

00361 22 72



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

PATRONES ESTACIONALES DE UTILIZACION DE RECURSOS
FLORALES POR *Scaptotrigona hellwegeri* EN LA ESTACION
DE BIOLOGIA CHAMELA, JALISCO

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
(B I O L O G I A)
P R E S E N T A

DAVID LEONOR QUIROZ GARCIA

Director de Tesis: Doctor Enrique Martínez Hernández

México, D. F.

1993

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

CONTENIDO

RESUMEN	1
RECONOCIMIENTOS	3
I INTRODUCCION	4
I.1 JUSTIFICACION DEL ESTUDIO	6
I.2 ANTECEDENTES	7
I.2.1 ESTUDIOS MELISOPALINOLOGICOS SOBRE MELIPONINOS EN OTRAS PARTES DEL MUNDO	7
I.2.2 ESTUDIOS MELISOPALINOLOGICOS EN MEXICO	11
II OBJETIVOS	15
III CARACTERISTICAS DEL AREA DE ESTUDIO	16
III.1 LOCALIZACION	16
III.2 TOPOCAGRAFIA	16
III.3 FISIOGRAFIA	18
III.4 GEOLOGIA	18
III.5 HIDROLOGIA	20
III.6 EDAFOLOGIA	21
III.7 CLIMATOLOGIA	21
III.8 VEGETACION	22
IV MATERIALES Y METODOS	26
IV.1 OBTENCION DE MUESTRAS	26
IV.1.1 TRABAJO DE CAMPO	26
IV.1.2 TECNICAS DE LABORATORIO	27
IV.2 ANALISIS DE LAMINILLAS Y CUANTIFICACION DE GRANOS DE POLEN	28
IV.3 ANALISIS ESTADISTICO DE DATOS	30

V GENERALIDADES SOBRE LA ABEJA <i>Scaptotrigona hellwegeri</i>	33
V.1 UBICACION SISTEMATICA DE LAS ABEJAS	33
V.1.1 BIOGEOGRAFIA Y EDAD DE LAS ABEJAS	35
V.1.2 BIOGEOGRAFIA DE LA APIFAUNA DE CHAMELA	36
V.1.3 CICLOS DE VIDA Y FORMA DE VIDA DE LAS ABEJAS DE CHAMELA	36
V.2 ANATOMIA EXTERNA DE <i>Scaptotrigona hellwegeri</i>	37
V.3 NIDOS DE MELIPONINOS CON ALGUNAS OBSERVACIONES PUNTUALES DE LOS DE <i>Scaptotrigona</i>	38
VI RESULTADOS	44
VI.1 INDICES ECOLOGICOS PARA LA EVALUACION DE LAS INTERRE- LACIONES DE LAS COLONIAS DE ABEJAS	61
VII DISCUSION DE RESULTADOS	73
VIII CARACTERISTICAS MORFOLOGICAS DE LOS PRINCIPALES TIPOS POLINICOS IDENTIFICADOS EN LAS CARGAS DE POLEN DE <i>Scapto- trigona hellwegeri</i>	98
VIII.1 RELACIONES EXISTENTES ENTRE <i>Scaptotrigona hellwegeri</i> Y LAS PLANTAS QUE VISITA	108
IX CONCLUSIONES	114
X LITERATURA CITADA	118
XI LAMINAS	130
XII APENDICE 1	141

INDICE DE FIGURAS Y TABLAS

Figura 1. Ubicación del área de trabajo	17
Figura 2. Estructura del nido de <i>Scaptotrigona</i>	43
Figura 3. Frecuencia relativa de tipos de polen C ₁	49
Figura 4. Frecuencia relativa de tipos de polen C ₂	50
Figura 5. Frecuencia relativa de tipos de polen C ₃	51
Figura 6. Número de taxa en las muestras	62
Figura 7. Número de especies compartidas	64
Figura 8. Tamaño del nicho trófico	66
Figura 9. Uniformidad de pecoreo	68
Figura 10. Traslapamiento de nicho. Cody (1974)	70
Figura 11. Traslape de nicho. Schoener (1968)	71
Figura 12. Periodicidad de la floración	76
Figura 13. Familias con mayor frecuencia de aparición	87
Tabla 1. Apifauna de Chamela	34
Tabla 2. Distribución de especies	45
Tabla 3. Listado de tipos polínicos	46
Tabla 4. Comparación de aprovechamiento de recursos	74
Tabla 5. Familias con mayor número de especies en las muestras	86
Tabla 6. Comparación de tamaño de nicho y utilizació de recursos	92
Tabla 7. Resumen de características de plantas y polen	104

RESUMEN

La utilización de los recursos florales por *Scaptotrigona hellwegeri* en dos comunidades vegetales de Chamela, Jalisco con un enfoque ecológico constituye el objetivo general del presente trabajo.

Para su ejecución, en la Estación de Biología Chamela, Jal. (19° 30' latitud norte, 105° 03' longitud oeste) se obtuvieron muestras de polen de tres colonias situadas en comunidades vegetales diferentes por un periodo de doce meses.

Se estudiaron 68 muestras dos/colonia/mes. En ellas se identificaron y cuantificaron 166 tipos polínicos, siendo los recursos más importantes (con representación de más del 10%) los provenientes de 16 especies de plantas 13, 10 y 11 en las colonias C₁, C₂ y C₃ respectivamente. El estrato más importante para estas abejas es el arbóreo, proporcionándole sus principales fuentes de polen.

Las familias de plantas en las que incide la mayor proporción de polen encontrado son: Anacardiaceae, Burseraceae, Capparidaceae, Combretaceae, Sapindaceae, Simaroubaceae y Tiliaceae, con variaciones en grado de importancia de una colonia a otra, salvo la última familia que en las tres colonias ocupó el primer lugar en orden de frecuencia.

El análisis palinológico permitió determinar el número total de especies que visitan estas abejas y calcular el tamaño del nicho trófico.

El tamaño del nicho reveló la gran diversidad de especies que explota *S. hellwegeri*, sólo comparable con la de otras abejas conocidas como pecoreadoras eficientes.

La utilización de los recursos de polen es en forma heterogénea y solo ocasionalmente tienden a la uniformidad en el uso de ellos.

A finales de la época seca del año se presenta el mayor solapamiento de las tres colonias, en la explotación de recursos visitados en busca de polen, este hecho coincide con una gran cantidad de especies, de acuerdo con el espectro polínico.

Se aprecian pocas variaciones en los parámetros ecológicos determinados, que solo reflejan las diferencias entre las dos comunidades vegetales en que se sitúan las colonias estudiadas.

El polen de las especies de plantas con representación superior al 10% en las muestras estudiadas, presenta las siguientes características: talla media, ornamentación principalmente reticulada y en menor proporción gemada, equinada y psilada; asociado en monadas y ocasionalmente tétradas y políadas; el tipo de abertura mejor representado es el tricolporado.

En cuanto a la morfología de esas plantas, muestran flores pequeñas agrupadas en inflorescencias espuestas fuera del follaje, de color blanco, amarillo o violeta, con olor agradable, abertura amplia, producción de néctar y/o polen y estambres numerosos; en su mayoría árboles o trepadoras leñosas.

I INTRODUCCION

En los últimos años el estudio de las flores visitadas por abejas en las regiones neotropicales de América ha tenido un gran auge. Las plantas elegidas por las abejas con frecuencia son caracterizadas mediante observaciones directas cuando estos insectos están visitando a las flores; sin embargo, en ocasiones resulta sumamente difícil apreciar esta actividad por el tamaño y color de la abeja, así como por la altura de los árboles que en las selvas llegan a ser de más de 20 metros y exponen sus flores en las partes más altas. Una evidencia directa de las plantas que frecuentan ellas en busca de recursos, son los granos de polen contenidos en la miel y las cargas de polen.

Las bondades del análisis palinológico empero, son susceptibles a limitantes debido a varios factores entre los que se encuentran las variaciones en la producción de polen entre las diferentes especies de plantas. En los últimos tiempos se ha desarrollado una metodología que trata de salvar este obstáculo y en la que es importante no sólo el tipo palinológico, sino también la proporción que de él se tiene en la muestra. Aunada a la integración de aspectos de vegetación y clima entre otras variables, permite hacer una evaluación más exacta de la utilización de los recursos florales por las abejas en los ambientes tropicales.

Por otra parte, son conocidas las propiedades altamente nutritivas de los granos de polen y los sistemas coadaptativos desarrollados entre insectos y plantas. La función que como polinizadores realizan las abejas en sus frecuentes visitas a las especies botánicas en busca de recursos necesarios para la supervivencia de la colonia, despiertan el interés de conocer la distribución de los mismos a través del tiempo y espacio. Las regiones tropicales y subtropicales resultan idóneas ya que conjugan una gran diversidad de especies vegetales y animales.

La teoría de nicho trófico, es un concepto más bien antiguo, que con el correr del tiempo ha sufrido modificaciones, hasta llegar a épocas recientes en que es considerado como un hipervolumen con n dimensiones, en donde los factores bióticos y abióticos determinan la existencia de las especies.

Es aceptado determinar la magnitud de este parámetro en función de las características medibles del ambiente; así, los tipos polínicos detectados en muestras de polen y miel pueden emplearse con este fin, además de definir la forma de utilización de los recursos florales y el traslape en el uso de ellos.

1.1 JUSTIFICACION DEL ESTUDIO

La función tan importante que realizan las abejas como polinizadores de las plantas neotropicales y la dependencia que del polen tienen estos insectos para su reproducción ha despertado cada vez más el interés de los investigadores.

En México, las actividades relacionadas con la apicultura son de gran relevancia, ya que el país ocupa un lugar preponderante en la producción de miel; aunado a esto cuenta con gran riqueza florística y la apifauna es muy variada.

Todos estos elementos se conjugaron para que en 1986 se iniciara un programa internacional sobre apifauna mexicana motivado por su importancia biológica y económica.

En el país, un sitio que resulta particularmente idoneo para hacer estudios a largo plazo, es la estación de Biología Chamela, Jalisco en donde se calcula que existen alrededor de 230 especies de abejas silvestres, este hecho y las condiciones que proporciona la reserva ecológica motivaron el presente estudio cuyos resultados del análisis palinológico practicado a las cargas de polen de las abejas *Scaptotrigona hellwegeri* pretenden hacer una aportación para el mejor entendimiento de la biología de estos insectos y contribuir al conocimiento de los sistemas de polinización en los bosques tropicales.

1.2 ANTECEDENTES

Acerca de las abejas se han realizado numerosas investigaciones, las cuales generalmente se refieren a la importancia que tienen como vectores del polen. Una práctica común es el análisis del polen contenido en la miel y la identificación del que constituye las cargas. Mucho se ha logrado conocer sobre la interacción planta-insecto, pero todavía es más lo que se desconoce al respecto. Es de suponerse que estudios semejantes puedan ayudar a entender con mayor exactitud esta relación.

No obstante la existencia de trabajos que versan sobre el tema, en gran medida sólo se refieren al género *Apis* (Barth, 1970a, b, c, 1971; Sharma, 1971; Lieux, 1972, 1975, 1977, 1978, 1980, 1981; Villanueva, 1984; Alvarado y Delgado, 1985; Medina, 1982 entre otros) por lo que en este apartado sólo se incluirán aquellos que permitan estructurar un marco histórico de referencia que sirva de apoyo para esta investigación.

1.2.1 ESTUDIOS MELISOPALINOLÓGICOS SOBRE MELIPONIDOS EN OTRAS PARTES DEL MUNDO

Absy y Kerr (1977) estudian las cargas de polen de 267 abejas *Melipona seminigra*, durante un año (capturando 13 a 27 abejas por mes). Del total de muestras 104 no transportaron polen sino látex, resinas y barro. De las 163 restantes, 99 contenían polen de una especie, 38 de dos y el resto de tres o más. En el

análisis palinológico se detectó polen de 19 familias y 25 géneros diferentes. Únicamente 13 tipos polínicos fueron identificados hasta especie.

Absy *et al.* (1980) analizaron el néctar obtenido de 302 abejas *Melipona seminigra merrillae* Cock y 302 *Melipona rufiventris paraensis* Ducke durante un año. Del total de muestras estudiadas 16 de la primera especie no presentaron polen y 11 de la segunda. Con menor frecuencia se encontró polen de una y dos especies y en la mayoría de los casos de tres o más. Los granos de polen presentes en las muestras representaron a 60 tipos morfológicos distribuidos en 29 familias.

Engel y Dingemans-Bakels (1980) mediante observaciones de campo y análisis de polen y miel, encontraron que alrededor de 100 especies de plantas son visitadas por 37 especies de abejas sin aguijón. Al parecer existe considerable traslape en las plantas que en busca de alimento son visitadas por estos insectos. Las plantas con flores pequeñas o de corolas largas y delgadas parecen ser exclusivamente frecuentadas por abejas pequeñas. Estos autores señalan a las Polygonaceae como importantes para las abejas sin aguijón.

Roubik y Aluja (1983) trabajaron con obreras de *Trigona capitata* y *Melipona fasciata*, las marcaron y liberaron a diferentes distancias de sus nidos, establecieron que las distancias máximas a las cuales son capaces de encontrar sus nidos fueron del orden de 2.1 Km para *Melipona* y 1.5 Km para

Trigona; un análisis de regresión indica como distancia máxima probable para que las abejas regresen a sus nidos de 2.4 Km y 1.7 Km respectivamente. La proporción de abejas marcadas que regresan al nido disminuye aritmeticamente al aumentar la distancia de liberación.

Roubik *et al.* (1986) en un estudio en Panamá para determinar el impacto de la abeja africanizada sobre doce especies de abejas nativas, cuatro de *Melipona* y ocho de *Trigona* encontraron que en la mayoría de los casos la actividad de la primera, aún cuando es muy grande no afecta a las otras colonias y explican este hecho por el mayor tamaño del área de forrajeo de la abeja africanizada con respecto a la de las nativas. Sin embargo, detectan siete casos en donde hay competencia directa por polen o néctar, disminuyendo significativamente la actividad de pecoreo de las abejas sin aguijón, en presencia de las africanizadas. Finalmente, hacen un cálculo basado en la población de la colonia, alimento almacenado y extensión de vuelo y predicen que si la abeja africana se establece con una densidad de una colonia por Km², las colonias de algunas especies de abejas sin aguijón pueden desaparecer después de 10 años y la oportunidad de las abejas nativas de evitar la competencia especializándose por ciertas flores, es mínima.

Kleiner-Giovannini y Imperatriz-Fonseca (1987) colectaron muestras de polen y miel de dos colonias de *Melipona marginata marginata* cada dos semanas, durante un año. Encontraron

173 tipos de polen pertenecientes a 38 familias de plantas de ambas colonias; sin embargo, los recursos que consideran de importancia por tener una representación de más del 10%, incluye a 11 especies de plantas (9 en las muestras de polen y 8 en las de miel) pertenecientes a seis familias. De todas las especies de plantas visitadas, las mejor representadas pertenecieron a árboles. Las familias más importantes en el polen fueron: Myrtaceae, Solanaceae, Melastomataceae y Leguminosae. En las muestras de miel la misma secuencia fué observada, pero las últimas dos familias aparecen en orden opuesto. Estos autores determinaron el tamaño del nicho por el número de tipos polínicos y señalan una forma homogénea de utilización de recursos. También hacen el cálculo del tamaño del nicho mediante el índice de Shannon-Weavers, ambas colonias muestran valores menores que cualquiera de las otras especies de abejas en la misma área y usan los recursos visitados en forma heterogénea. El verano es la estación en que ambas colonias muestran la mayor similitud en términos de cantidad de recursos visitados en busca de polen, mientras que el otoño y principios de invierno son las épocas de mayor traslape en la obtención de néctar.

Ramalho *et al.* (1990) con base a una selección de trabajos que tratan acerca de los recursos florales de polen y néctar importantes para abejas sin aguijón (*Melipona* y *Trigoniini*) y la abeja mielera africanizada en zonas neotropicales, encuentran que las familias de plantas con el mayor número de

especies identificadas son: Anacardiaceae, Compositae, Euphorbiaceae, Labiatae, Leguminosae, Melastomataceae, Moraceae, Myrtaceae, Palmae, Rubiaceae y Solanaceae. Estas familias además, constituyen el recurso de polen y néctar más frecuente para esas abejas. Estos autores encuentran alrededor de 288 especies importantes para estos insectos; 126 se encontraron en Trigonini, 52 en *Melipona* y 25 para la abeja mielera africanizada. Trigonini y *Melipona* compartieron 53 especies de plantas, mientras que las abejas sin aguijón y la africanizada utilizaron 58 en forma simultánea. A la luz de estos resultados señalan que las Trigonini frecuentan mayor número de flores que la *Melipona* y la mielera africanizada.

