlo en la planeación del desarrollo de centros urbanos, como en agroecosistemas. La existencia de fragmentos de bosque o conservación de árboles en zonas con alta intervención antrópica, garantizarían en parte la presencia de las especies de meliponinos en estos paisajes.

11. Literatura citada

BATISTA, M.; M. RAMALHO & E.E. SOARES. 2003. Nesting sites and abundance of Meliponini (Hymenoptera: Apidae) in heterogeneous habitats of the Atlantic Rain Forest, Bahia, Brazil. *Lundiana* 4 (1): 19-23.

BROWER J. E., and J. H. ZAR. 1984. Field and laboratory methods for general biology. Second edition. Brown, Dubuque, Iowa, USA.

BROWER J E, ZAR J H and VON ENDE, N. 1997. Field and Laboratory Methods for General Ecology. 4^a ed. Wm. C. Brown Publishers, Boston EUA. 273

BROWN, C. & ALBRECHT, C. 2001. The effect of tropical deforestation on stingless bees of the genus *Melipona* (Insecta: Hymenoptera: Apidae: Meliponinae) in central Rondonia, Brazil. *Journal of Biogeography* 28: 623-634.

BUCHMANN, S.L. and G.P. NABHAN. 1996. The Forgotten Pollinators. Island Press, Washington, DC.

CÁCERES, S. 2003. Estudio de la composición y distribución de anuros en áreas con diferente tipo de perturbación antrópica en el Piedemonte Llanero colombiano. Trabajo de Grado, Departamento de Biología, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá.

- CAMARGO, J. M. and ROUBIK, D. 1991. Systematics and bionomics of the apoid obligate necrophages: The *Trigona hypogea* group. *Biological journal of Linnean Society*. 44: 13-39.
- CAMARGO, J. M and S.R. de M. PEDRO. 1992. Systematics, phylogeny and biogeography of the Meliponinae (Hymenoptera, Apidae): A minireview. *Apidologie*. 23: 509-522.
- COLEMAN, B.D., MARES, M.A., WILLIG, M.R. & HSIEH, Y.-H. 1982. Randomness, area, and species richness. *Ecology* 63: 1121-1133
- ELTZ, T., BRÜHL, C., van der KAARS, S., CHEY, V.K. & LINSENMAIR, K.E. 2001. Pollen foraging and resource partitioning of stingless bees in relation to flowering dynamics in a Southeast Asian tropical rainforest. *Insectes Sociaux* 48: 273-279.
- ELTZ, T. and BRÜHL, C. 2002. Ecological evaluation of forest management using leaf-litter ants and stingless bees as indicators. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH. Begleitprogramm Tropenökologie (TÖB). Tropical Ecology Support Program. Federal Republic of Germany. 75 pp.
- ELTZ, T. BRÜHL, C.C., van der KAARS, S. & LINSENMAIR, K.E. 2002. Determinants of stingless bee nest density in lowland dipterocarp forests of Sabah, Malaysia. *Oecologia* 131: 27-34.
- ETTER, A. 1991. Introducción a la ecología del paisaje. Un marco de integración para los levantamientos rurales. Instituto Geográfico Agustín Codazzi. Subdirección de Docencia e Investigación. Unidad de Levantamientos Rurales. 83 pp.
- FAUTH, J.E.; BERNARDO, J.; CAMARA, M; RESETARITS, W.J.; BUSKIRK, J.; McCOLLUM, S.A., 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *THE American Naturalist* 147(2): 282-286.
- FERNÁNDEZ; F. 1995. La diversidad de los Hymenopteros en Colombia. En: Rangel, J.O. (Ed.). Colombia diversidad biótica 1. Universidad Nacional de Colombia e Inderena, Santafé de Bogotá, D.C. Pg: 373-442,

- GARCÍA, H. 1998. Efecto de la fragmentación sobre el comportamiento gráfico de cuatro especies pioneras en parches remanentes del Piedmonte Llanero. Trabajo de Grado, Departamento de Biología, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá.
- GALVIS, G.; J.I. MOJICA & F. RODRÍGUEZ. 1989. Estudio ecológico de una laguna de desborde del Río Metica. Fondo FENCOLOMBIA. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 164 pp.
- GONZÁLEZ, V.H. 2000. El Género *Oxytrigona* en Colombia. Trabajo de grado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia.
- GRISWOLD, T., PARKER, F. and HANSON, P. 1995. The bees (Apidae). In: Hanson, P. and Gauld I. The Hymenoptera of Costa Rica. Oxford University Press, Oxford. Pp: 650.
- HERNÁNDEZ, J. 2003. Descripción del subgénero *Trigona* trs. en Colombia. Trabajo de Grado, Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Pp. 280.
- HUBELL, S.P. & JOHNSON, L.K. 1977. Competition and nest spacing in a tropical stingless bee community. *Ecology* 58: 949-963.
- IGAC. 1991. Meta: Características geográficas. Bogotá, D.C. 152 pp.
- JOHNSON, L and HUBBELL, S. 1974. Aggression and competition among stingless bees: field studies. *Ecology* 55 (1): 120-127.
- KEVAN, P.G.; BAKER, H.G. 1983. Insects as flower visitors and pollinators. *Ann. Rev. Ent.*, 28: 407-53.
- KREBS, C.J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper Collins Publishers. University of British Columbia. 655 pp.
- LAMPRECHT H. 1962. Ensayo sobre unos métodos para el análisis estructural de los Bosques Tropicales. Venezuela: *Acta Científica Venezolana*; 13 (2): 57-65.
- LOBO, A. & J.M.F. de CAMARGO. 1997. New stingless bee genus endemic to Central America cloudforest: phylogenetic and biogeographic implications (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *Systematic Entomology*, 22: 67-80.