1.2.2 ESTUDIOS MELISOPALINDOLOGICOS EN MEXICO

En México, se han realizado varios estudios apibotánicos encaminados a obtener mayor conocimiento acerca de las relaciones planta-insecto, algunos de ellos se reducen a listas de plantas consideradas de interés para las abejas (Souza-Novelo, 1940; Ordetx *et al.*, 1972; Cházaro, 1982, etc.) mientras que otros incluyen el análisis de mieles, cargas de polen y alimento larval. A continuación se mencionan algunos de estos trabajos.

Roldán-Ramos (1984) describió los granos de polen encontrados en las mieles de dos especies de abejas, una de ellas es *Melipona beechii* en Tixcacaltuyub, Yucatán.

Medina (1989) realiza un estudio de los recursos que utiliza *Nannotrigona testaceicornis* en el suroeste de México a lo largo del año. Analiza muestras de miel, polen y alimento larval en dos localidades del estado de Chiapas. En Santa Teresita determina un total de 50 tipos polínicos, 32 en miel, 36 en polen y alimento larval; en Unión Juárez encuentra 53 tipos polínicos diferentes, 24 de ellos en miel, 43 en polen y 29 en alimento larval. Con respecto a la forma de utilización de los recursos estos insectos son marcadamente polilécticos; no obstante, se observa que la especificidad en el pecoreo cambia de acuerdo con la calidad y cantidad de recursos. Esta abeja visita mayor número de taxa para coleccionar polen que para coleccionar néctar.

Ramírez (1989) determina los recursos florales que explota *Plebeia sp.* en dos localidades del estado de Chiapas, México. En Unión Juárez encuentra 118 tipos polínicos pertenecientes a 40 familias botánicas siendo importantes sólo 26 taxa con una representatividad de más del 10% en las muestras examinadas: 22 en miel, 14 en polen y 8 en alimento larval. En Santa Teresita establece 92 tipos polínicos y considera únicamente 22 como recursos importantes para estas abejas; 14 en miel, 10 en polen y 11 en alimento larval. En concordancia con estos datos, la autora determina que *Plebeia* es de hábitos polilécticos y visita más especies vegetales en busca de néctar que de polen. Sin embargo, de acuerdo con las características del medio puede en ocasiones tener un comportamiento oligoléctico.

Bullock et al. (1991) en forma colateral al desarrollo de la presente investigación, estudian el polen contenido en las celdas de los nidos de tres especies de abejas solitarias y observan el pecoreo de las hembras en busca de este recurso.

Melchor (1991) investiga los recursos florales que explota *Scaptotrigona pachysoma* en dos localidades del estado de Chiapas, México. En Santa Teresita registra 64 especies: 45 para miel, 10 en polen y 12 en alimento larval. En Unión Juárez encuentra 96 especies: 44 en miel, 37 en polen y 35 en alimento larval. De acuerdo con los resultados obtenidos, concluye que estos insectos obtienen néctar y polen de las especies vegetales que les proporcionan ambos recursos; realizan explotación intensiva de las plantas en floración. En la época seca del año muestran marcada especialización y uniformidad en el pecoreo; además, obtienen los recursos de las especies vegetales más cercanas a sus nidos para satisfacer las necesidades de la colonia. Se considera a estas abejas eficientes colectoras y ampliamente poliléticas.

Sosa (1991) desarrolla un trabajo para determinar las plantas que son visitadas por *Tetragona jaty* en busca de polen y néctar en dos localidades del suroeste de México. Encuentra 105 taxa en Santa Teresita: 29 polínicos, 19 nectaríferos y 57 polínifero-nectarífero. En Unión Juárez determina 127 taxa: 31 polínicos, 27 nectaríferos y 69 polínifero-nectarífero. Con base en estos resultados infiere que la especie es polilética. Las

familias que más frecuenta esta abeja en busca de recursos son: Amaranthaceae, Celastraceae, Cletraceae, Compositae, Fabaceae, Piperaceae, Sapindaceae y Ulmaceae. *Tetragona jaty* realiza el pecoreo más intensivo en el estrato herbáceo y arbóreo, al parecer sin ninguna relación con la época de lluvias o de sequía.

II OBJETIVOS

El presente trabajo se realiza en el marco de un proyecto más amplio, sobre la historia de vida de las abejas de tierra caliente de Jalisco y Michoacán que tiene como principales finalidades:

- 1.- Ampliar el conocimiento de los requerimientos para la reproducción en plantas y animales.
- 2.- Aumentar el uso, apreciación y conservación de la apifauna nativa.
- 3.- Definir el papel de las abejas como polinizadores y robadores de las plantas y los factores que afectan su diversidad y abundancia.

El estudio palinológico que se efectúa en este trabajo pretende cumplir con estas finalidades mediante el planteamiento de los siguientes objetivos:

- 1.- Conocer las plantas que frecuentan las abejas *Scaptotrigona hellwegeri* en dos tipos de vegetación con poca influencia humana.
- 2.- Determinar las variaciones estacionales en sus fuentes de polen a lo largo del año.
- 3.- Establecer los síndromes florales de las plantas de importancia polínifera para esta abeja.

III CARACTERISTICAS DEL AREA DE ESTUDIO

III. LOCALIZACION

La Estación de Biología Chamela, dependiente de la Universidad Nacional Autónoma de México se localiza en el Km 50 de la carretera Barra de Navidad-Puerto Vallarta, a menos de 2 Km de la costa del Pacífico en la coordenada 19° 30' latitud norte y 105° 03' longitud oeste, en el municipio de la Huerta en el estado de Jalisco (fig. 1).

La estación constituye una reserva ecológica fundada en 1971 (Lott, 1985) para dar albergue a investigadores nacionales y extranjeros que realizan estudios desde el punto de vista taxonómico sobre la flora y fauna silvestre o a nivel ecosistema.

III. TOPOGRAFIA

La estación abarca una extensión de 3300 hectáreas, con altitudes en su mayor parte menores a los 150m y elevaciones que van de los 30m hasta los 500m. Pendientes por abajo de los 6° son poco frecuentes, mientras que las de mas de 21° son comunes. Algunas de ellas, extremadamente abruptas, indican líneas de fallas. La topografía en algunos sitios es suficiente para reforzar la protección a la exposición de los vientos, tanto en la temporada seca como en la húmeda (Bullock, 1986).

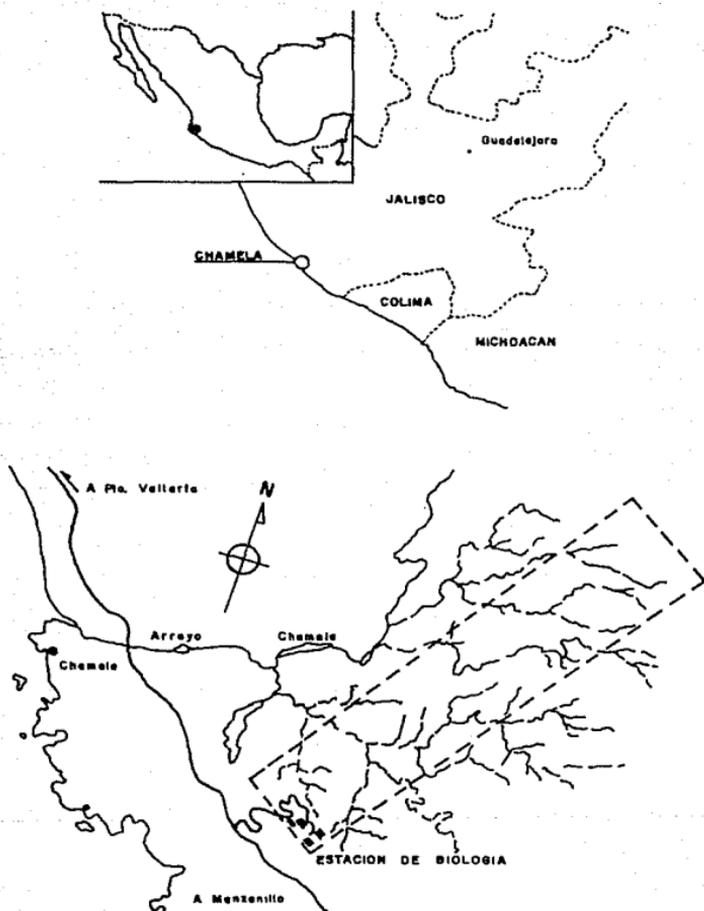


FIGURA 1. UBICACION DE LA ESTACION DE BIOLOGIA CHAMELA, JALISCO

III.3 FISIOGRAFIA

El sitio de estudio esta situado en la zona montañosa de la costa del suroeste de México, que junto con la de Guerrero y Oaxaca se conoce como Sierra Madre del Sur (Guzmán, 1960; López, 1981). Es una de las mas extensas de la república, con unos 1100 Km de largo por 120 Km de anchura media. Sus elevaciones varían desde el nivel del mar hasta los 1500m y posee una planicie costera muy estrecha, con frecuencia no sobrepasa los 10 Km y en ocasiones esta ausente (Guzmán, op cit).

Esta región se caracteriza por una serie de montañas en las que sobresale su alto relieve y las pendientes abruptas. Las montañas estan separadas por valles angostos modelados por los ríos que desaguan al Pacífico (Solís, 1961).

III.4 GEOLOGIA

La Sierra Madre del Sur tiene como basamento rocas cristalinas y metamórficas, calizas plegadas y otros sedimentos clásticos asociados con ellas, lavas e intrusiones (López, op cit).

Solís (1961) menciona que en Jalisco, la sierra recibe los nombres locales de Sierra del Cuale, del Parnaso y Perote. Esta serranía se formó a fines del Cretácico superior y principios del Cnozoico, con rocas sedimentarias Paleozoicas, pizarras cristalinas e intrusiones de granito, coronada en algunas partes con manchones o bloques de caliza Mesozoica. Rocas

ígneas del Cenozoico son frecuentes en la región como andecitas, basaltos, riolitas, porfidos, basaltos graníticos, dioritas y gravas. Su elevación se inició a principios del Cenozoico por efecto de plegamientos.

En el área de estudio, las rocas graníticas y metamórficas se encuentran en parte cubiertas por rocas volcánicas. Un gran número de pequeñas fallas son aparentes, sin propiciar desplazamientos de importancia.

La principal estructura que puede observarse en la zona es un gran cuerpo intrusivo que forma parte de un batolito granítico. Cerca de la costa el intrusivo está formado por granito que hacia el norte se va haciendo grano diorítico, cuarzo monzonítico. En contacto con la caliza muchas veces se encuentra la diorita.

Las rocas extrusivas que afloran, así como los piroclásticos son el resultado de la actividad volcánica cuyos productos han cubierto las rocas preexistentes.

Las riolitas afloran en las partes altas de los cerros mientras que en los flancos afloran las dacitas y tobas dacíticas, por abajo de ellas se encuentran las andecitas.

En la costa, predominan las delienitas y riolitas que forman acantilados a la orilla del mar.

Las brechas y areniscas que afloran en la región son ricas en elementos volcánicos y se encuentran plegadas y fracturadas.

Las calizas se encuentran siempre formando algunos cerros abruptos o en las partes altas de los mismos, como remanentes de erosión (Solís, 1961).

III.5 HIDROLOGIA

Las precipitaciones copiosas de la temporada de lluvias, sobre todo en los flancos y partes altas de las sierras hacen que existan numerosos arroyos y ríos que drenan la región, algunos de ellos con un caudal de agua permanente aún durante la época seca.

La región hidrológica que tiene mayor influencia en la zona es la de la costa de Jalisco (INEGI, 1990 a, b) sobre todo los ríos San Nicolás-Cuitzmala, nacen en la sierra de Cacoma y bajan casi paralelos hacia el oceano Pacifico. Los principales afluentes del río Cuitzmala son los ríos Chino y San Miguel, los cuales al juntarse reciben el nombre de río Chante. Este tiene unos 20 Km de longitud y el área de su cuenca es de 234 Km² (Solís, 1961). Los habitantes de la región le dan sucesivamente los nombres de los lugares por los que va pasando. El río Cuitzmala hace un recorrido de 84 Km y se estima que descarga al mar 780 millones de m³ de agua anualmente, junto con el río San Nicolás drena un área de 3871 Km².

Se localizan sólo tres ríos permanentes dentro de los 100 Km arriba y abajo de las costas de Chamela.

III. EDAFOLOGÍA

Los suelos en la estación tienen un pH neutro (6.9) con un bajo contenido de materia orgánica (5.4%). Las variaciones en la profundidad de ellos es de cuando menos tres órdenes de magnitud, esto resulta aparente en los cortes a lo largo del camino y en los arroyos. Los suelos en las colinas son generalmente derivados de basaltos o riolitas (Bullock, 1986). Se designan como entisoles jóvenes poco desarrollados en substratos de riolitas y basaltos (Martínez-Yrizar y Sarukhán, 1993).

III.7 CLIMATOLOGÍA

Con base en la clasificación de Koppen modificada por García (García, 1973) el tipo de clima en la zona de estudio es un $A_{w}(x')i$ es decir: clima cálido, el más seco de los subhúmedos; régimen de lluvias de verano e isotermal.

De la estación de Biología Chamela, Jalisco (Bullock, 1986) se obtuvieron los siguientes datos meteorológicos:

Temperatura media anual.....	24.9°
Temperatura media del mes más caliente (julio).....	27.3°
Temperatura media del mes más frío (marzo).....	22.3°
Precipitación total media anual.....	748 mm
Precipitación media del mes más húmedo (septiembre)....	234.6 mm
Precipitación media del mes más seco (marzo y abril)....	0 mm
Coefficiente P/T.....	30.0
Proporción de precipitación invernal.....	10.2%

La precipitación es de tipo convectivo y cae alrededor de 53 días por año, el 80% de ella durante los meses de julio a octubre; también se ve influenciada por la actividad ciclónica que en las costas del Pacífico se presenta de julio a septiembre. La velocidad del viento muestra un valor medio mensual superior a los 3.0 Km/h de marzo a junio y por abajo de los 2.5 Km/h de agosto a diciembre, ocasionalmente con velocidades superiores por cortos periodos de tiempo. La niebla es esporádica tanto en ocurrencia como en localización, propiciando la abundancia de líquenes y bromeliáceas en ciertas zonas de la estación.

III.8 VEGETACION

La vegetación de las costas de Jalisco, en donde está situada la estación, fué tratada por Rzedowski y McVaugh (1966) que la describen como bosque tropical deciduo y la caracterizan por la dominancia de dos a cuatro especies de árboles, en ocasiones un mayor número aunque no más de 10; mencionan la presencia de *Amphipterygium spp.*, *Bursera spp.*, *Ceiba aesculifolia*, *Lonchocarpus spp.* y *Lysiloma divaricata* como representativos de la zona.

Estudios más recientes (Lott, 1985; Lott *et al.*, 1987) permiten reconocer para esta área dos tipos principales de vegetación: selva baja caducifolia y selva mediana subperennifolia a subcaducifolia (de acuerdo a Miranda y Hernández, 1963; bosque tropical caducifolio para Rzedowski,

1978). La selva baja caducifolia se presenta densa, con muchos individuos de tallo delgado, sobre lomeríos con suelos someros. Algunos de los elementos más comunes son: *Cordia alliodora*, *Croton pseudoniveus*, *Croton sp. nov.*, *Lonchocarpus lanceolatus*, *Trichilia trifolia*, *Thouinia parvidentata*, *Caesalpinia eriostachys*, *Amphipterygium adstringens* y *Randia thurberi*.

La selva mediana subperennifolia prospera a lo largo de los arroyos principales y en lugares protegidos sobre suelos profundos. Las especies arbóreas dominantes son: *Thouinidium decandrum*, *Astronium graveolens*, *Brosimum alicastrum* y *Sideroxylon capiri*.

Dentro de los límites de la estación hay manchones de matorral espinoso que han sido poco estudiados. También se tiene una comunidad dominada por *Celaenodendron mexicanum* y gran variedad de otras euforbiáceas en el estrato arbustivo y otra comunidad de *Cordia elaeagnoides*.

En las zonas aledañas a la estación se tienen diferentes tipos de vegetación de interés como son los manglares de *Rhizophora mangle*, *Laguncularia racemosa*, *Avicenia germinans* y *Conocarpus erecta*. El palmar de *Orbignya* descrito por Rzedowski y McVaugh (op cit) está desapareciendo con rapidez, sin que se conozca aún con exactitud su composición florística. Un tipo de matorral espinoso secundario se desarrolla en lugares muy perturbados con suelos más o menos profundos y dominado por leguminosas.