- LUDWIG, J. A. Y J. F. REYNOLDS. 1988. Statistical ecology: a primer of methods and computing. Wiley Press, New York. 337 pp.
- NATES-PARRA, G. 1983. Abejas de Colombia. I. Lista preliminar de algunas especies de abejas sin aguijón (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *Revista de Biología Tropical* 31 (1): 155-158.
- MADRINÁN V., L.F. 2001. Proceso de transformación de un bosque aluvial del Piedemonte Llanero y su impacto sobre la vegetación (Puerto López, Meta, 1939-1997). Trabajo de grado. Pontificia Universidad Javeriana. 115 pp.
- MAGURRAN, A. 1989. Ecological diversity measurement. Princeton University Press. 178 pp.
- MÁRQUEZ, G. 1997. Ecosistemas y biodiversidad en Colombia. En: Memorias del seminario de "Biodiversidad y manejo de fauna silvestre". Instituto de estudios ambientales Universidad Nacional de Colombia, Palmira. Pp. 35-58
- MCINTYRE, N.E. 2000. Ecology of Urban Arthropods: A Review and a Call to Action. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 93(4): 825–835 (2000).
- MICHENER, C.D. 1946. Notes on the habits of some Panamanian stingless bees (Hymenoptera, Apidae). *Journal of the New York Entomological Society* 54: 179-197.
- MICHENER, C.D. 1974. The social behavior of the bees. Harvard University Press, Cambridge, Mass. 404 pp.
- MICHENER, C.D. 2000. The bees of the world. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London. 913 pp.
- NAGAMITSU, T. & T. INOUE. 1997. Aggressive foraging of social bees as a mechanism of floral resource partitioning in an Asian tropical rain forest. *Oecologia* 110: 432-439.
- NATES-PARRA, G. Y CEPEDA, O. 1983. Comportamiento defensivo en algunas especies de meliponinos colombianos (Hymenoptera: Meliponinae). *Bol. Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia* 1 (5): 65-82.
- NATES-PARRA, G. 1996. Abejas sin aguijón (Hymenoptera: Meliponinae) de Colombia. En: G. Amat, G. Andrade y F. Fernández (Eds). *Insectos de Colombia*.

Universidad Javeriana y Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Santafé de Bogotá. Pg.181-268.

NATES-PARRA, G. y GONZÁLES, V. H. 2000. Las abejas silvestres de Colombia: por qué y cómo conservarlas. *Acta Biológica Colombiana*. 5 (1): 5-37.

NATES-PARRA, G. 2001. Las abejas sin aguijón (Hymenoptera: Apidae: Meliponini) de Colombia. *Biota Colombiana*. 2 (3): 233-248.

NATES-PARRA, G. 2003. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de ciencias. Departamento de Biología. Profesora asociada. Laboratorio de Investigaciones en Abejas de la Universidad Nacional, LABUN. Bogotá. Comunicación Personal. gnatesp@unal.edu.co.

van NIEUWSTADT, M.G.L. & RUANO I., C.E. 1996. Relation between size and foraging range in stingless bees (Apidae, Meliponinae). *Apidologie* 27: 219-228.

NOGUEIRA-NETO, P. 1997. Vida e criação de abelhas na manutenção da biodiversidade e geração de renda. *Anais do XII Congresso brasileiro de Apicultura*. Salvador, Bahia, Brasil. Pp: 101-105

ODUM, E. P. 1972. *Ecología*. Mexico : Interamericana. Tercera edición. 639 pp.

OLIVEIRA, M.; E. MORATO & M. GARCÍA. 1955. Diversidade de espécies e densidade de ninhos de habelas sociais sem Ferrao (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae) em floresta de Terra Firme na Amazonia Central. *Rev. Bras. Soy.* 12 (1): 9-12.

O'TOOLE, C. 1996. Bee systematic in Europe: the continuing crisis and some possible cures. In: A. Mathenson, S. Buchmann, C. O'Toole, P. Westrich and I. Williams (Eds). *The conservation of bees*. Pp: 227-232.

O'TOOLE, C. 2002. Those others Bees: Changing the Funding Culture. In: Kevan, P.G. and Imperatriz-Fonseca, V.L. (Eds.) *Pollinating Bees. The Conservation Link Between Agriculture and Nature*. Ministry of Environment, Secretariat for Biodiversity and Forests, Brasília, D.F. Pp: 37-40.