Un estudio realizado acerca de la diversidad de especies vegetales en Chamela (Lott *et al.*, 1987) indica que existe una riqueza florística que excede a la de otras selvas secas neotropicales con más del doble de lluvia anual. El muestreo realizado por los autores del trabajo, pone de manifiesto que las serranías y arroyos son similares en número de especies, compartiendo algunas como *Trichilia trifolia*, *Caesalpinia eriostachys* y *Cordia alliodora*; sin embargo, en los arroyos se encontró mayor porcentaje de lianas. Las serranías se caracterizan por especies de *Croton*, *Lonchocarpus* y *Cordia* mientras que los arroyos por *Thouinidium decandrum* y gran variedad de lianas. Las familias de plantas mejor representadas son Leguminosae, Euphorbiaceae, Rubiaceae y Bignoniaceae. Se hace mención de un par de características sobresalientes de la flora de Chamela como es el porcentaje (16%) de especies endémicas de la región y la alta representatividad de grupos adaptados a condiciones secas.

Otro de los estudios realizados en la estación (Bullock y Solís-Magallanes, 1990) se refiere a la fenología de los árboles de la selva tropical caducifolia, cuyos componentes pierden sus hojas durante varios meses del año, la foliación se concentra en junio-julio con defoliación paulatina de casi todas las especies. El pico de floración se tiene en junio-julio y la floración dura menos de dos meses en la mayoría de las especies, siendo simultánea en los taxa de un género. La dispersión de

semillas no muestra una fecha promedio para la comunidad, pero se observan diferencias estacionales entre las especies, de acuerdo con el vector de dispersión. La mayoría de las poblaciones tienen reproducción anual con intervalos subanuales relacionados con lluvias anómalas. En esta comunidad vegetal la fenología de muchas especies se rige por la disponibilidad de agua y en algunos casos como respuesta a los cambios en la intensidad de luz o de la longitud de los días de acuerdo con la época del año.

IV MATERIALES Y METODOS

IV.1 OBTENCION DE MUESTRAS

IV.1.1 TRABAJO DE CAMPO

Ubicados dentro de los límites de la estación se eligieron tres sitios de muestreo, en cada uno de ellos se localiza una colonia de *Scaptotrigona hellwegeri*, los nidos se sitúan en troncos de árboles. Una de las colonias (C_1) se encuentra a los 1400 m del camino que en la estación se designó como Eje Central, en el tronco de un árbol de *Gyrocarpus americanus* aproximadamente a 3 m del suelo; sobre este mismo camino a los 2450 m en un tronco cortado está otra de las colonias (C_2) a 1.5 m del suelo y a un Km de distancia de la otra colonia. Estos dos nidos prosperan en áreas de selva mediana subperennifolia, la primera a 40 msnm y la segunda a 30 msnm. La tercera colonia (C_3) se ubica a los 2850 m de la vereda denominada Tejón, en un árbol de *Chlorophora tinctoria*, a 1 m del nivel del suelo, en una zona con selva baja caducifolia, a 70 msnm.

Por la reducida talla de las abejas con las que se trabajó y la localización de sus colonias no fué posible utilizar alguna de las trampas de polen comerciales, siendo necesario diseñar y construir una, esto se logró con la ayuda del Biólogo Ricardo Ayala. La trampa de polen consistió de un recipiente de

plástico de 2 cm de diámetro por 2 cm de alto, cubierto por una malla de alambre de 1.5 mm de abertura. Este recipiente se colocó en la base de una caja de madera sellada con cera, de dimensiones adecuadas para ser colocada en la entrada de cada nido. Los recipientes captaron tanto el polen de las cargas transportadas por la abeja diariamente, como el material polínico del interior del nido, eliminado durante las actividades de limpieza desarrolladas por estos insectos (Bullock, com. pers.). La colecta de muestras se efectuó de agosto de 1987 a septiembre de 1988, cada dos semanas se cambiaron los colectores de polen; las muestras se taparon y etiquetaron con los datos de campo correspondientes y se enviaron al laboratorio de Palinología de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional para ser procesadas.

IV.1.2 TECNICAS DE LABORATORIO

Al llegar al laboratorio, cada una de las muestras se pesó y registró. El número total de estas fué de 68, cada una de ellas, se sometió a la técnica acetolítica de Erdtman (1943) previa homogeneización de las mismas en 5 ml de agua destilada, se tomó un mililitro del homogeneizado, el cual después de tratarse con ácido acético glacial se acetolizó con anhídrido acético-ácido sulfúrico 9:1 , durante 30 minutos. La mezcla acetolítica se eliminó con ácido acético, se lavó con agua destilada hasta ajustar el pH a 7.

Al finalizar cada uno de los tratamientos se centrifugó a 2500 rpm durante 10 minutos.

Un volumen adecuado de la muestra se montó con gelatina glicerínada en un portaobjetos. De esta forma se elaboraron tres laminillas por muestra, las cuales después de ser estudiadas pasaron a formar parte de la palinoteca de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del IPN. El resto del material procesado se guardó en frascos de vidrio que también se depositaron en esa misma institución.

IV.2 ANALISIS DE LAMINILLAS Y CUANTIFICACION DE GRANOS DE POLEN

La observación y cuantificación de granos de polen en las lamillas, se efectuó en microscopio de luz, bajo el objetivo de inmersión.

Se han hecho varios intentos por estandarizar las técnicas para preparación de polen en mieles y cargas de polen (Louveau et Maurizio, 1963), dando como resultado recomendaciones en cuanto al número de laminillas y granos de polen para su cuantificación en estudios con enfoque ecológico (Ramalho y Kleinert-Giovannini, 1986).

Con base en estos criterios se revisaron tres laminillas y se contaron 100 granos de polen, identificandose los tipos polínicos mediante el empleo de claves generales, por comparación con las prearaciones fijas de la colección de polen de Chamela del laboratorio de palinología de la ENCB y empleando las publicaciones de la flora polínica de la estación de Biología

(Arreguín-Sánchez *et al.*, 1986 a, b, 1991; Palacios-Chavez *et al.*, 1986 a, b, 1989, 1990 a, b, 1991; Quiroz-García *et al.*, 1990 a, b). Además, fué de singular valor la lista de plantas visitadas por *Scaptotrigona hellwegeri*, proporcionada por Bullock y Ayala (sin publicar) con base a observaciones de campo y que en algunos casos facilitó la identificación a nivel de especie, de los granos de polen.

De manera simultanea a este proceso se registró la frecuencia de aparición de cada taxón identificado, así como de los que no pudieron ser identificados por su mala preservación y su baja frecuencia de aparición o ambas.

Por mes se sumaron los granos de polen de cada laminilla en las dos fechas de colecta, haciendo un total de 1000 a través de las cuales se obtuvieron los porcentajes de cada tipo de polen presente en las cargas en la fecha correspondiente.

En los estudios sobre abejas, un criterio generalmente aceptado señala que las especies de plantas que tienen importancia para ellas como un recurso de alimento, son las que se encuentran en las muestras con una representatividad del 10% (Ramalho y Kleinert-Giovanini, 1986), en este trabajo se sigue ese criterio y se establece como importante en el análisis de datos aquellos taxa cuya aparición iguale ese valor o lo supere.

Sin embargo, se consignaron también las plantas cuyo polen se encuentra en porcentajes del 1 al 10% que en un momento dado pueden adquirir importancia como recurso alimenticio.

Algunos de los taxa cuyo polen es muy semejante entre sí, por razones practicas se consideraron como un tipo polínico para el análisis y los cálculos estadísticos; sin embargo, en la realidad incluye a varias especies, pero al estar entremezclado su polen en las muestras se dificulta su identificación a nivel específico.

En las laminillas II a V se muestran las fotografías de los granos de polen con porcentaje superior al 10% en las muestras de polen. La toma de fotografías se hizo con un objetivo seco fuerte (60X) o con inmersión (105X).

IV.3 ANALISIS ESTADISTICO DE DATOS

Tomando como base el espectro de polen determinado, se calcularon varios parámetros ecológicos que permitieron conocer mejor la dinámica de las colonias de abejas estudiadas.

Amplitud del nicho trófico: se determinó mensualmente considerando la proporción de cada tipo de polen en la muestra, de acuerdo con el índice de diversidad de Shannon-Weaver, con valores que van de cero a tres.

$$H' = - \sum_{i=1}^n p_i \cdot \ln p_i$$

p_i = proporción de cada tipo de polen encontrado en las muestras de la colonia en cuestión durante el mes considerado.

Uniformidad del pecoreo: este parámetro varía de 0 a 1 e indica si la forma de utilización de los recursos es homogenea.

(cuando los valores tienden a uno) o heterogénea (cuando los valores tienden a cero. Se calcula con la siguiente fórmula.

$$J' = \frac{H'}{H'_{max}}$$

H'_{max} = logaritmo natural del número total de tipos de polen presentes en las muestras.

Traslape de nicho: se calcula mediante dos índices. En el primero se considera la proporción de los tipos de polen encontrados en las muestras e indica el porcentaje de similitud en el alimento compartido por las dos colonias durante cada mes (Schoener, 1968).

$$PS = 1 - 1/2 \sum |p_{i1} - p_{i2}|$$

p_{i1} = proporción de los i recursos visitados por la colonia 1 en el mes considerado.

p_{i2} = proporción de los i recursos visitados por la colonia 2 en el mes considerado.

El segundo índice toma en cuenta el número de especies de plantas encontradas en las muestras, sin considerar su representatividad, el índice aplicado es el de Cody, 1974.

$$a_{1,2} = n_{1,2} / (n_1 \cdot n_2)^{1/2}$$

$n_{1,2}$ = número de tipos de polen comunes a las colonias 1 y 2 en el mes considerado.

n_1 = número total de tipos de polen encontrados en las muestras de la colonia 1 en el mes considerado.

n_2 = número total de tipos de polen encontrados en las muestras de la colonia 2 en el mes considerado.

El grado de correlación entre los diferentes parámetros calculados y las posibles diferencias entre las colonias estudiadas se determinó mediante el coeficiente de Pearson.

$$r = \frac{n \sum xy - \sum x \sum y}{\sqrt{n(\sum x^2) - (\sum x)^2} \cdot \sqrt{n(\sum y^2) - (\sum y)^2}}$$

n = número de meses muestreados.

V. GENERALIDADES SOBRE LA ABEJA *Scaptotrigona hellwegeri*

V.1 UBICACION SISTEMATICA DE LA ABEJA ESTUDIADA

El estudio de las abejas como un todo entraña serias dificultades que inician con la clasificación de ellas, en donde las opiniones estan divididas en dos criterios principales, uno que sitúa a todas las abejas en una familia, la Apidae y otro que las coloca en un número variable de familias. En este trabajo se siguen los niveles taxonómicos adoptados por Ayala (1988) en su estudio sobre las abejas silvestres de Chamela, Jalisco quien toma como referencias principales las clasificaciones propuestas por Michener (1974), Moure (1961), Willie and Michener (1973) y Willie (1979).

Para Chamela, Jalisco y sus alrededores Ayala (op cit) encuentra representadas siete familias, 87 géneros y 228 especies (tabla 1).

En la familia Apidae reconoce tres subfamilias: Apinae, Bombinae y Meliponinae. La primera es unigenérica y uniespecífica; la segunda está integrada por cuatro géneros y ocho especies y la tercera por ocho géneros todos uniespecíficos.

La subfamilia Meliponinae está constituida por dos tribus, la Meliponini y la Trigonini siendo esta última en la que se ubica *Scaptotrigona hellwegeri* Friese objeto del presente estudio.

TABLA 1. APIFAUNA DE CHAMELA Y SUS ALREDEDORES (TOMADO DE AYALA, 1988)

FAMILIA	No. GENEROS	No. ESPECIES
Andrenidae	6	19
Anthophoridae	30	80
Apidae	13	17
Colletidae	6	18
Halictidae	14	41
Megachilidae	17	52
Oxaeidae	1	1
	87	228

V.1.1 BIOGEOGRAFIA Y EDAD DE LAS ABEJAS

De acuerdo con Roubik (1989) los datos geológicos y biogeográficos con los que se cuenta, sitúan el origen de las abejas a mediados del Cretácico, hace aproximadamente 120 millones de años. Una de las evidencias que sustenta esta idea la constituye el fósil de un meliponino con una antigüedad de 80 millones de años procedente del ámbar de Nueva Jersey del Cretácico de Norte América. Este hallazgo fósil es complementado por las primeras flores fósiles que muestran estar asociadas con la polinización por abejas al principio del terciario.

El registro fósil con el que se cuenta parece indicar que para el Eoceno tardío ya estaban representadas las principales familias de abejas.

Las abejas sin aguijón constituyen un claro ejemplo cuya diversidad se basa en los movimientos continentales. Las evidencias indican que estas abejas ya estaban ampliamente dispersas en el Cretácico tardío cuando África, Sud América y Australia aún tenían estrechas conexiones. Esto se revela por la distribución disyunta de algunas abejas sin aguijón, presentes en Australia, Nueva Guinea y Sud América que son casi idénticas y se pueden situar en el subgénero *Plebeia*, lo que permite pensar que su origen ocurrió en tiempos remotos y que sus ancestros estuvieron en Gondwana, ya que en el Sureste de Asia que formaba parte de Laurasia no se les encuentra.

Menos claras son las afinidades de otros grupos de abejas sin aguijón, entre las que se encuentra el denominado *Tetragona* (Willie, 1979) que incluye especies en Australia y Nueva Guinea, así como abejas similares encontradas en todos los neotrópicos y en el Sureste de Asia.

V.1.2 BIOGEOGRAFIA DE LA APIFAUNA DE CHAMELA

En lo referente a las relaciones biogeográficas de la apifauna de Chamela, Ayala (1988) determinó que 15 géneros son elementos Neárticos; 42, Neotropicales; 3, Mesoamericanos; 7, Sonorenses; 7, Anfítropicales; 2, endémicos de México y 11 de amplia distribución en el mundo. A esta última categoría corresponde el género *Scaptotrigona*.

V.1.3 CICLOS DE VIDA Y FORMAS DE VIDA DE LAS ABEJAS DE CHAMELA

Los ciclos de vida de las abejas se dividen en obligada o facultativamente sociales o completamente solitarias. Las abejas solitarias se agrupan en colonias por la agregación de sus nidos. Mientras que las abejas completamente sociales están casi enteramente confinadas a las áreas tropicales y subtropicales del mundo. Dentro de las abejas altamente eusociales dos linajes que se han desarrollado los constituyen las abejas sin aguijón y las mieleras. Las abejas con este ciclo de vida dominan numéricamente la mayoría de los bosques tropicales.

En Chamela, se tienen representados ambos ciclos de vida, el social y el solitario. Como representantes de las altamente sociales están las Meliponinae en donde se sitúa al género *Scaptotrigona*.

La mayor parte de las abejas de Chamela (70 géneros y 196 especies) son colectoras de polen, tanto las solitarias como aquellas con diferente grado de sociabilidad. Entre estas últimas se encuentra la especie cuyas cargas de polen se analizaron. Una menor proporción de la apifauna (17 géneros y 32 especies) se designa como parásita.

V.2 ANATOMIA EXTERNA DE *Scaptotrigona heliwegeri*

Estas abejas se sitúan en la categoría de las de lengua larga y conforme a los trabajos de Ayala (1988, 1992) estos insectos tienen el cuerpo esbelto, son de tamaño mediano (7-8 mm), con ojos grandes que llegan al nivel del vértex, que es prácticamente truncado, labro sin tubérculos; área malar grande, con anchura mayor o igual al diámetro del flagelo.

Tórax con pelos poco abundantes, mesonoto sin mechón de pelos ferrugíneos en los ángulos anterolaterales; terguitos sin bandas apicales amarillas; con una depresión en la parte media del margen anterior del escudo. Integumento con pubescencia escasa o poco perceptible, mostrando puntuaciones abundantes granulosas y mates, amarillo o pardo pero con algunos escleritos oscuros, sin dibujos amarillos; pterostigma pequeño y oscuro;

abdomen corto y robusto; área genal sin pubescencia o con pelos largos poco perceptibles.

Alas sobrepasando claramente el ápice del abdomen, la célula marginal casi cerrada.

Patas anaranjadas con el área distal de los fémures y las tibiae con integumento negro, con el lado interno de las tibiae posteriores en un plano único hasta el borde posterior; triangulares o grandes, en forma de cuchara; con el margen posterior con pelos simples, corbícula grande (Lám. 1, fig. 2)

V.3 NIDOS DE MELIPONINOS CON ALGUNAS OBSERVACIONES

PUNTUALES DE LOS DE *Scaptotrigona*

Los sitios que esta clase de abejas prefieren para establecer sus nidos son los huecos de los árboles, con frecuencia en los troncos, rara vez en las ramas y ocasionalmente en las raíces. También se encuentran nidos sobre el piso del bosque o muy por abajo de él, en este último caso encontramos especies de abejas pocas veces subterráneas, principalmente subterráneas y exclusivamente subterráneas (Schwarz, 1948).

En algunos casos, los sitios que eligen las colonias de abejas sin aguijón para establecerse, han estado previamente ocupados por otros organismos, generalmente insectos como termitas, hormigas, avispas y escarabajos.