PARRA, G. 1990. Bionomía de las abejas sin aguijón (Meliponinae: Apidae) del occidente colombiano. *Cespedesia* 57/58: 77-116.

Rangel-Ch J.O.; & G.L. LOZANO. 1986. Un perfil de vegetación entre la Plata (Huila) y el Volcán Puracé. *Caldasia* (14) 67: 211-249.

RANGEL O, M AGUILAR & P LOWY (1995) Parque Nacional Natural Sierra de La Macarena. En: Rangel O (ed) Colombia, diversidad biótica I: 112-120. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá, Colombia.

ROUBIK, D. 1979. Nest and colony characteristics of stingless bees from French Guiana (Hymenoptera: Apidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*: 52 (3): 443-470.

ROUBIK, D. 1983. Nest and colony characteristics of stingless bees from Panama (Hymenoptera: Apidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 56: 327-355.

ROUBIK, D. 1989. Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge University Press. New York. 520 pp.

ROUBIK, D. 1996. Order and chaos in tropical bee communities. *Anais do Encontro Sobre Abelhas* 2: 122-132.

ROUBIK, D., LOBO, J. and CAMARGO, J.M.F. 1997. New stingless bees genus endemic to Central America could forests: phylogenetic and biogeographic implications (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *Systematic Entomology*. 22: 67-80.

SALMAH, S.; T. INOUE; S.F. SAKAGAMI. 1990. An analysis of apid bee richness (Apidae) in Central Sumatra, In: SAKAGAMI, S.F.; R. OHGUSHI; D. ROUBIK. *Natural History of Social UASP and Bees in ecuatorial Sumatra*. Hokkaido University Press, Sapporo. Pp. 139-174.

SLAA, E.J. 2003. Foraging ecology of stingless bees: From individual behavior to community ecology. Universiteit Utrecht. The Netherlands. 181 pp.

SMITH, A. & GONZÁLEZ, V.H. 2004. Diversidad de abejas sin aguijón (Hymenoptera: Apoidea) en estado sucesional, un ejemplo para Colombia. In press.

STARR, C.K. & S.E. SAKAGAMI. 1987. An extraordinary concentration of stingless bee colonies in the Philippines, with notes on the nest structure (Hymenoptera: Apidae: *Trigona* spp.). *Insects Soc.* 34, 96-107.

STILING, P. 1996. Ecology: theories and applications. Second edition. Prentice Hall. University of Florida. New Jersey. 128 pp.

TAMAYO, M. 1997. Efecto de la perturbación de los bosques fragmentados sobre el comportamiento y tamaño de una comunidad de primates en el Piedemonte Llanero, Villavicencio, departamento del Meta. Trabajo de grado. Pontificia Universidad Javeriana. 148 pp.

URDANETA, M.F.. 1995. Diferencias en la composición y estructura de la comunidad de aves en época seca de tres agroecosistemas y un bosque primario asociado a un fragmento de catival maduro en el Chocó colombiano. Trabajo de grado. Pontificia Universidad Javeriana. 139 pp.

VERGARA, C. & A. VILLA. 1981. Algunos aspectos de la biología y el comportamiento de *Trigona (Tetragonisca) angustula*. Trabajo de grado. Universidad Nacional de Colombia. 85 pp.

VERGARA, C.; A. VILLA & G. NATES-PARRA. 1986. Nidificación de meliponinos (Hymenoptera: Apidae) de la región central de Colombia. *Revista Biológica Tropical* 34 (2): 181-184.

ZAR, J. 1999. Biostatistical analysis. 4th ed. New Jersey : Prentice Hall. 663 p.

Recursos electrónicos

AGUILAR M., I. (2000: Heredia, Costa Rica). El Potencial de las Abejas Nativas Sin Aguijón (Apidae: Meliponinae) en los Sistemas Agroforestales [en línea]. Centro de Investigaciones Apícolas Tropicales, Universidad Nacional. <<http://www.cipav.org.co/redagrofor/memorias99/AguilarI.htm>> [Consulta: 6 agosto de 2003].

COWELL, R.K. 2000. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples, version 6.0. Users` guide and application. <<http://viceroy.eeb.econnn.edu/stimates>>. [Consulta: 18 julio de 2003].