Los nidos en las oquedades están limitados arriba y abajo por una estructura colocada en forma más o menos horizontal

conocida como batumen, la cual separa la porción ocupada de la cavidad de la parte que no se utiliza, estas placas pueden faltar cuando el espacio tiene una terminación natural que sirva para el mismo propósito.

Las láminas del batumen pueden estar construidas de cera, resina o tierra.

Con frecuencia los nidos se detectan, por el orificio de vuelo que puede ser uno o más y estar bien desarrollado (en forma de un cilindro de tamaño variable) o estar como un anillo alrededor de la entrada.

Hacia adentro del orificio de vuelo está un pasaje que conduce a la cámara de cría, generalmente localizada en la parte central del nido. Las celdas con frecuencia se arreglan en panales horizontales u oblicuos de una sola capa con la cara hacia arriba. Entre las celdillas, dando sostén a la estructura se tienen pilares de cera que unen panales vecinos o pueden atravesar varios panales sucesivos para formar un elemento estructural continuo. Además de los soportes se tiene en los panales huecos por la falta de algunas celdillas al parecer funcionan como pasajes para las abejas y para ventilación.

En este tipo de nido la cámara de cría tiene las celdillas agrupadas, mientras que en otras el arreglo es irregular sin ninguna orientación.

Una estructura que puede o no estar presente es el invólucro, que consiste de finas lamelas de cera irregulares y

conectadas unas con otras, rodean al grupo completo de crías cuando las celdillas se agrupan en forma regular. El invólucro constituye una barrera contra los enemigos de las abejas y permite retener el calor dentro de la cámara de cría.

En algunos nidos se tiene situado por abajo de la cámara de crías y de los recipientes de aprovisionamiento una parte, formada de tierra mezclada con cera y resina; ocupa más de la mitad del nido, es sólido y puede penetrar en forma de pasajes irregulares en la cámara y en ocasiones estar completamente llenos de los cuerpos de las abejas muertas.

La miel y el polen de las abejas sin aguijón no se almacena en panales, sino que se deposita en recipientes más o menos globosos, ovales o algunas veces cilíndricos. Estas Jarritas tienden a estar en grupos, con la pared de una contigua a otra, o conectadas por pilares cortos de cera para constituir una unidad compacta. Con frecuencia estos recipientes pueden variar su posición con respecto a la cámara de cría, en función de la entrada del nido.

Las jarras de miel y polen a veces no se pueden distinguir, mientras que en otros casos difieren en forma y tamaño.

El tamaño de la celdilla de la cría está relacionado con el tamaño de su ocupante, así que varía de acuerdo a la especie en cuestión.

La población de los nidos puede variar considerablemente. En ocasiones el número de abejas adultas supera con mucho el número de celdas en el nido.

No se cuenta con observaciones directas del nido de *Scaptotrigona hellwegeri* en virtud de que se respetó el nido original que en dos de las colonias correspondió a oquedades en árboles grandes. Sin embargo, basados en las características de los nidos de ocho especies de *Scaptotrigona* se marcan las siguientes pautas para los nidos de este taxon (Wille y Michener, 1973).

La entrada en general es más larga que ancha; de forma cilíndrica, irregular o como un tunel; el tubo de entrada es firme pero no erguido, sin ornamentación, con perforaciones numerosas y distintas o a veces presentes pero pocas; el margen del tubo de entrada es delgado de menos de 1 mm; la entrada permanece abierta en la noche y es suficientemente grande para el movimiento de muchas abejas al mismo tiempo, a veces con dos o más entradas y tubo interno parcialmente desarrollado.

El batumen muestra una capa, es delgado y hecho de cerumen.

En cuanto al invólucro es conspicuo y continuo, de tres a seis capas, blando, ligeramente asociado con el batumen.

Los recipientes de polen y miel son de forma oval a subsférica, en grupos parcialmente separados pero en contacto o con límites intermezclados. Con posición variable con respecto a la cámara de cría con frecuencia arriba de ella.

La forma de la cámara de cría es oval, las celdas son alargadas, las celdillas varían en número de siete a 40; muestra pilares cortos entre las celdillas individuales (fig. 2).

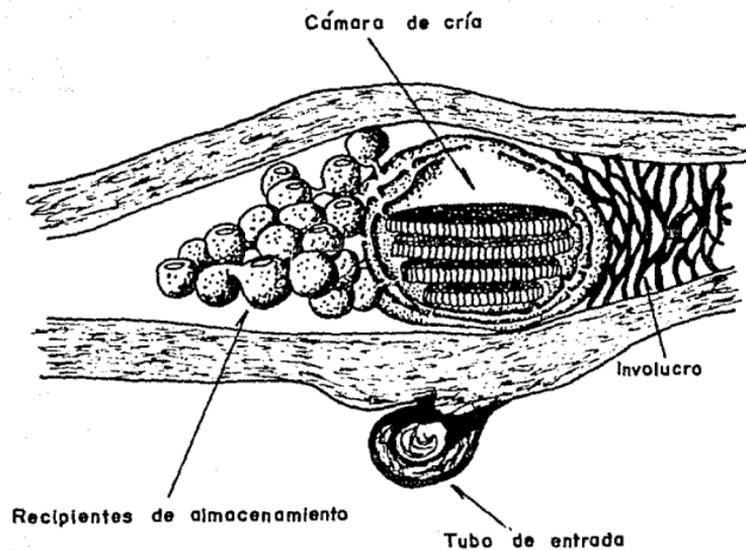


FIGURA 2. ESTRUCTURA DEL NIDO DE *Scaptotrigona*
(TOMADO DE WILLE Y MICHENER, 1973)

VI. RESULTADOS

El análisis de las cargas de polen de las tres colonias de *Scaptotrigona hellewegeri* en el año de estudio, arrojó en total 166 tipos de polen (Apéndice I), que representan a 58 familias de plantas.

Con respecto a cada una de las colonias, se encontró lo siguiente: polen de 114 especies de plantas en la colonia C₁ y de 99 en la colonia C₂, ambos nidos están situados en la selva mediana subperennifolia. En la colonia C₃ ubicada en la selva baja caducifolia se identificaron los granos de polen pertenecientes a 84 especies de plantas.

De acuerdo con la frecuencia de aparición de los tipos de polen identificados en las colonias estudiadas se determinó que el 74% de los taxa aparecen en porcentajes muy bajos y sólo un 26% de ellos se encuentra con representación mayor o igual al 1% (Tabla 2) y corresponden a 23 familias y 44 especies (Tabla 3).

Polen de 16 tipos diferentes, pertenecientes a 12 familias están presentes con más del 10%. Estos tipos polínicos son: *Apoplanesia paniculata*, *Astronium graveolens*, *Bursera sp.*, *Cassia hintonii*, *Combretum*, *Croton*, *Euphorbia mcvaughii*, *Forchhammeria pallida*, *Heliocarpus pallidus*, *Indigofera langlassei*, *Pisonia aculeata*, *Psidium sartorianum*, *Recchia mexicana*, *Thouinia paucidentata*, *Thouinidium decandrum* y *Vitex mollis*.

**TABLA 2 . DISTRIBUCION DE ESPECIES DE ACUERDO CON SU
FRECUENCIA DE APARICION**

FRECUENCIA DE APARICION	No. DE ESPECIES	% DEL TOTAL
Especies con representación mayor o igual al 10%	16	9.6
Especies con representación entre 1 y 9.9%	28	16.9
Especies con representación menor de 1%	122	73.5
	166	100

TABLA 3 . LISTA DE TIPOS POLINICOS ENCONTRADOS CON PORCENTAJES SUPERIORES AL 1% (X) Y FRECUENCIAS DE APARICION MAYORES AL 10X(*)

TIPOS POLINICOS	C ₁	C ₂	C ₃
AMARANTHACEAE			
<i>Lagrezia monosperma</i>		X	
ANACARDIACEAE			
<i>Astronium graveolens</i>	X *	X *	X *
<i>Comocladia engleriana</i>	X		
<i>Spondias purpurea</i>		X	X
ANNONACEAE			
<i>Annona palmeri</i>	X		
BIGNONIACEAE			
<i>Arrabidaea sp.</i>			X
BORAGINACEAE			
<i>Cordia gerascanthus</i>	X		
BURSERACEAE			
<i>Bursera spp.</i>	X *	X *	X *
CAPPARIDACEAE			
<i>Forchhammeria pallida</i>	X *	X *	X *
CELASTRACEAE			
<i>Elaeodendron trichotomum</i>		X	X
COMBRETACEAE			
<i>Combretum spp.</i>	X *	X *	X *

TABLA 3 . CONTINUACION

TIPOS POLINICOS	C ₁	C ₂	C ₃
EUPHORBIACEAE			
<i>Bernardia spongiosa</i>	X	X	
<i>Croton sp.</i>	X *	X	X *
<i>Euphorbia colletioides</i>		X	X
<i>Euphorbia mcvaughii</i>		X	X *
<i>Euphorbia cf. oaxacana</i>		X	
FLACOURTIACEAE			
<i>Casearia tremula</i>	X	X	X
<i>Prockia crucis</i>	X		
<i>Xylosma intermedium</i>	X		X
LEGUMINOSAE			
<i>Acacia cochliacantha</i>		X	X
<i>Apoplanesia paniculata</i>	X	X *	X
<i>Cassia hintoni</i>	X *	X	X
<i>Entadopsis polystachya</i>			X
<i>Gliricidia sepium</i>	X		
<i>Indigofera langlassei</i>	X *		
<i>Leucaena lanceolata</i>		X	
<i>Pterocarpus amphymenium</i>		X	
<i>Senna atomaria</i>	X	X	
<i>Senna occidentalis</i>	X	X	
MYRTACEAE			
<i>Psidium sartorianum</i>	X *	X	X

TABLA 3 . CONTINUACION

TIPOS POLINICOS	C ₁	C ₂	C ₃
NYCTAGINACEAE			
<i>Pisonia aculeata</i>	X *	X *	X
OLACACEAE			
<i>Ximения sp.</i>	X	X	
POLYGONACEAE			
<i>Coccoloba sp.</i>	X	X	X
RUTACEAE			
<i>Esenbeckia berlandieri</i>	X	X	
SAPINDACEAE			
<i>Cupania dentata</i>	X	X	X
<i>Sapindus saponaria</i>	X	X	X
<i>Serjania brachycarpa</i>		X	
<i>Thouinia paucidentata</i>	X *	X *	X *
<i>Thouinidium decandrum</i>	X *	X *	X *
SCROPHULARIACEAE			
<i>Stemodia durantifolia</i>		X	X
SIMARUBACEAE			
<i>Recchia mexicana</i>	X *		X *
TILIACEAE			
<i>Heliocarpus pallidus</i>	X *	X *	X *
VERBENACEAE			
<i>Vitex mollis</i>	X	X *	X *
ZYGOPHYLLACEAE			
<i>Guaiacum coulteri</i>		X	

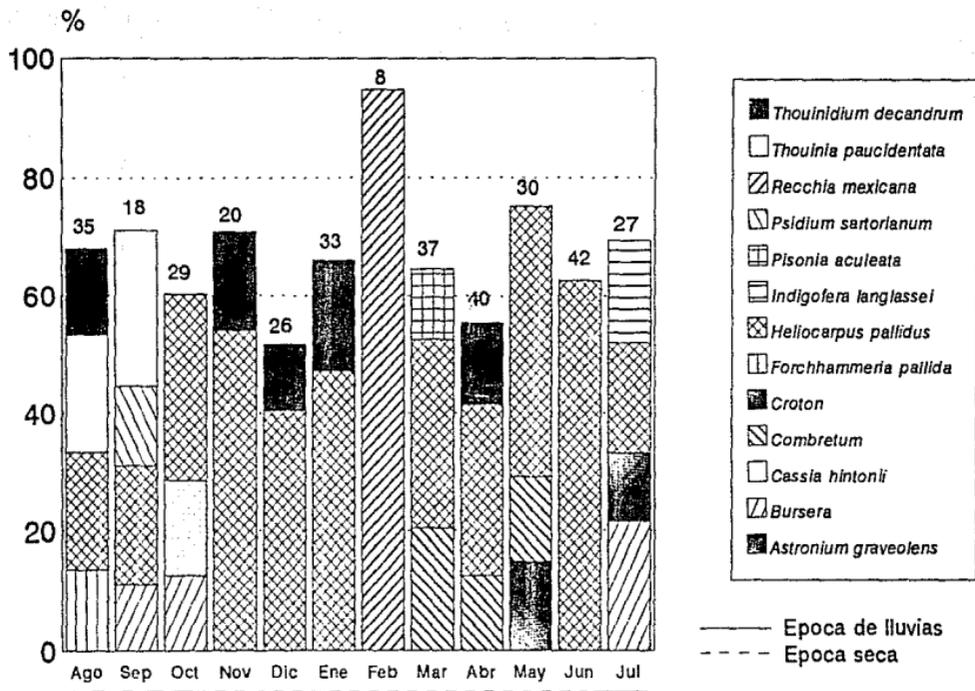


Fig.3 FRECUENCIA RELATIVA DE TIPOS DE POLLEN CON PORCENTAJES SUPERIORES AL 10% EN LA COLONIA C1. LOS NUMEROS INDICAN REPRESENTACION MENOR AL 10%, INCLUYENDO AQUELLOS EN LOS QUE SOLO SE MARCO SU PRESENCIA EN CADA MES.

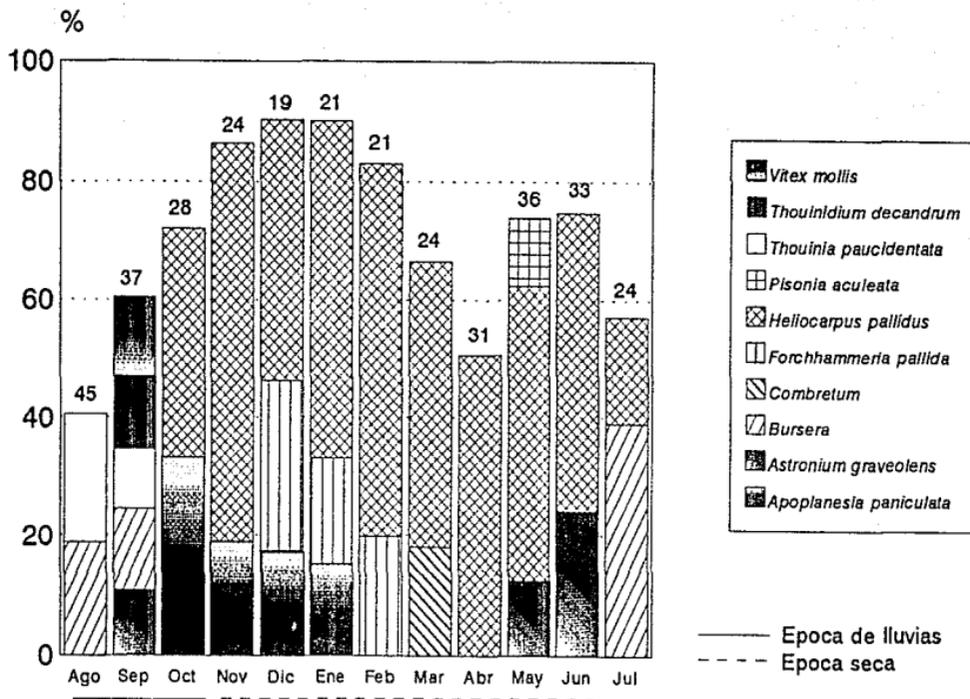


Fig.4 FRECUENCIA RELATIVA DE TIPOS DE POLEN CON PORCENTAJES SUPERIORES AL 10% EN LA COLONIA C2. LOS NUMEROS INDICAN REPRESENTACION MENOR AL 10%, INCLUYENDO AQUELLOS EN LOS QUE SOLO SE MARCO SU PRESENCIA EN CADA MES.