Anexo 1. Descripción de los Transectos

Fecha:	Altitud:	Lugar:
Parcela No. _____	Colector:	
Relieve/Geoforma:		
Pendiente:		
Suelo		-Color
-Textura		
-Profundidad		
Exposición cardinal (orientación del transecto):		
Datos GPS:		
Presencia de Indicadores de Remoción en masa (como coluviones o aluviones, árboles caídos o inclinados, etc)		
Presencia de intervención antrópica (como cicatrices de machete, caminos o trochas, mangueras, basura, etc.)		
Descripción de los estratos vegetales ("rápido" de bs estratos observados in situ), anotando (en donde aplica): la altura o profundidad, el % de cobertura (independiente de los demás estratos) y las especies principales (se hace cada 20m a lo largo de los 200m de cada transecto). Emergente:		
Dosel:		
Arbóreo:		
Arbustivo:		
Herbáceo:		
Rasante:		
Muscinal:		
Epifítico:		
Lianescente:		
Suelo desnudo:		
Roca desnuda:		
Hojarasca:		
Otras observaciones:		

Anexo. 2. Formato de colecta de a) abejas en nidos y b) sustrato de nidificación.

a) Formato de colecta de abejas en nidos

No.Colecc:	T#:	Fecha:	Lugar:	
Geoposición:				Altitud:
Arquitect Externa	Sustrato:	Dimensiones:		Altura:
	Material:	Color:		Forma:
Entrada	Longitud	Diámetro	Forma	Ornamentos
Comportamiento	# guardianas	Reacción estímulos		Organismos asociados
Observaciones				

b) Formato Colecta de colecta de datos del sustrato de nidificación

No. Colección	Ejemplar No.	Fecha:
Lugar		
Colectores		
Familia	Especie	
Hábito	Altura	CAP
Abundancia		
Hojas: Simples _____ Compuestas _____ Alternas _____ Opuestas _____		
Hojas Olor: _____ Color: _____	Corteza Escamas _____ Tiras _____ Color _____ Olor _____	
Látex (olor, textura, color):		
Observaciones:		

Anexo 3. Variables utilizadas en los análisis estadísticos y ecológicos de datos de la comunidad de abejas sin aguijón

P_1 = Abundancia relativa de la especie 1.

n_1 = Número de nidos observados de la especie 1.

N = Número de nidos observados en el sitio de muestreo.

S_j = Coeficiente de similaridad de Jaccard

a = Número de especies en la muestra A y en la muestra B

b = Número de especies en la muestra B pero no en la muestra A

c = Número de especies en la muestra A pero no en la muestra B

B = medida de disimilaridad de Bray-Curtis

X_{ij}, X_{ik} = Número de nidos de la especie i en cada muestra

n = Número de especies en las muestras

S_{jack1} : Estimador jackknife de primer orden de la riqueza de especies

S_{jack2} : Estimador jackknife de segundo orden de la riqueza de especies

S_{obs} = Número de especies observadas en la muestra

Q_1 = Número de especies que están exactamente en 1 muestra (único)

Q_2 = Número de especies que están exactamente en 2 muestras (duplicado)

m = Es el número total de transectos

S_{chao1} = Estimador Chao de primer orden de la riqueza de especies

S_{chao2} = Estimador de Chao de segundo orden de la riqueza de especies

F_1 = Número de especies con un solo nido

F_2 = Número de especies con dos nidos

S = número de especies.

H' = Índice de diversidad de Shannon

p_i = abundancia proporcional de la especie i en la comunidad

$\ln p_i$ = logaritmo neperiano de p_i

D = Índice de Simpson

J = Equitabilidad

H'_{max} = $\ln S$ (especies esperadas)

d = Índice de Berger-Parker

N_{max} = número de individuos de la especie más abundante

Anexo 4. Listado de especies de plantas registradas en el bosque (Jardín Botánico de Villavicencio). Corresponden a las más abundantes del paisaje o por poseer flor en el momento del estudio y el correspondiente estrato vertical (según Rangel y Lozano, 1986). Se incluyen los morfotipos utilizados por las abejas sin aguijón para nidificar.

Familia	Especie	Nombre común	Estrato
Acanthaceae	Trichantera gigantea	Nacedero	2, 3
Acanthaceae	Acanthaceae sp1		2
Annonaceae	Annonaceae sp1		2
Apocinaceae	<i>Couma macrocarpum</i>	Leche huayo	2, 3
Araceae	<i>Anthurium cf cristalinum</i>	Anturio	5, 6
Araceae	<i>Anthurium</i> sp1		4, 5, 6
Araceae	<i>Philodendron</i>	Costilla de Adán	5, 6
Araliaceae	<i>Dendropanax</i>		1, 2
Arecaceae	<i>Socratea exorrhiza</i>	Palma	1, 2, 3
Arecaceae	<i>Wettinia</i> sp.	Palma	1, 2
Asteraceae	<i>Emilia coccinea</i>	Diente de León rojo	6
Asteraceae	<i>Baccharis</i> sp3	Chilca	5, 6
Asteraceae	<i>Taraxacum officinale</i>	Diente de León	6
Balsaminaceae	<i>Impatiens balsamina</i>	Helena	6
Bignoniaceae	<i>Tabebuia</i>	Lapacho rosado	2, 3
Bombacaceae	<i>Ceiba pentandra</i>	Yarumo	1, 2
Bombacaceae	<i>Ochroma</i>	Cetico	1, 2, 3
Boraginaceae	<i>Cordia nodosa</i>		3
Caesalpinaceae	Cesalpinaceae sp1		3
Cecropiaceae	<i>Cecropia</i>	Topa	1, 2
Cecropiaceae	<i>Cousapoa villosa</i>		1, 2
Cecropiaceae	Cecropiaceae sp1		2
Clusiaceae	<i>Clusia</i>		2, 3
Clusiaceae	<i>Clusia multiflora</i>		2, 3
Clusiaceae	<i>Vismia</i> sp.		3
Commelinaceae	<i>Commelina</i>	Amor seco	6
Commelinaceae	Commelinaceae sp1		6
Commelinaceae	Commelinaceae sp2		6
Costaceae	<i>Costus</i> sp.		5, 6

Anexo 4. Continuación.

Familia	Especie	Nombre común	Estrato
Cyperaceae	Cyperaceae sp1		6
Euphorbiaceae	Euphorbiaceae sp1		6
Euphorbiaceae	<i>Croton</i>		
Euphorbiaceae	<i>Alchornia</i> sp.		2
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i> sp.		2, 3
Fabaceae	Fabaceae sp1		5
Fabaceae	Fabaceae sp2		4
Fabaceae	<i>Erythrina</i>		2
Heliconiaceae	<i>Heliconia burleana</i>	Heliconia	4, 5
Heliconiaceae	<i>Heliconia scarlatina</i>	Platanillo	4
Lauraceae	Lauraceae sp1		2, 3
Lauraceae	Lauraceae sp2		2, 3
Lauraceae	Lauraceae sp3		3
Lauraceae	Lauraceae sp4		2
Magnoliaceae	<i>Talauma</i>		2, 3
Malvaceae	<i>Sida</i>	Escobilla	4
Malvaceae	Malvaceae sp1		4
Melastomataceae	<i>Miconia</i> sp1		1, 2
Melastomataceae	<i>Miconia</i> sp2		2
Melastomataceae	<i>Clidemia</i>		2, 3, 4
Melastomataceae	<i>Aciotis</i>		3
Meliaceae	<i>Cedrela</i>	Cedro	1, 2
Mimosaceae	<i>Mimosa</i>		4, 5
Mimosaceae	<i>Pithecellobium</i>		3, 4
Mimosaceae	<i>Inga fastuosa</i>	Shimbillo	4
Mimosaceae	<i>Inga edulis</i>		4
Mimosaceae	Mimosaceae sp1		2
Mimosaceae	Mimosaceae sp2		3
Mimosaceae	<i>Abarema</i>		3
Moraceae	<i>Ficus</i> sp1	Higuerón	2, 3
Moraceae	<i>Ficus</i> sp2	Ojé	2
Moraceae	<i>Ficus</i> sp3		2
Myristicaceae	<i>Viola cloneata</i>	Pensamientos	5, 6
Myrtaceae	<i>Eucalyptus</i> sp.	Eucalipto	1, 2

Anexo 4. Continuación.

Familia	Especie	Nombre común	Estrato
Piperaceae	<i>Piper</i> sp1		4, 5
Piperaceae	<i>Piper</i> sp2		4
Piperaceae	<i>Piper</i> sp3		4
Poaceae	<i>Bambusa vulgaris</i>	Pasto	6
Poaceae	<i>Bambusa guadua</i>	Pasto	6
Poaceae	<i>Chusquea</i>	Pasto	6
Poaceae	<i>Poaceae</i> sp1	Pasto	6
Poaceae	<i>Poaceae</i> sp2	Pasto	6
Poaceae	<i>Poaceae</i> sp3	Pasto	6
Poaceae	<i>Poaceae</i> sp4	Pasto	6
Rosaceae	<i>Rubus</i> sp.	Zarza	4
Rosaceae	<i>Rubus acantophyllus</i>		3
Rubiaceae	<i>Cephaelis tomentosa</i>	Beso de negra	4, 5
Rubiaceae	<i>Cinchona</i>	Quinua	2, 3
Rubiaceae	<i>Palicourea</i>		3
Rubiaceae	<i>Psychotria</i> sp1		3
Rubiaceae	<i>Psychotria</i> sp2		3
Rubiaceae	<i>Psychotria</i> sp3		2, 3
Rubiaceae	<i>Borreria</i> sp.		6
Rubiaceae	Rubiaceae sp1		4
Solanaceae	<i>Solanum</i> sp1		3, 4
Solanaceae	<i>Solanum</i> sp2		3

Anexo 5. Listado de especies de plantas registradas en el agroecosistema (veredas San José y Orotoy, Acacias). Corresponden a las más abundantes del paisaje o por poseer flor en el momento del estudio y el correspondiente estrato vertical (según Rangel y Lozano, 1986). Se incluyen los morfotipos utilizados por las abejas sin aguijón para nidificar.