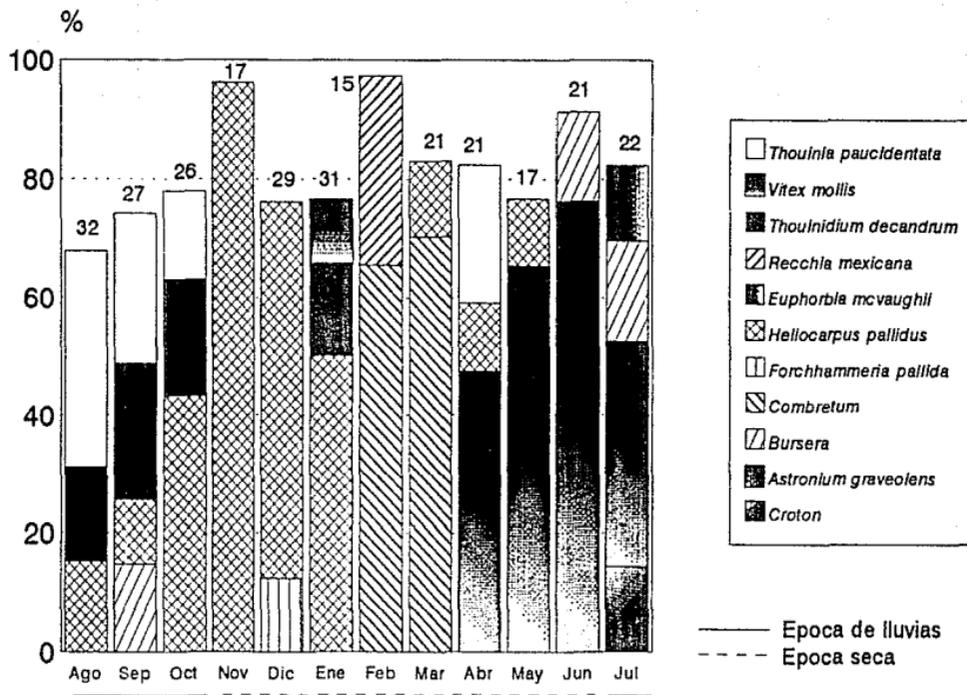


Fig.5 FRECUENCIA RELATIVA DE TIPOS DE POLEN CON PORCENTAJES SUPERIORES AL 10% EN LA COLONIA C3. LOS NUMEROS INDICAN REPRESENTACION MENOR AL 10%, INCLUYENDO AQUELLOS EN LOS QUE SOLO SE MARCO SU PRESENCIA EN CADA MES.

Las figuras 3 a 5 muestran las especies de plantas visitadas por las colonias C₁, C₂ y C₃ respectivamente. Las tres colonias difieren en el número de taxa representados con más del 10% .

En la colonia C₁ se registraron 13 taxa con frecuencias mayores al 10%, en la colonia C₂ fueron 10 y en la colonia C₃ se tienen 11. Las tres colonias comparten siete tipos polínicos con variaciones en su representatividad de una a otra colonia, a mencionar: *Astronium graveolens*, *Bursera sp.*, *Combretum*, *Forchhammeria pallida*, *Heliocarpus pallidus*, *Thouinia paucidentata* y *Thouinidium decandrum*.

Con el propósito de facilitar y hacer más clara la discusión de las figuras de porcentajes relativos (fig. 3 a 5) se juzgó conveniente considerar por separado las 16 especies cuyo polen se encontró con representación del 10% o superior a este valor.

Apoplanesia paniculata

El polen de esta especie se encontró en las muestras de las tres colonias estudiadas, sin embargo su representación fue variable en cada una de ellas.

En la colonia C₁ se determinó su presencia de agosto a octubre en cantidades insignificantes.

El porcentaje relativo de este tipo polínico, alcanzó valores de importancia de octubre a enero para la colonia C₂ con

su cifra máxima en octubre (33.2%), además estuvo representado con baja frecuencia en otros cinco meses.

La aparición del polen de esta especie en la colonia C₃ se detectó en nueve meses, pero sin tener relevancia.

Como se aprecia en las figuras 3 a 5, el polen de esta taxa sólo está representado en cantidades significativas en la colonia C₂, mientras que durante la misma época en las otras dos colonias es el polen de *Thouinia paucidentata* y *Forchhammeria pallida* los que se encuentran en mayor cantidad en las muestras analizadas.

Astronium graveolens

Los valores de porcentaje relativo del polen de esta especie para la colonia C₁ muestra fluctuaciones a lo largo del año, siendo importante únicamente en mayo (14.8%).

La colonia C₂ tiene representado el polen de esta especie en diez meses del año, pero únicamente en tres de ellos alcanza cifras significativas, septiembre, mayo y junio (10.8%, 12.5% y 24% respectivamente).

En las muestras de la colonia C₃ este taxa aparece once meses, representando un incremento de abril a junio en que logra su valor máximo (76.4%) para disminuir en julio (38.2%).

Para las colonias C₁ y C₂, situadas en selva mediana subperennifolia es en mayo y junio cuando esta especie asume cierta importancia mientras que en la colonia C₃ localizada en

selva baja caducifolia se marca la dominancia de este taxon durante la temporada de sequia.

Bursera sp.

Los granos de polen de las especies de *Bursera* se presentan durante todo el año en las tres colonias, alcanzando porcentajes altos de julio a octubre, sobre todo en el primer mes (21.6%, 21.2% y 15% respectivamente para cada colonia), en esta época en las colonias C₁ y C₂ reviste mayor importancia que para la colonia C₃.

Cabe recordar que por razones prácticas este taxon se consideró como un tipo polínico para el análisis y los cálculos estadísticos; sin embargo, en la realidad incluye a varias especies, entre las que destacan *B. arborea* y *B. heterestes*, cuyo polen al estar entremezclado en las muestras dificulta la identificación a nivel específico.

Cassia hintonii

La presencia del polen de esta especie se detecta en nueve, siete y cinco meses para las colonias C₁, C₂ y C₃ respectivamente, aunque sólo en octubre (16%) alcanza un valor significativo en la primera colonia, en los meses restantes para las tres colonias su frecuencia es insignificante.

La época del año en que este tipo polínico es registrado en las muestras de polen, coincide con la temporada en la que se identificó un menor número de especies.

Combretum sp.

Este taxon logra cifras significativas para la colonia C₁ en marzo, abril y mayo con fluctuaciones a lo largo de once meses.

En la colonia C₂ se encontró en las muestras de polen correspondientes a nueve meses, con un porcentajes elevados en marzo.

Para la colonia C₃ se tiene que durante todo el año se registra este tipo polínico, manifestando fuertes oscilaciones y alcanzando valores muy altos en febrero y marzo, sobre todo como en las otras dos colonias en este último mes (70.4%).

Este recurso que se mantiene constante en las muestras de las tres colonias crece en importancia de febrero a abril sobre todo para la colonia C₃.

Como sucede con *Bursera*, este género corresponde a un tipo polínico integrado por las dos especies de *Combretum* que prosperan en Chamela.

Croton sp.

El porcentaje relativo del polen de este taxa se observó con valores fluctuantes en las tres colonias de abejas estudiadas, presentándose en diez, once y doce meses respectivamente para las colonias C₁, C₂ y C₃. No obstante, en casi todos los meses su representatividad es escasa, salvo en julio para la colonia C₁ (11.6%) y C₂ (14.4%), mes que coincide con su época de floración.

La presencia de este tipo polínico durante la mayor parte del año no es sorprendente si se toma en consideración que se tienen varias especies de este género en la zona y que todas comparten características morfológicas muy semejantes por lo que este taxa también constituye un tipo polínico como en los casos ya mencionados.

Euphorbia mcvaughii

Los granos de polen de esta especie se detectaron en las muestras de cuatro meses, en la colonia C₁ sin alcanzar valores importantes.

En las cargas de la colonia C₂ se encontró este tipo polínico durante once meses, también en baja proporción.

Para la colonia C₃ los granos de polen de esta especie se observan en diez meses y sólo en julio tiene alguna importancia (12.6%). El polen de esta especie se identificó en las muestras de esta colonia cuando el de *Astronium graveolens* desciende bruscamente.

Forchhammeria pallida

El porcentaje relativo del polen de esta especie en la colonia C₁ se observa en nueve meses pero sólo en agosto es de alguna importancia (13.6%).

En la colonia C₂ esta especie se encontró en siete meses, siendo sus valores significativos en diciembre (28.9%), enero (17.8%) y febrero (19.8%).

Otra vez, este polen aparece en nueve meses en la colonia C₃ con su valor máximo en diciembre (12.26%).

Hellocarpus pallidus

El porcentaje relativo del polen de esta especie para la colonia C₁, alcanza su valor más alto en junio (62.6%) pero se le encuentra representado en casi todos los meses del año, en cantidades superiores al 10%, sólo en febrero se observa en muy baja proporción (2.4%) siendo sustituido por *Recchia mexicana* que en este mes adquiere importancia.

En la colonia C₂ también se presenta durante todo el año; alcanzando porcentajes importantes en diez meses, para tener su valor más alto en noviembre (67.5%), mientras que en agosto y septiembre muestra porcentajes inferiores al 10%, cuando *Bursera* y *Thouinia paucidentata* aumentan su representación.

La colonia C₃ como las anteriores, tiene presente a esta especie a lo largo del año, empero porcentajes superiores al 10% se observan en nueve meses, con su pico más alto en noviembre (96.2%). Se aprecia una tendencia ascendente hacia la segunda mitad del año, mientras que en los primeros meses son *Combretum* y *Astronium graveolens* los taxa importantes, el primero en febrero y marzo, mientras que el segundo de abril a julio.

Indigofera langlassei

El polen de este taxon sólo fué importante para la colonia C₁ en julio (17.4%), único mes en el que aparece. En las

colonias C₂ y C₃ no se encuentra representado este tipo polínico. En esta época del año, se aprecia una notable disminución en la presencia del polen de *Helicocarpus pallidus* aunada a la aparición de otras especies entre las que se encuentra *I. langlassei*.

Pisonia aculeata

Los granos de polen de este taxa se observan con bajos porcentajes relativos, aunque se les encuentra en siete, diez y seis meses para las colonias C₁, C₂ y C₃ respectivamente. Para la primera colonia es marzo cuando adquiere cierta importancia (16.0%) mientras que para la segunda es mayo el mes en que alcanza su valor mayor (11.5%). Ambas colonias se encuentran situadas en el mismo tipo de vegetación compartiendo características climáticas de ahí la presencia de este tipo polínico en épocas muy cercanas que además se mantiene en los límites de la época de floración de esta especie.

Psidium sartorianum

El polen de esta especie se encuentra en pocos meses del año, en la colonia C₁, se presentó en seis meses alcanzando su máximo valor en septiembre (13.68%), en las colonias C₂ y C₃ estuvo representado en tres meses en cada caso, con cifras reducidas. La presencia del polen de esta especie durante septiembre en las tres colonias coincide con su época de floración.

Recchia mexicana

El porcentaje relativo de este taxa sufre drásticas variaciones, así en las muestras de la colonia C₁ se encuentra durante cinco meses, alcanzando en febrero su máximo valor (94.8%).

En la colonia C₂ se le observó en dos meses, pero en cantidades insignificantes.

En cuanto a la colonia C₃ también como en la primera se observa este polen en las muestras de cinco meses, con su valor máximo en febrero (31.8%) pero sin lograr la cifra que alcanza en la colonia C₁. Este recurso de polen se vuelve importante en el mes en que un menor número de especies están disponibles para las abejas.

Como ocurre con otras especies, sus porcentajes mayores coinciden con su época de floración.

Thouinia paucidentata

El polen de esta especie en la colonia C₁ se encontró durante once meses, pero sólo en agosto y septiembre alcanza porcentajes de interés (20% y 26.4% respectivamente).

Para la colonia C₂ este recurso presente durante todo el año, cobra importancia durante agosto y septiembre (21.8% y 10%).

En las dos colonias durante los meses que no se presenta en cantidades significativas se encuentra como dominante el polen de *Helicocarpus pallidus*.

La colonia C₂ también lo tiene representado durante todo el año, no obstante sólo en cuatro meses alcanzó porcentajes elevados siendo su máximo en agosto (36.8%), declinando en septiembre y octubre (25.3% y 14.8%). En esta colonia se observó una dominancia compartida entre *H. pallidus*, *Combretum* y *Astronium graveolens*.

Thouinidium decandrum

Los valores del porcentaje relativo del polen de esta especie, para la colonia C₁ fluctúan a lo largo del año mostrando cifras significativas durante cinco meses, teniendo en enero su máximo valor (18.8%).

En las muestras de la colonia C₂ aunque también se observa este tipo polínico durante todos los meses del año, sólo en septiembre logra un porcentaje de cierta importancia (12.4%).

Como en las otras colonias también en la C₃ el polen de esta especie se encuentra representado durante todos los meses del año, pero es en septiembre cuando logra un porcentaje representativo (23.3%).

Vitex mollis

El porcentaje relativo del polen de este taxon en la mayoría de los casos para las tres colonias se mantiene bajo; su aparición fluctúa de dos meses en la colonia C₁ en bajas cantidades, siete meses en la C₂ con su mayor representación en

septiembre (13.4%) y seis meses en las muestras de la colonia C₃ con su valor más alto en enero (11.0%).

El polen de esta especie es otro de los que cobran importancia cuando el de *H. pallidus* disminuye.

VI.2 INDICES ECOLOGICOS PARA LA EVALUACION DE LAS INTERRELACIONES DE LAS COLONIAS DE ABEJAS

La figura 6 muestra el número de taxa visitados mensualmente por cada una de las colonias de abejas, así como el número total de especies identificadas a lo largo del año.

La colonia C₁ frecuentó el mayor número de especies de plantas en los meses de abril y junio (43), encontrándose el valor más bajo en febrero (9). En los meses restantes se tienen variaciones de mayor o menor grado, sin llegar a ser tan marcadas como en los extremos.

Para la colonia C₂ fué agosto el mes en que se registró polen de un mayor número de especies de plantas (47) y el menor en diciembre (22), en el resto del año pocas variaciones se marcan en cuanto al número de tipos polínicos observados, excepto en mayo en que se tiene una mayor variedad.

En la colonia C₃ el número máximo de especies visitadas se alcanza en agosto (34) y el mínimo en febrero (17) con pocas variaciones el resto del año.

Al comparar las tres curvas se pone de manifiesto que en la colonia C₁ se presentan cambios más pronunciados en cuanto a las especies encontradas que para las colonias C₂ y C₃.

Scaptotrigona hellwegeri

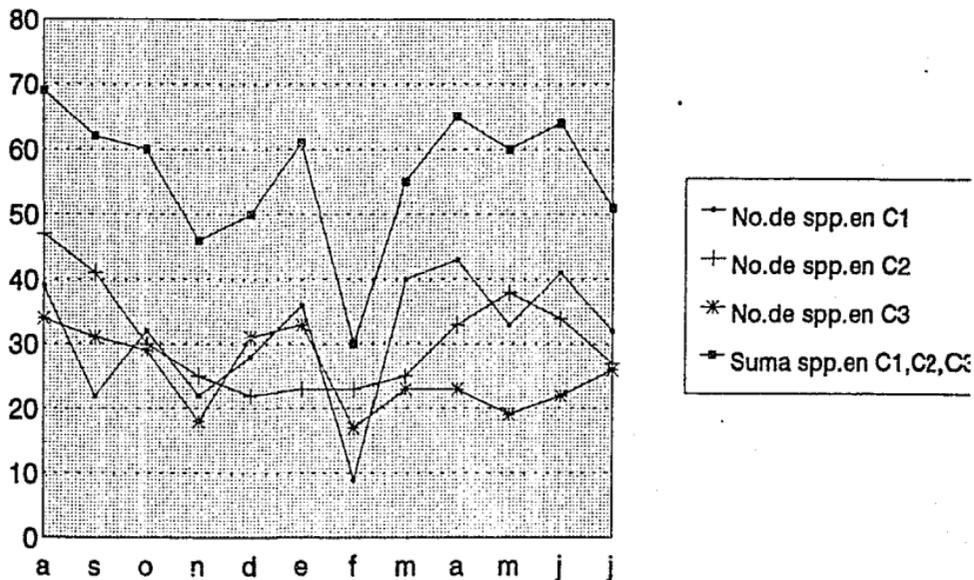


FIGURA 6. NUMERO DE TAXA ENCONTRADOS EN LAS MUESTRAS ESTUDIADAS. (JULIO-OCTUBRE EPOCA DE LLUVIAS)

Con respecto al número total de especies de plantas visitadas por las tres colonias de abejas se marcan cuatro picos, el mayor en agosto (69), dos menores en abril (65) y junio (64) y el último en enero (61). El valor menor se tuvo en febrero (30).

La observación y comparación de los espectros polínicos permitió elaborar la figura 7 en donde se aprecia el número de tipos de polen comunes a las colonias estudiadas. Del análisis de las figuras 6 y 7 se desprende que las especies comunes a las tres colonias consideradas es siempre menor que el número de tipos polínicos determinados para cada colonia, lo que permite inferir que existen diferencias en los recursos visitados cada mes por las colonias C_1 , C_2 y C_3 en busca de polen. El mes en que comparten un mayor número de especies es agosto (18) y en el que manifiestan menor coincidencia es febrero (5), hecho que en términos generales concuerda con el periodo del año en que las abejas visitan el mayor y el menor número de taxas, respectivamente.