Familia	Especie	Nombre común	Estrato
Anacardiaceae	<i>Schinus Molle</i>	Pimentero falso	3
Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i>	Mango	1, 2
Annonaceae	<i>Annona muricata</i>	Guanábana	2, 3
Arecaceae	<i>Cocos nucifera</i>	coco	1, 2
Asteraceae	<i>Taraxacum officinale</i>	Diente de León	6
Asteraceae	<i>Thitonia divesifolia</i>	Botón de oro	4, 5
Balsaminaceae	<i>Impatiens balsamina</i>	Helena	6
Bignonaceae	<i>Crescentia cujete</i>	Totumo	3
Bignonaceae	<i>Tabebuia</i>		2
Bombacaceae	<i>Ceiba</i>	Yarumo	2, 3
Bombacaceae	<i>Ceiba pentandra</i>	Yarumo	1, 2, 3
Caesalpinaceae	<i>Bauhinia variegata</i>	Pata de vaca	2, 3
Caprifoliaceae	<i>Sambucus nigra</i>	Sauco	2, 3
Caricaceae	<i>Carica papaya</i>	Papaya	2, 3
Clusiaceae	<i>Vismia</i>		3, 4
Euphorbiaceae	<i>Manihot utilissima</i>	Yuca	5
Euphorbiaceae	<i>Sapium</i>		3, 4
Euphorbiaceae	<i>Sapium</i>		2
Fabaceae	<i>Phaesolus vulgaris</i>	Fríjol	4
Graminaceae	<i>Zea mays</i>	Maíz	5
Lauraceae	<i>Persea americana</i>	Aguacate	3
Lauraceae	<i>Persea americana</i>		
Magnoliaceae	<i>Talauma</i>		2, 3
Melastomataceae	<i>Inga</i> sp1		1, 2
Melastomataceae	<i>Inga</i> sp2		2
Melastomataceae	Melastomateceae sp1		1, 2
Meliaceae	<i>Cedrela</i>	Cedro	2
Mimosaceae	<i>Acacia</i> sp1	Acacia	1, 2
Mimosaceae	<i>Acacia</i> sp2	Acacia	2

Anexo 5. Continuación.

Familia	Especie	Nombre común	Estrato
Mimosaceae	<i>Inga edulis</i>	Guamo	2, 3
Moraceae	<i>Ficus ficus</i>		2
Moraceae	<i>Ficus</i> sp2	Higuerón	2, 3
Moraceae	<i>Ficus</i> sp3		2
Moraceae	<i>Ficus</i> sp4		3
Musaceae	<i>Musa paradisiaca</i>	Banano	3
Musaceae	<i>Musa sapientum</i>	Plátano	3
Myrtaceae	<i>Eugenia jambos</i>	Pomaroso	2
Myrtaceae	<i>Eugenia stipitata</i>	Arazá	4, 5
Myrtaceae	<i>Psidium guajaba</i>	Guayaba	3
Papilionaceae	<i>Canavalia ensiformis</i>	Fríjol canavalia	4
Poaceae	<i>Poaceae</i> sp1	Pasto	6
Poaceae	<i>Poaceae</i> sp2	Pasto	6
Poaceae	<i>Sacharum officinarum</i>	Caña de azúcar	4
Rubiaceae	<i>Cinchona</i>		2
Rutaceae	<i>Citrus aurantium</i>	Naranja	3
Rutaceae	<i>Citrus limonia</i>	Limón	2, 3
Rutaceae	<i>Citrus nobilis</i>	Mandarina	3, 4
Rutaceae	<i>Citrus</i> sp1		2
Sapotaceae	<i>Matisia cordata</i>	Zapote	1, 2
Verbenaceae	<i>Vitex orinocensis</i>	Nocuito	3
Verbenaceae	<i>Vitex orinocensis</i>	Nocuito	2, 3

Anexo 6. Listado de especies de plantas registradas en la zona urbana (Villavicencio). Corresponden a las más abundantes del paisaje o por poseer flor en el

momento del estudio y el correspondiente estrato vertical (según Rangel y Lozano, 1986). Se incluyen los morfotipo utilizados por las abejas sin aguijón para nidificar.

Familia	Especie	Nombre común	Estrato
Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i>	Mango	1, 2
Anacardiaceae	<i>Schinus Molle</i>		3
Arecaceae	<i>Arecaceae</i> sp1	Palma	1, 2
Asteraceae	<i>Taraxacum officinale</i>	Diente de León	6
Balsaminaceae	<i>Impatiens balsamina</i>	Helena	6
Bombacaceae	<i>Ceiba</i>	Yarumo	1, 2
Bombacaceae	<i>Ochroma</i>	Balso	2
Bromeliaceae	<i>Tillandsia usneoides</i>		2, 3, 4
Caesalpinaceae	<i>Bauhinia variegata</i>	Pata de vaca	2, 3
Caesalpinaceae	<i>Cesalpine</i>		2
Caricaceae	<i>Carica papaya</i>	Papaya	2, 3
Cecropiaceae	<i>Paurouma bicolor</i>		2
Melastomataceae	<i>Miconia serrulata</i>		3
Melastomataceae	<i>Tibouchuna</i> sp.		3, 4
Mimosaceae	<i>Acacia</i> sp3	Acacia	2
Mimosaceae	<i>Inga edulis</i>	Guamo	2
Mimosaceae	<i>Inga</i> sp		2
Mimosaceae	Mimosaceae sp1		2
Moraceae	<i>Ficus ficus</i>		2, 3
Moraceae	<i>Ficus</i> sp1		2, 3
Moraceae	<i>Ficus</i> sp2		2, 3
Moraceae	<i>Ficus velutina</i>	Higuerón	2
Musaceae	<i>Musa</i>	Plátano	3
Myrtaceae	<i>Psidium guajaba</i>	Guayaba	3
Myrtaceae	<i>Eugenia jambos</i>	Pomarrosa	2
Nyctaginaceae	<i>Bougainvillea glabra</i>	Buganvilla	5, 6
Polygonaceae	<i>Triplaris americana</i>		2
Rutaceae	<i>Citrus aurantium</i>	Naranja	3
Rutaceae	<i>Citrus nobilis</i>	Mandarina	3
Sapotaceae	<i>Matisia cordata</i>	Zapote	1, 2

Anexo 7. Especies de plantas utilizadas para nidificación por parte de las especies de abejas sin aguijón (Hymenoptera: Meliponini).

Familia / Morfo	Especie	Especie abeja
Myrtaceae	<i>Eucalyptus</i> sp.	<i>Cephalotrigona</i> sp.; <i>Plebeia</i> (<i>Scaura</i>); <i>Trigona angustula</i> ; <i>Trigona amalthea</i>
Cecropiaceae	<i>Cousapoa villosa</i>	<i>Lestrimellita limae</i> ; <i>Plebeia frontalis</i> ; <i>Melipona fasciata</i>
Morfo1, 2, 3 y 4		<i>Melipona fasciata</i>
Verbenaceae	<i>Vitex orinocense</i>	<i>Melipona fasciata</i> ; <i>Nannotrigona melanocera</i> ; <i>Partamona peckolti</i> ; <i>Trigona amalthea</i>
Magnoliaceae	<i>Talauma</i> sp.	<i>Melipona fasciata</i>
Myrtaceae	<i>Psidium guajaba</i>	<i>Melipona fasciata</i> ; <i>M. compresipes</i> ; <i>Nannotrigona melanocera</i> ; <i>Oxytrigona mediorufa</i>
Morfo5		<i>Melipona compresipes</i>
Caesalpinoide	<i>Cesalpine</i> sp.	<i>Nannotrigona melanocera</i> ; <i>Trigona angustula</i>
Morfo6, 7, 8, 9 y 10		<i>Nannotrigona melanocera</i>
Mimosaceae	Mimosaceae1	<i>Nannotrigona melanocera</i>
Mimosaceae	Mimosaceae2	<i>Nannotrigona melanocera</i>
Ephorbiaceae	<i>Sapium</i> sp.	<i>Nannotrigona melanocera</i>
Mimosaceae	<i>Acacia</i> sp.	<i>Nannotrigona melanocera</i>
Melastomataceae	Melastomataceae1	<i>Nannotrigona melanocera</i>
Morfo11 y 12		<i>Oxytrigona mediorufa</i>
Meliaceae	<i>Cedrela</i> sp.	<i>Oxytrigona mediorufa</i> ; <i>Trigona amalthea</i>
Morfo13		<i>Plebeia</i> (<i>Scaura</i>)
Arecaceae	<i>Socratea exorrhiza</i>	<i>Scaptotrigona barrocoloradensi</i> ; <i>Trigona fuscipennis</i>
Morfo14		<i>Scaptotrigona limae</i>
Moraceae	<i>Ficus ficus</i>	<i>Scaptotrigona nigella</i> ; <i>Trigona angustula</i>
Melastomataceae	Melastomataceae2	<i>Scaptotrigona limae</i>
Euphorbiaceae	<i>Croton</i> sp.	<i>Tetragona perangulata</i>
Morfo15, 16 y 17		<i>Tetragona perangulata</i>
Bombacaceae	<i>Ochroma</i> sp.	<i>Tetragona perangulata</i>
Mimosaceae	Mimosaceae3	<i>Tetragona perangulata</i>
Rubiaceae	<i>Cinchona</i> sp.	<i>Tetragona perangulata</i>
Araliaceae	<i>Dendropanax</i> sp.	<i>Trigona angustula</i> ; <i>Trigona williana</i>