En la figura 7, cuando se compara el número de especies comunes a las colonias $C_1 - C_2$, $C_1 - C_3$ y $C_2 - C_3$, se esperaría encontrar el mayor número de plantas compartidas entre las colonias C_1 y C_2 , por estar asentadas en el mismo tipo de vegetación (selva mediana subperennifolia) y menor semejanza con las especies que frecuentan las abejas de la colonia C_3 . Sin embargo, no es así, por el contrario son las colonias C_1 y C_2 las

Scaptotrigona hellwegeri

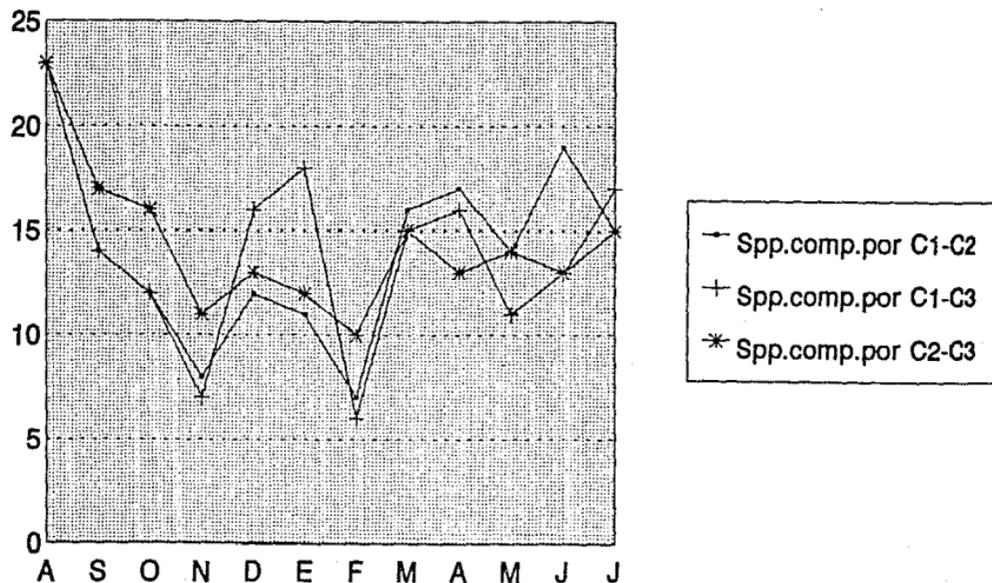


FIGURA 7. NUMERO DE ESPECIES COMPARTIDAS DE ACUERDO AL ESPECTRO POLINICO DE LAS COLONIAS ESTUDIADAS

que muestran el número más reducido de taxa compartidos, con excepción de los últimos meses de la época seca del año.

Tamaño del nicho trófico

La figura 8, permite observar el tamaño del nicho trófico calculado de acuerdo al índice de diversidad de Shannon-Weaver (H'), el cual considera la proporción de los tipos de polen encontrados en las muestras, señalando el hecho de que cuando el valor de H' disminuye, como resultado de una reducción de recursos disponibles, las abejas muestran especificidad hacia un recurso en particular; por el contrario, si el valor de H' aumenta se observa la explotación en busca de polen de un mayor número de plantas. De acuerdo con esto se tiene mayor diversidad de recursos para la colonia C_1 durante los meses de agosto, octubre, abril y julio sufriendo variaciones hasta alcanzar su valor mínimo en febrero.

Para la colonia C_2 , la amplitud del nicho tiene su pico máximo en septiembre, disminuyendo bruscamente para tener su mínimo en noviembre y después aumentar gradualmente hasta lograr mantenerse casi constante, con valores altos durante julio y agosto.

En la colonia C_3 se tienen fuertes alteraciones en el tamaño del nicho, con sus valores máximos en julio, agosto y septiembre y el mínimo en noviembre.

Scaptotrigona hellwegeri

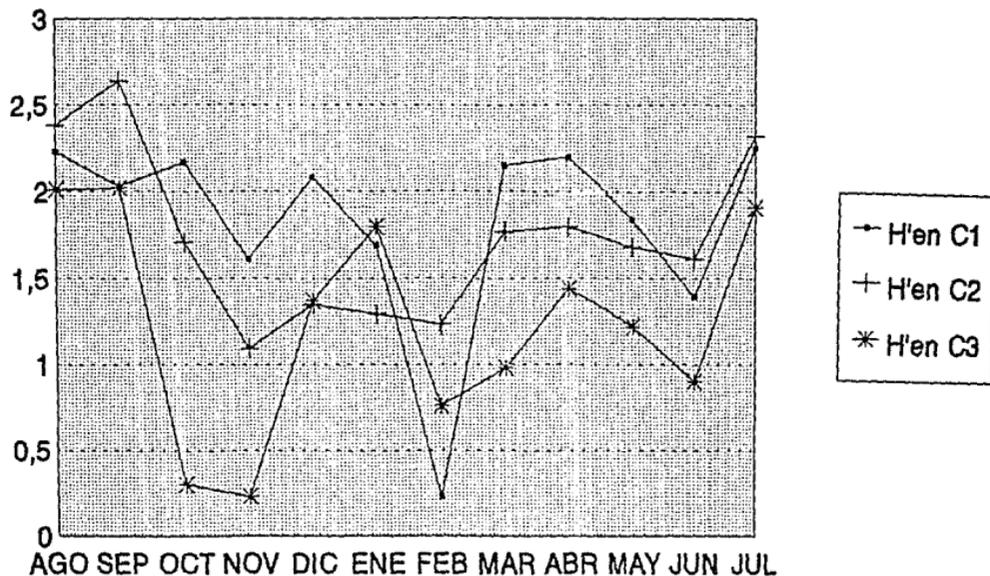


FIGURA 8. TAMAÑO DEL NICHU TROFICO MENSUAL CALCULADO SEGUN SHANNON-WEAVERS (H')

Correlación entre los datos obtenidos

Al comparar para cada colonia los datos del número total de especies determinadas en las muestras analizadas y el tamaño del nicho trófico calculado de acuerdo al índice de Shannon-Weaver, se encontró que en el caso de las colonias C_1 y C_2 , no se tiene correlación significativa ($r=0.6$), lo que implica que cuando se considera la proporción de los tipos polínicos identificados en las muestras resulta evidente que no existe correspondencia entre el número total de especies determinadas mediante el polen y la diversidad mostrada por las visitas de las abejas a las flores. Para la colonia C_3 por el contrario, sí se encuentra correlación positiva y significativa ($r=0.8$).

Uniformidad de pecoreo

En la figura 9 se presentan los datos que indican la forma de aprovechamiento de los recursos (J') obtenidos con base a la colecta de polen. Se aprecia que las tres colonias visitan las especies de plantas con más uniformidad en septiembre. La colonia C_1 realiza una utilización de los recursos en forma más heterogénea en febrero, mientras que las colonias C_2 y C_3 lo hacen en noviembre. Al comparar las gráficas de tamaño del nicho y aprovechamiento de los recursos, se observa la similitud entre ellas, hecho que se corrobora al aplicar el coeficiente de Pearson y obtener una correlación positiva y significativa entre el tamaño del nicho (H') y la utilización de los recursos (J')

Scaptotrigona hellwegeri

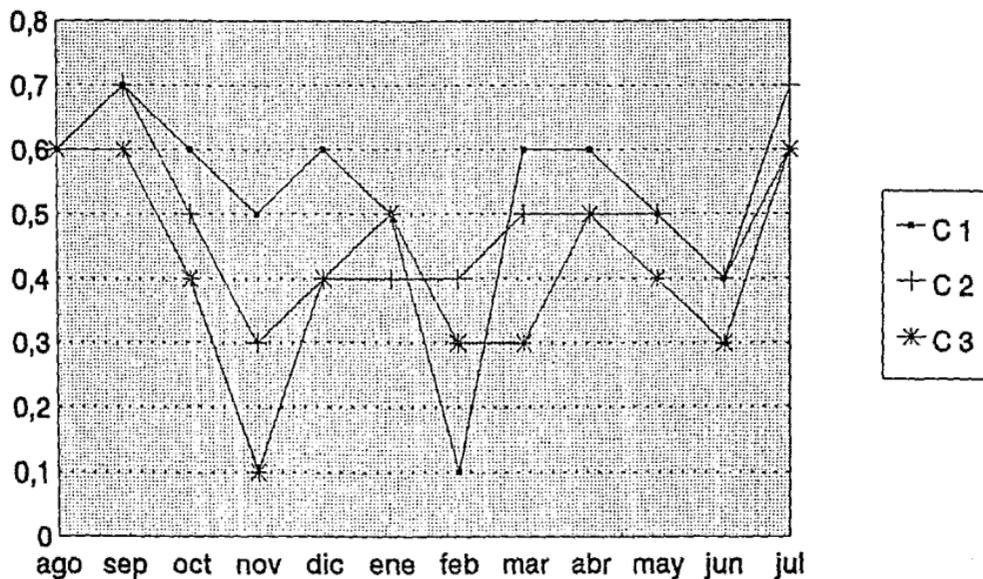


FIGURA 9. UNIFORMIDAD DE PECOREO (J) DE LAS COLONIAS ESTUDIADAS

para las tres colonias C_1 , C_2 y C_3 ($r=0.97$; $r=93$; $r=99$ respectivamente), lo que significa que cuando el nicho trófico es más amplio se utilizan los recursos de forma más homogénea, mientras que cuando es más estrecho la utilización de ellos se realiza en forma heterogénea.

Las figuras 10 y 11 permiten visualizar los valores de traslape de los resultados poliníferos utilizados por las tres colonias de abejas estudiadas, calculados de acuerdo a los índices de Cody y Schoener, como se menciona en la metodología, el primero toma en cuenta el número total de especies identificadas en las muestras, sin considerar la proporción en la que se encontraron, mientras que el segundo sí utiliza dicha proporción.

Para la aplicación de ambos índices se trabaja con pares de colonias y así se obtiene que por el método de Cody (fig. 10), al considerar las colonias $C_1 - C_2$ y $C_1 - C_3$, se obtiene el solapamiento mayor en agosto y el menor en noviembre, no así para las colonias $C_2 - C_3$ que tienen su máximo de traslape en marzo y su mínimo en enero.

Mediante la fórmula de Schoener (fig. 11) que establece el grado de similitud entre las proporciones de los diferentes tipos polínicos encontrados en las muestras, se marca a junio como el mes con mayor traslape y a febrero con el menor, para las colonias $C_1 - C_2$.

Scaptotrigona hellwegeri

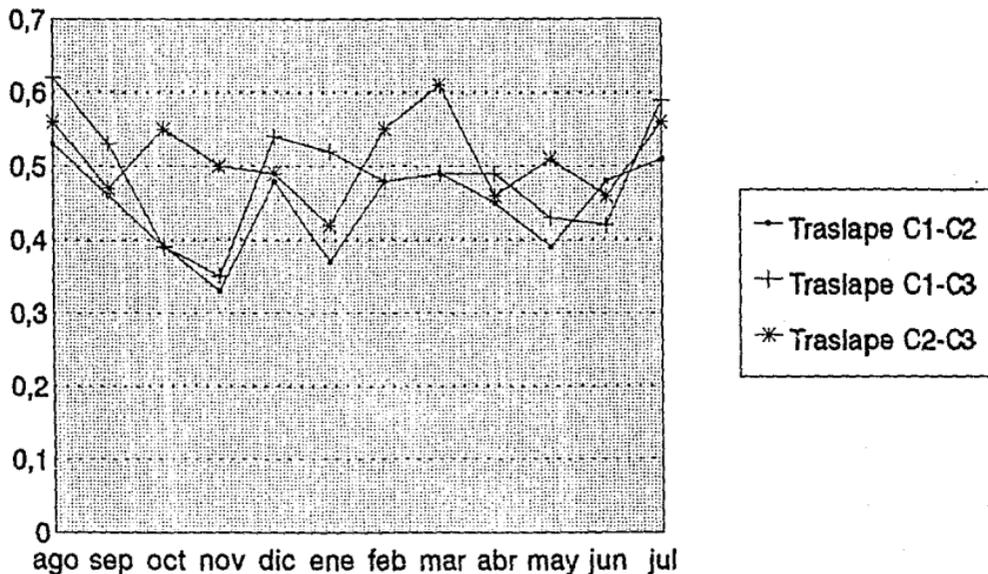


FIGURA 10. TRASLAPE DE NICHOS TROFICOS CALCULADO DE ACUERDO A CODY (1974)

Scaptotrigona hellwegeri

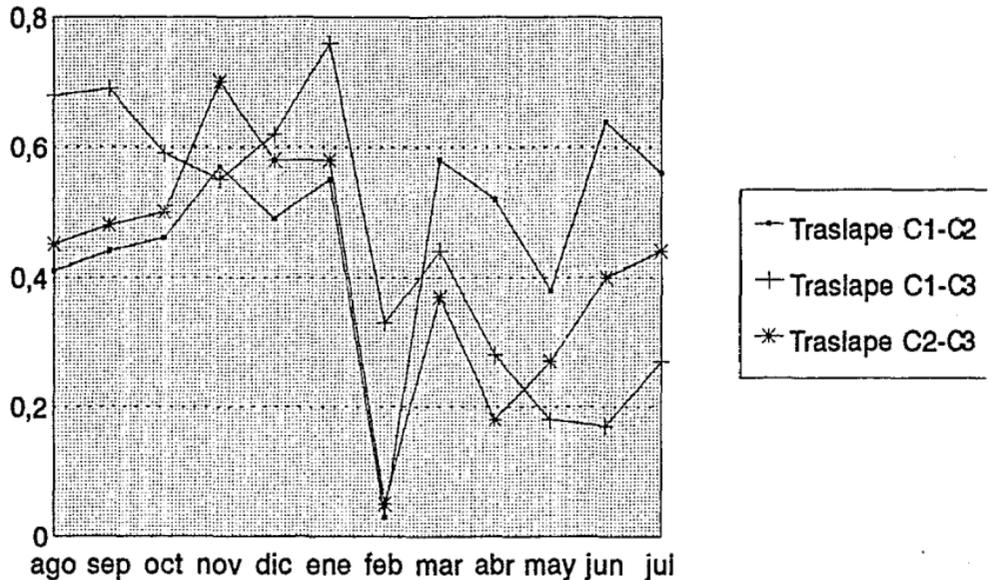


FIGURA11 .TRASLAPE DE NICHOS TROFICOS CALCULADO DE ACUERDO A SCHOENER(1968)-PS

En el caso de las colonias C_1 - C_3 , también corresponde a Junio el valor más alto de similitud, pero ahora es febrero el que muestra el menor traslape.

Para las colonias C_2 - C_3 , el máximo de traslape es en noviembre y el mínimo en febrero.

Los valores de traslape obtenidos con el índice de Schoener no rebasan el 77%, mientras que con el de Cody la cifra más alta que se alcanza es de 63%. Como se observa, los valores obtenidos con la fórmula de Schoener son más altos que con la de Cody, ya que no se diluyen los resultados, pues sólo se toman en cuenta los tipos polínicos incluidos en el conteo y no el número total de polen presente en la muestra. Los resultados obtenidos, permiten inferir que si bien las abejas de las tres colonias, en ciertas épocas del año se acercan a las mismas plantas, en otras recorren en forma individual a especies que se encuentran en floración durante los períodos en los que disminuyen los recursos.

VII. DISCUSION DE RESULTADOS

La revisión de trabajos melisopalínológicos que tratan acerca de la utilización de recursos polínicos por abejas melíponinas en regiones neotropicales, permitió elaborar la tabla 4 en donde se consigna la cantidad de tipos polínicos pecoreados por estas abejas.

El análisis de esta tabla permite realizar las siguientes consideraciones: si se toma en cuenta el número total de especies identificadas en las cargas de polen de *Scaptotrigona hellwegeri*, se observa que visita un número muy alto de plantas (113 en C₁, 98 en C₂ y 84 en C₃) en comparación con otros abejas que frecuentan un número reducido de taxa como ocurre con *Scaptotrigona pachysoma*, *Tetragona jaty* y *Trigona spinipes*. Los resultados obtenidos en este estudio sólo son comparables con los de *Melipona marginata marginata*, *Tetragona angustula* y *Tetragona jaty*.

Por el contrario, si se comparan únicamente las especies cuyo polen tiene una representación mayor o igual al 10% los valores son semejantes en las especies de abejas consideradas.

En cuanto a la diversidad que se observa en el diagrama de las cargas de polen analizadas ésta parece ser el reflejo de la disponibilidad de recursos dada por la riqueza florística que se tiene en la región y que supera las predicciones hechas para esta zona, con base a la propuesta de Gentry (1982) quien

TABLA 4 . COMPARACION DE LA FORMA DE APROVECHAMIENTO DE RECURSOS POLINIFEROS POR DIFERENTES ESPECIES DE ABEJAS

ESPECIE DE ABEJA	No. DE SP EN CARGAS DE POLEN	TIPOS DE POLEN CON 10%	T.A. %
<i>Plebeia remota</i> Ramalho, 1985	64	7	10.9
<i>Melipona marginata</i> Kleinert-Giovannini and Imperatriz- Fonseca, 1987	76 74	9 9	11.8 12.1
<i>Trigona spinipes</i> Kleinert-Giovannini and Imperatriz- Fonseca, 1987	34	8	23.5
<i>Nannotrigona testacei</i> <i>cornis</i> , Medina 1989	36 43	17 8	47.2 18.6
<i>Plebeia sp.</i> Ramírez, 1989	56 39	14 10	25 25
<i>Apis mellifera</i> Sosa, 1991	41	13	32.1
<i>Scaptotrigona pachysoma</i> Melchor, 1991	10 37	7 21	70 56.7
<i>Tetragona jaty</i> Sosa, 1991	29 31	11 15	37.9 48.3
<i>Scaptotrigona hellwe</i> <i>geri</i> , Quiroz-García	113 98 84	13 10 11	11.5 10.2 13.0

sustenta la idea de que la abundancia de especies en las regiones neotropicales está directamente influenciada por la precipitación media anual. Sin embargo, en el área de estudio la precipitación es más bien escasa, lo que auguraría poca abundancia de especies, empero esto no ocurre (Lott *et al*, 1987). Por otra parte, la riqueza de especies en Chamela también supera a los bosques secos que se han muestreado. La diversidad florística que se manifiesta en el área de estudio de acuerdo con los trabajos realizados en algunas comunidades vegetales de México, parece ser el resultado del alto índice de endemismo que existe en el país (Rzedowski, 1962, 1978).

Al comparar el número de tipos polínicos encontrados en cada una de las colonias estudiadas a lo largo del año, se observa que la colonia C₁ durante marzo (40), abril (43) y junio (43) visita el mayor número de recursos, además estos meses coinciden con la época seca del año que en Chamela va de noviembre a junio (figs. 3) dato que concuerda con lo que Rzedowski (1978) señala en cuanto a que la época de sequía coincide con el periodo de mayor floración en el bosque tropical subcaducifolio.

En cuanto a la colonia C₂ es en mayo (39), agosto (47) y septiembre (42) cuando se registran más taxa visitados. El primero de estos meses coincide con la época seca de la región, mientras que los otros dos se ubican en la época de lluvias por lo que en este caso no se aprecia una relación clara entre el

Scaptotrigona hellwegeri

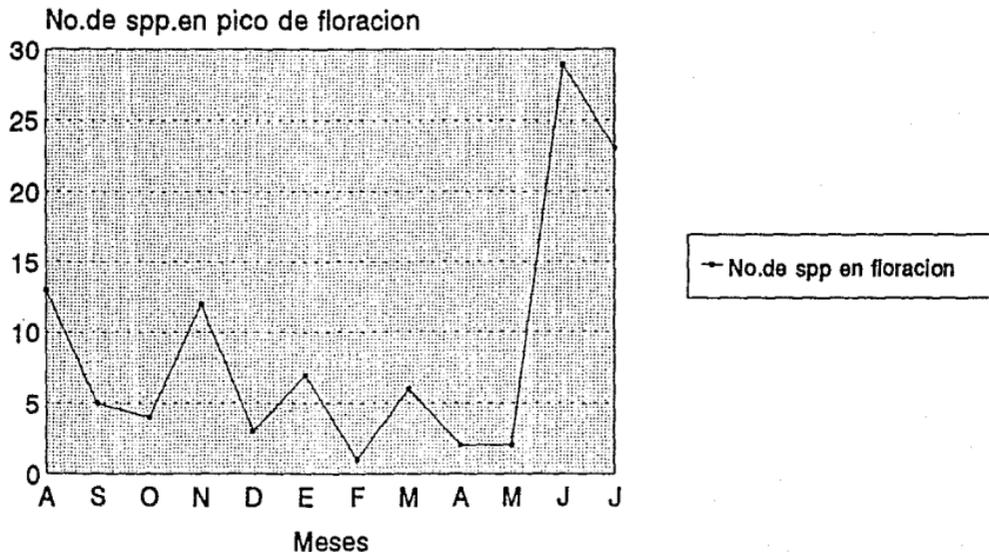


FIGURA 12.PERIODICIDAD DE LA FLORACION EN LOS ARBOLES DE LA SELVA BAJA CADUCIFOLIA

periodo de mayor floración marcado para esta comunidad vegetal y los resultados obtenidos del análisis palinológico.

En la colonia C₃ se determinó el menor número de taxa y fué en enero (34) y agosto (35) cuando se consigna la mayor diversidad de plantas. Para este nido en particular, enclavado en la selva baja caducifolia se conoce la periodicidad de la floración de los árboles que integran esta comunidad vegetal y el número de especies en máxima floración a lo largo del año (Bullock y Solís, 1990) como se asienta en la figura 12. Resulta evidente que la mayor floración es en junio y julio, en donde alrededor de 30 especies arbóreas están disponibles como fuentes de recursos, no obstante en estos dos meses en las muestras de polen de la colonia C₃ sólo se registran 23 y 26 taxa respectivamente. Por el contrario en enero y agosto son menos de 15 árboles los que se encuentran en máxima floración. Los datos antes expuestos pueden interpretarse como una tendencia a la especialización, al haber suficientes fuentes de polen en grandes cantidades, las abejas obtienen su alimento de las plantas que les resultan más atractivas, sin tener que competir por recursos limitados; por el contrario, al disminuir los recursos disponibles expanden su nicho trófico (fig. 8) y se acercan a otras especies de plantas diversificando el espectro polínico o bien abren depósitos de polen almacenado en otras épocas como se observó en *Nannotrigona testaceicornis* (Medina, 1989) y *Scaptotrigona pachysoma* (Melchor, 1991).

Desafortunadamente en el caso de la selva mediana subperennifolia en donde se asientan las colonias C₁ y C₂ no se cuenta con un estudio semejante sobre la fenología de sus especies, dificultando el análisis de las diferentes estrategias que parecen darse en esta comunidad vegetal.

De estudios realizados en el bosque tropical húmedo de Costa Rica (Opler *et al.*, 1980) se conoce que la floración continua en estos sitios es rara, pero varios episodios de floración ocurren cada año en más de la mitad de árboles y arbustos, con intervalos de 3 a 5 meses. Las especies con breves periodos de floración sincrónica son raras, así no se marca estacionalidad en la floración, incrementando los recursos disponibles.

En la selva tropical subperennifolia de Chamela, Jalisco algunos de estos patrones de floración se pueden dar, con lo que se explicaría el espectro palinológico con mayor número de especies encontrado en las muestras analizadas de las colonias C₁ y C₂; aunado al mayor número de especies arbóreas presentes en la selvas más húmedas (Hubbell, 1979).

Para la selva baja caducifolia, la floración dura menos de dos meses en la mayoría de las especies (Bullock y Solís-Magallanes, 1990) este hecho resulta interesante ya que al observar las figuras 3 a 5 de frecuencia relativa del polen, se encuentra representado el de algunas especies durante periodos muy prolongados, llegando a extremos como en el caso de

Hellocarpus pallidus que en las muestras de la colonia C₁ se presenta durante todo el año con porcentajes superiores al 10%, excepto en febrero cuando muestra baja representación. Para esta especie se conjugan varios aspectos como son: amplia representación en la zona, sensibilidad a la humedad y abundancia de flores por individuo. Estos factores en parte explican la presencia de gran cantidad de polen de esta especie en las muestras analizadas. Sin embargo, un hecho que contribuye en gran medida (o determina totalmente) el defasamiento temporal entre la fenología de ciertas plantas y la aparición de su polen en el recipiente colector en la entrada del nido, es la práctica de aprovisionamiento de la cría que de acuerdo con las observaciones de Medina (1989) y Melchor (1991) en otros melíponinos se realiza de tres formas:

- Con recursos colectados en el mismo mes (época de floración), una parte de ellos se utiliza para aprovisionamiento larval y otra se almacena. Estos taxa se identifican en polen y miel.
- Con recursos almacenados, abriendo los depósitos de reserva para utilizar el alimento que se colectó en otros meses.
- Con recursos colectados únicamente como alimento larval y que no se identifican en miel o polen.

Así, cuando las abejas limpian su nido eliminan al exterior las excretas, incluyendo las de sus larvas que contienen gran cantidad de granos de polen (Bullock com. per.) almacenándose estos junto con los recursos que se captan cuando

las abejas entran al nido y que si corresponden a las plantas que en esa época están en floración en el área de estudio.

Por otra parte, en las muestras de la colonia C₁ y C₂ situadas en la selva mediana subperennifolia, el polen de *H. pallidus* se distribuye con cierta homogeneidad a lo largo del año, tal vez influenciado por la mayor humedad que impera en el ambiente; en cambio en las cargas de polen de la colonia C₃ el polen de esta especie se ajusta más a su periodo de floración con la máxima representación de octubre a diciembre, coincidiendo con su pico de floración (Bullock y Solís-Magallanes, 1990).

Algunos de los eventos que determinan la floración en Chamela y que de alguna forma se refleja en el espectro polínico de las tres colonias ya se han ejemplificado a través de *H. pallidus*. Sin embargo, otros factores importantes que influyen sobre la floración de las especies leñosas de la zona de estudio y se manifiestan en la frecuencia relativa de los tipos de polen, son la intensidad, duración y frecuencia de los periodos de floración. En cuanto a la intensidad de la floración no se tiene una distribución bien definida entre especies, mostrando un pico variable. La duración de ésta por el contrario, muestra una tendencia muy marcada hacia periodos cortos de uno o dos meses de duración. La frecuencia de floración va de una vez al año en cuando menos la mitad de las especies a breves episodios múltiples (*Recchia mexicana*).

Los trabajos de campo realizados en la estación de biología (Bullock y Solís-Magallanes, op cit) muestran que géneros representados por varias especies tienen su floración en forma simultanea como ocurre en *Bursera*, *Casahuate*, *Combretum* y *Croton* entre otros. Este aspecto se hace patente durante el análisis de las muestras cuando en una época dada se observan tipos de polen con ligeras variaciones en tamaño y ornamentación, de modo que cuando se consideran en forma individual permiten reconocer diferentes especies; no obstante, cuando están mezclados en las muestras resulta muy difícil realizar el conteo de cada uno de ellos, por lo que se creyó pertinente trabajar en ciertos casos con especies tipo en el entendido de que incluyen a más de una especie.

La sensibilidad a la humedad que muestran algunas especies en el bosque tropical caducifolio, se hace evidente en el espectro polínico de la colonia C₃ y se refleja con un marcado aumento de la diversidad polínica durante diciembre y enero cuando se tienen precipitaciones durante cortos periodos (Bullock, 1986).

El análisis de los espectros polínicos de las tres colonias de abejas estudiadas permite visualizar que aún y cuando un número variable de especies se identificó mensualmente, en todos los casos más del 50% del polen identificado corresponde a un número reducido de taxa (figs. 3 a 5), rara vez más de cinco y otras veces sólo uno (en noviembre el polen de *Heliconia* constituye más del 95% de la muestra de la colonia C₃).

Otro aspecto sobresaliente es el predominio del estrato arbóreo en las cargas de polen, concordando con la importancia que tiene éste en ambos tipos de vegetación, lo que hace que represente para las abejas casi la totalidad de las plantas consideradas como importantes fuentes de polen por encontrarse con porcentajes iguales o superiores al 10%. A diferencia de lo que encuentran autores como Melchor (1991) y Sosa (1991) en sus trabajos, en donde el estrato herbáceo y arbustivo está bien representado en las muestras analizadas.

Estas discrepancias se pueden interpretar en función de la mejor conservación de la vegetación en Chamela, lo que no ocurre en el área de trabajo de las autoras mencionadas habiéndose operado grandes cambios en la vegetación original.

De acuerdo con Rzedowski (1978) en el bosque tropical subcaducifolio se señalan dos estratos arbóreos, un estrato arbustivo que puede o no estar presente y el herbáceo apenas representado; éste esquema de la vegetación se apega bastante al espectro polínico de las colonias C_1 y C_2 enclavadas en ese tipo de comunidad vegetal. Para el bosque tropical caducifolio el mismo autor menciona un sólo estrato arbóreo, el arbustivo con grado de desarrollo variable y el herbáceo casi ausente, un espectro polínico en concordancia con este patrón de vegetación se encuentra en la colonia C_3 .

No obstante, si nos avocamos exclusivamente a las plantas con representación mayor o igual al 10% (tabla 2) se

observa un número muy semejante de taxa en las colonias C₁, C₂ y C₃ (13, 10 y 11 respectivamente). Sin encontrarse marcadas diferencias que evidencien las variaciones ambientales que se tienen en los dos tipos de vegetación en las que se desarrollan estas colonias de abejas.

La relación existente entre las abejas y las plantas que frecuentan ha sido objeto de diversos estudios, uno de los investigadores que destaca por sus trabajos sobre el particular es Michener (1979) que de acuerdo al número de especies de plantas que visitan las abejas las designa como polilécticas u oligolécticas, si colectan polen de varias especies de plantas o si más bien lo hacen de un número reducido de ellas, inclusive de una sola.

Sobre el particular, *Scaptotrigona hellwegeri* puede ser designada como poliléctica ya que utiliza una amplia gama de especies de plantas no relacionadas filogenéticamente para la obtención de polen.

Una peculiaridad que se muestra en los diagramas polínicos de las tres colonias, es la gran cantidad de plantas representadas con porcentajes menores al 10%, hecho también observado en otros estudios (Kleinert-Giovannini y Imperatriz-Fonseca, 1987). La presencia de taxa como Moraceae y Urticaceae entre otros denotan individuos con polen anemófilo; algunos más tal vez sean el reflejo de contaminaciones de manejo por parte de las abejas y al realizar las técnicas en el laboratorio,

aunque tampoco podemos descartar que otros puedan ser recursos alternativos para la obtención del polen, sobre todo aquellos cuyas frecuencias de aparición varían a lo largo del año y que en uno o varios meses aumentan en su representación aún y cuando no logren alcanzar porcentajes importantes salvo en casos aislados (como ocurre con *Recchia mexicana*). Sin embargo, los datos con los que se cuenta no hacen factible de confirmar o rechazar en forma absoluta estas suposiciones; sin embargo, un argumento a favor de la última idea son los estudios sobre polinización que señalan que en forma generalizada es común que una especie tenga más de un visitador que redunde en un beneficio mutuo de plantas y animales, ya que para los primeros surgen posibles polinizadores que aunados a los que tenga, aumenta las posibilidades de fecundación (Heithaus, 1974), disminuye la autogamia y promueve mayor intercambio genético. Por otra parte no debe pasarse por alto la posibilidad de que las abejas tomen el polen de algunas plantas sin que esto redunde en beneficio para ellas, pues es conocido que abejas del grupo de las trigonas actúan como pichadores de polen y no como polinizadores de dichos taxa (McDade, 1984).

Otra alternativa que no se puede pasar por alto es que esos granos de polen encontrados en baja proporción corresponden a plantas que son explotadas por las abejas en busca de néctar, látex o resinas y no por su polen, por lo que es razonable que sólo unos cuantos granos de polen de esos taxa queden

representados en el espectro polínico. Esta parece ser la explicación de la presencia entre otros muchos del polen de las especies de *Amaranthaceae* y *Compositae* que de acuerdo con Ramalho *et al.*, 1990 son plantas nectaríferas más que poliníferas.

Tomando como base el listado general de taxa representados en las muestras analizadas (apéndice 1) se elaboró la tabla 5 que incluye a las familias con el mayor número de representantes, entre las que destacan las *Leguminosae* (32), *Euphorbiaceae* (18), *Sapindaceae* (9), *Flacourtiaceae* (6), *Malpighiaceae* (5) y *Rubiaceae* (5). De acuerdo con el inventario florístico de Lott (1985) son: *Leguminoae* (116), *Euphorbiaceae* (66), *Gramineae* (30), *Compositae* (27), *Convolvulaceae* (27), *Rubiaceae* (22) y *Bromeliaceae* (22) son las familias con el mayor número de especies. Se puede apreciar que cuando menos las dos primeras familias coinciden en su abundancia de taxa en el espectro polínico y en la vegetación, al igual que las *Rubiáceas* mientras que las otras no coinciden en su representación en la flora y en el espectro polínico. Sin embargo, de las leguminosas sólo tres especies se encuentran en porcentajes superiores al 10%: *Apoplanesia paniculata*, *Cassia hintonii* e *Indigofera langlassei* sin alcanzar valores importantes.

De la familia *Euphorbiaceae* son *Croton* y *Euphorbia mcvaughii* los taxa con cierta relevancia.