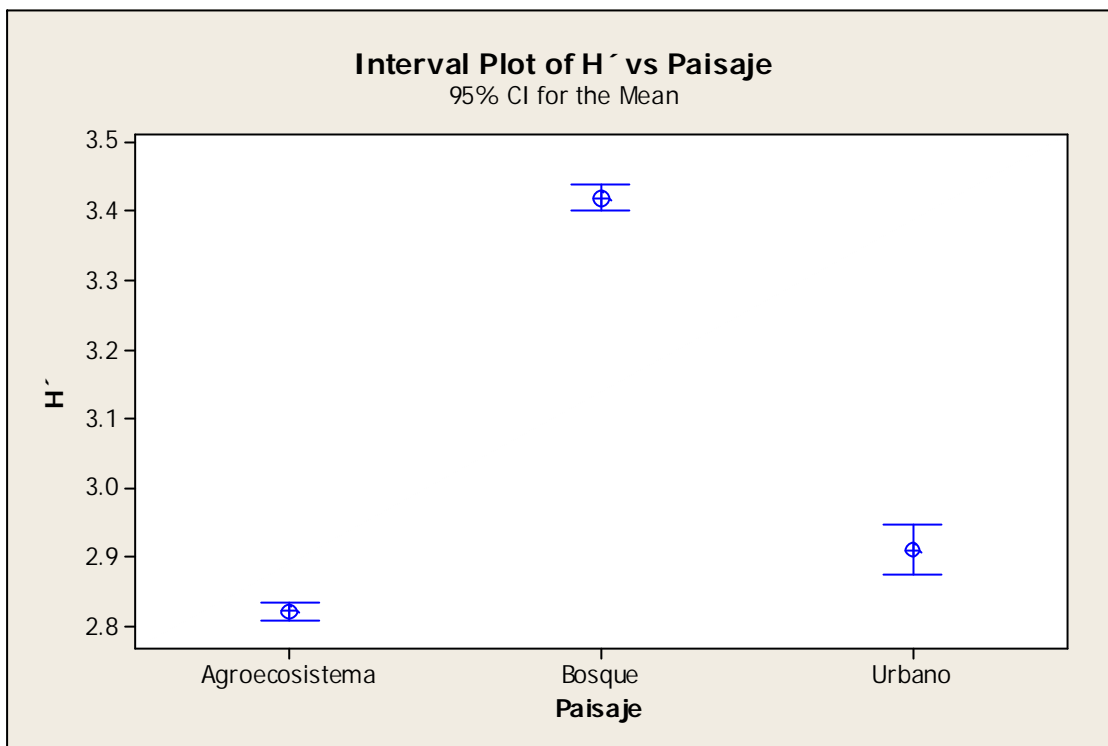
Anexo 7. Continuación.

Familia / Morfo	Especie	Especie abeja
Morfo18		<i>Trigona williana</i>
Moraceae	<i>Ficus</i> sp. 1	<i>Trigona fuscipennis</i>
Bombacaceae	<i>Ceiba</i> sp.	<i>Trigona spinipes</i>
Bombacaceae	<i>Ceiba pentandra</i>	<i>Trigona fuscipennis</i>
Lauraceae	Lauraceae1	<i>Trigona angustula</i>
Fabaceae	<i>Erythrina</i> sp.	<i>Trigona angustula</i>
Annonaceae		<i>Trigona angustula</i>
Mimosaceae	Mimosaceae4	<i>Trigona angustula</i>
Moraceae	<i>Ficus</i> sp.2	<i>Trigona angustula</i>
Morfo19		<i>Trigona angustula</i>
Bignobaceae	<i>Tabeuia</i> sp.	<i>Trigona angustula</i>

Anexo 8. Índice de dispersión, aplicado a las especies de abejas sin aguijón que presentaron mas de cuatro nidos en cada paisaje.

Especie	X	S2	Dispersión
Bosque			
<i>Partamona testacea</i>	0.36	0.55	Agrupado
<i>Plebeia (Scaura)</i>	0.32	0.778	Agrupado
<i>Trigona (Tetragonisca) angustula</i>	0.28	0.202	Uniforme
<i>Partamona aff. testacea</i>	0.011	4E-04	Agrupada
Agroecosistema			
<i>Nannotrigona melanocera</i>	1.32	3.338	Agrupado
<i>Melipona fasciata</i>	0.4	0.4	Al azar
<i>Trigona (Tetragonisca) angustula</i>	0.36	0.55	Agrupado
<i>Oxytrigona mediorufa</i>	0.16	0.134	Uniforme
<i>Tetragona perangulata</i>	0.16	0.134	Uniforme
<i>Partamona peckolti</i>	0.24	0.662	Agregado
Urbano			
<i>Nannotrigona melanocera</i>	0.52	0.97	Agrupado
<i>Tetragona perangulata</i>	0.28	0.362	Agrupado
<i>Trigona (Tetragonisca) angustula</i>	0.96	2.038	Agrupado
<i>Partamona testacea</i>	0.16	0.614	Agrupado
<i>Scaptotrigona nigella</i>	0.32	2.458	Agrupado
<i>Plebeia (Scaura)</i>	0.28	1.882	Agrupado

Anexo 9. Distancia mínima significativa (DMS) entre los paisajes para el valor medio de diversidad de Shannon en la comunidad de abejas sin aguijón (Se utilizó el programa Minitab 14).



Anexo 10. Distancia mínima significativa (DMS) entre los paisajes para el valor medio de diversidad de Simpson en la comunidad de abejas sin aguijón (Se utilizó el programa Minitab 14).

Interval Plot of 1/D vs Paisaje

95% CI for the Mean