Por el contrario, si sólo se considera el porcentaje de aparición de los tipos polínicos en las muestras, se encuentra

TABLA 5. FAMILIAS CON MAYOR NUMERO DE ESPECIES REPRESENTADAS
EN LAS MUESTRAS DE POLEN

FAMILIAS	No. DE ESPECIES	% DEL TOTAL
Leguminosae	32	19.27
Euphorbiaceae	18	10.84
Sapindaceae	9	5.42
Flacourtiaceae	6	3.61
Malpighiaceae	5	3.01
Rubiaceae	5	3.01
Burseraceae	4	2.40
Capparidaceae	4	2.40
Compositae	4	2.40
Polygonaceae	4	2.40
Amaranthaceae	3	1.80
Anacardiaceae	3	1.80
Apocynaceae	3	1.80
Boraginaceae	3	1.80
Cucurbitaceae	3	1.80
Meliaceae	3	1.80
Nyctaginaceae	3	1.80
Total	112	67.37
Total en las muestras	166	100

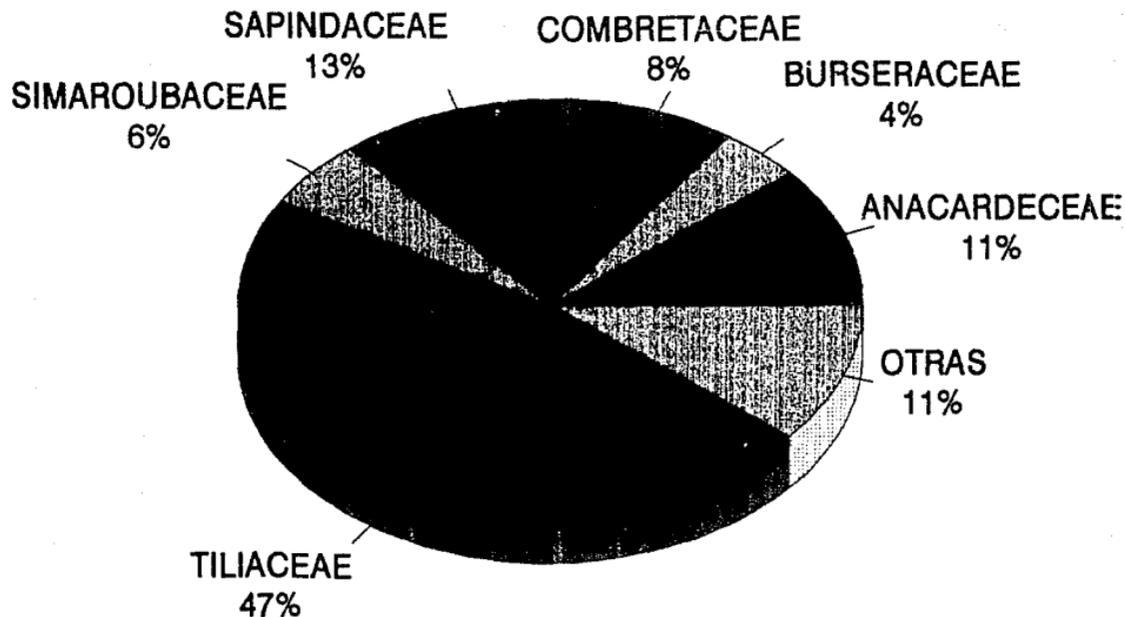


FIGURA 13. FAMILIAS DE PLANTAS CON MAYOR FRECUENCIA DE APARICION EN LAS MUESTRAS

que las familias más importantes son: Anacardiaceae, Burseraceae, Combretaceae, Sapindaceae, Simaroubaceae y Tiliaceae (fig. 12).

De las familias antes mencionadas, las que actúan como fuente de recursos poliníferos tanto por el número de especies con las que están representadas en las muestras, como por la frecuencia de aparición del taxa son: Anacardiaceae, Burseraceae y Sapindaceae.

Aunque con pocas especies (3) resalta la familia Tiliaceae en donde *Helicarpus pallidus* fue la especie más abundante en las cargas de polen estudiadas.

De acuerdo con lo que Ramalho *et al.* (1990) informan en su revisión sobre las plantas utilizadas por las abejas sin aguijón y la mielera africanizada en hábitats neotropicales, las familias Anacardiaceae, Burseraceae, Sapindaceae y Tiliaceae señaladas en este trabajo como importantes por su frecuencia de aparición, con regularidad son visitadas por las Trigonini en busca de polen, aunque cambian las especies de acuerdo a la vegetación de la zona de estudio.

Algunos de los taxa encontrados en los espectros polínicos de Chamela que no son considerados como fuentes de recursos por los autores antes mencionados, se citan en otros trabajos (Roubick, 1989) recibiendo las visitas de abejas en zonas tropicales como ocurre con las Annonaceae, Cappariaceae, Combretaceae, Flacourtiaceae, Olacaceae, Simaroubaceae y Zingophyllaceae, ésta última como proveedora de resina y látex.

Empero, no deja de ser frecuente la visita de las Trigonini a un mayor número de plantas, que las hace aparecer como visitantes de flores generalistas si se compara con la *Melipona* y la abeja africanizada. Por otra parte, el frecuentar flores poco visitadas por otras abejas parece ser una estrategia que disminuye la posibilidad de competencia con poblaciones más desarrolladas de abejas, ya que salvo algunas excepciones las abejas sin aguijón tienen colonias reducidas (Johnson y Hubbell, 1974, 1975; Hubbell y Johnson, 1978).

Si bien se tiene entre las Trigonini una tendencia hacia visitar muchos de los recursos disponibles no deja de ser claro que obtiene la mayor cantidad de alimento de unos cuantos grupos de plantas, hecho que en Chamela parece indicar una cierta selección por determinadas taxa, que sin ser los mejor representados en la región, los provee de recursos en forma satisfactoria durante periodos de tiempo prolongado.

Con base en el espectro polínico determinado en las muestras analizadas se aprecia que cuando el nicho trófico es más amplio, la utilización de las fuentes de polen tiende a ser homogénea, con más especies compartidas y mayor traslape. Mientras que cuando el nicho trófico es reducido, la utilización de los recursos es heterogénea, con menos especies compartidas propiciando un menor traslapamiento.

Las variaciones que se observan en los porcentajes relativos de muchos de los taxa identificados, se puede definir

conforme a Pianka (1981) como un nicho fundamental amplio que se traduce en la explotación de gran variedad de recursos y la utilización desigual de ellos.

Como sustentan Johnston y Hubbell (1974) entre las abejas sin aguijón se puede dar la competencia intraespecífica por lo que colonias de la misma especie tienden a realizar un pecoreo más eficiente cerca de sus nidos para escapar a la competencia, en lugar de especializarse por un recurso determinado. Por otra parte, se ha propuesto como estrategia de pecoreo para optimizar recursos que las abejas que primero descubren un recurso lo utilizan al máximo obteniendo ventaja sobre las colonias competidoras; así, al tener la fuente de alimento cerca de su nido cuenta con alta probabilidad de descubrirlo primero a un menor costo energético que las colonias vecinas. Cuando las especies están limitadas por los recursos se puede esperar que los nidos estén esparcidos con relativa uniformidad en su ambiente sufriendo un mínimo de traslapamiento en sus áreas de alimentación. Es común observar agregación entre colonias adyacentes de la misma especie cuando la fuente de alimento se localiza entre los sitios de anidación. Esta relación inversa que sugiere que la probabilidad de descubrir el alimento está en función de la distancia a la que se localice la colonia de abejas con respecto al recurso de polen, es susceptible de ser afectada por otros factores entre los que se cuenta las diferencias de tamaño de las colonias aunado a su fuerza de pecoreo.

Al observar las curvas de nicho trófico (H') y aprovechamiento de los recursos (J') para las tres colonias de *Scaptotrigona hellwegeri*, se hace evidente su desplazamiento paralelo; así, cuando se aplican pruebas de correlación a estos parámetros se tienen resultados positivos y significativos ($r=0.97$ en C_1 ; $r=0.93$ en C_2 ; $r=0.99$ en C_3); lo que indica que cuando hay mayor número de especies susceptibles de ser explotadas, la utilización de los recursos es más homogénea, mientras que al ser escasas las fuentes de polen el aprovechamiento de las mismas es desigual. Apreciaciones semejantes fueron obtenidas por Kleinert-Giovannini y Imperatriz-Fonseca (1987) al estudiar las muestras de polen y miel de las dos colonias de *Melipona marginata*.

Una forma que se ha utilizado para proporcionar una idea del grado de especificidad en el forrajeo de las abejas consideradas es comparar los valores máximos y mínimos del nicho trófico y la manera de aprovechar las fuentes de alimento. Estos parámetros se comparan con los obtenidos por otros autores en las regiones tropicales de México y de otras partes del mundo (Kleinert-Giovannini y Imperatriz-Fonseca, op cit; Medina, 1989; Ramirez, 1989; Melchor, 1991; Sosa, 1991).

En la tabla 6 se consignan estos datos, resaltando el hecho de que los valores mayores de nicho trófico corresponden a *Bombus morio*, *Apis mellifera*, *Tetragona jaty* y *Scaptotrigona hellwegeri*, lo que pone de manifiesto la amplia gama de recursos

TABLA 6 . COMPARACION DEL TAMAÑO DEL NICH O TROFICO Y LA FORMA DE UTILIZACION DE LOS RECURSOS EN MUESTRAS DE POLEN

ESPECIE DE ABEJA	H' MAX.	H' MIN.	J' MAX.	J' MIN.
<i>Bombus morio</i> *	2.69	0.66	0.89	0.43
<i>Apis mellifera</i> *	2.51	0.83	0.70	0.31
<i>Trigona spinipes</i> *	2.21	0.89	0.66	0.28
<i>Paratrigona subnuda</i> *	1.58	0.67	1.00	0.30
<i>Melipona marginata</i> *	1.52	0.22	0.66	0.09
* Kleinert-Giovanini and Imperatriz-Fonseca	1.49	0.17	0.65	0.09
<i>Nannotrigona testacei-</i> <i>cornis</i> , Medina 1989	1.89 2.01	0.23 0.00	0.90 0.83	0.33 0.00
<i>Plebeia</i> sp. Ramirez, 1989	2.01 1.86	0.22 0.47	0.77 0.71	0.16 0.02
<i>Scaptotrigona pachy-</i> <i>soma</i> , Melchor 1991	1.45 1.85	0.05 0.07	0.83 0.78	0.04 0.06
<i>Tetragona jaty</i> Sosa, 1991	1.67 2.50	0.19 0.20	0.68 0.86	0.17 0.10
<i>Scaptotrigona hellwe-</i> <i>geri</i> , Quiroz-García	C ₁ =2.25 C ₂ =2.64 C ₃ =2.02	0.23 1.09 0.23	0.65 0.70 0.58	0.10 0.33 0.08

que visitan estas abejas en busca de polen. Al relacionar este parámetro cuando alcanza su cifra más alta en la forma de utilización de las fuentes poliníferas, se determina una utilización homogénea de los mismos. Por el contrario, cuando el nicho trófico tiene su valor menor, se muestra un patrón de heterogeneidad en el uso de los recursos; como sucede con *S. hellwegeri* en febrero, cuando la colonia C₁ obtiene de *Recchia mexicana* más del 90% del polen o la colonia C₂ que en noviembre está en el mismo caso, sólo que ahora son los granos de polen de *Heliolepis pallidus* los importantes.

Al observar los datos del resto de las abejas estudiadas se denota un esquema semejante al anterior, lo que marca una tendencia hacia un pecoreo generalista.

Es de resaltar el hecho de que *S. hellwegeri* alcance valores en el tamaño del nicho trófico equiparables a los de *Bombus morio* y *Apis mellifera* reconocidos como pecoreadores eficientes que combinan diferentes estrategias, como su mayor talla que les permite desplazar a otras especies de abejas y en el caso de la segunda especie, el tamaño de la colonia y los sistemas de comunicación que dan mayor potencial para el acceso a recursos florales específicos, sin entablar tácticas agresivas (Johnson y Hubbell, 1974; Roubick, 1983; Ramalho, 1990).

En forma particular, al comparar el tamaño del nicho trófico en sus valores máximos y mínimos de *S. hellwegeri* y *S. pachysoma*, se pone de manifiesto la superioridad de la primera

en lo referente al número de especies que visita con respecto a la segunda; de modo que incluso el valor más alto del nicho trófico ($H'_{max}=1.85$) calculado para *S. pachysoma* está por abajo del obtenido para la colonia C₃ ($H'_{max}=2.02$) que corresponde al valor más reducido en esta categoría. En cuanto a los valores más bajos de este parámetro *S. pachysoma* ($H'_{min}=0.05$) reduce casi al máximo su nicho a diferencia de *S. hellwegeri* ($H'_{min}=0.23$).

Por otra parte, en lo relativo a la forma de aprovechamiento de los recursos *S. pachysoma* tiende a extremos muy marcado llenando de una forma de utilización de los recursos uniforme a otra completamente heterogenea de los mismos, hecho que no se aplica a *S. hellwegeri* que muestra una estrategia de pecoreo menos drástica. La diferencia en la forma de utilización de los recursos incide nuevamente en la riqueza florística de Chamela, que otra vez queda realizada, a diferencia de la zona en que se encuentra *S. pachysoma*, cubierta por vegetación secundaria o cultivos de café. Esta situación se marca en función de que ambas especies son colectoras de polen, de forma que no es su hábito alimentario lo que marca las diferencias en las estrategias de pecoreo.

Considerando las tres colonias de abejas estudiadas, se observan pocas variaciones en el tamaño del nicho y uniformidad de pecoreo, buscando la explicación de estas, se debe tomar en cuenta que al ser la misma especie comparte las dimensiones de

talla, el desarrollo de sistemas de comunicación y en un momento dado la agresividad que se desarrolle en la competencia por alimento, así que sólo resta explicar dichas variaciones por las diferencias en el tamaño de la población (de acuerdo con las observaciones de campo) y el tipo de vegetación en el que se encuentran.

La forma de utilización de recursos varía entre especies de abejas, para obtener la Tasa de Aprovechamiento (T.A.) de los mismos, se dividen los tipos polínicos con representatividad mayor o igual al 10% entre los tipos polínicos totales, expresándose los resultados en por ciento. De este modo se establece que *Scaptotrigona hellwegeri* tiene los siguientes valores de T.A.: en $C_1=12.2\%$; en $C_2=13.1\%$ y en $C_3=15.7\%$. En comparación con las cifras encontradas para las otras abejas se aprecia que su tasa de aprovechamiento es de las más reducidas, sólo comparable con la de *Melipona marginata* (T.A.=11.8% y 12.1%) y *Plebeia remota* (T.A.=10.9%) especies que con la estudiada tienen el diagrama polínico con mayor número de especies en las muestras de polen. Por el contrario, *Scaptotrigona pachysoma* ostenta el valor más alto a este respecto (T.A.=70% y 56.7%) y en contraposición visita el menor número de especies en busca de polen.

Al analizar de manera integral los datos de la tabla 4, se aprecia un patrón general, en el cual a mayor número de recursos explotados corresponde una tasa de aprovechamiento menor

y por el contrario cuando las fuentes de polen disponibles son limitadas se tiene una tasa de aprovechamiento más efectiva.

En el caso concreto de las colonias estudiadas esto se pone de manifiesto de modo que la colonia C₁ en la que se registró el mayor número de tipos polínicos tiene la tasa de aprovechamiento menor y a la colonia C₃ con menor número de recursos poliníferos visitados le corresponde la mayor.

Por otra parte resulta notable la diferencia tan marcada entre *S. hellwegeri* y *S. pachysoma* en cuanto al número de fuentes de polen que explotan, no obstante pertenecer al mismo género. Esta apreciación lleva otra vez a considerar el sitio en el que se desenvuelve una y otra, para la primera especie es un ambiente con la vegetación poco perturbada, no así para la segunda cuyas colonias se establecen en zonas sumamente alteradas. Por lo anterior se evidencia que al disponer de mayor número de recursos puede seleccionarlos y establecer relaciones de diversa índole con ellos, pudiendo en ocasiones actuar como polinizadores primarios de algunos (probablemente de los que tienen una amplia representación); desempeñar el papel de polinizador potencial de otras (las que en ciertas épocas cobran importancia) o acercarse a algunas para pichar su polen. No obstante, la amplia gama de posibles interacciones planta-insecto no debe perderse de vista la importancia de las abejas en los bosques tropicales, que a diferencia de lo que acontece en los bosques templados en donde el viento es el principal agente polinizador, son las

responsables en gran medida de esta actividad. Daubenmire (1972) menciona que en Costa Rica un 96% de la polinización es entomófila. Esta situación probablemente se favorece por la alta diversidad de especies, dando como resultado un amplio espaciamiento de individuos de cada especie arbórea, propiciando de esta manera la floración en la estación seca cuando las flores pueden verse a mayor distancia por los insectos que localizan recursos para la colonia.

La importancia de los vectores de polen en la reproducción de árboles tropicales es relevante para los sistemas de entrecruzamiento. Una alta proporción de especies arbóreas son incompatibles por sí mismas o dioicas. En consecuencia, muchas de ellas dependen de los animales para que realicen la transferencia efectiva de polen (Bawa, 1974; Frankie *et al.*, 1974; Bawa *et al.*, 1985).

Este análisis, con datos cuantificables, parece realizar la importancia de conservar la vegetación original de un sitio ya que al modificar o acabar con ella, se obliga a muchos organismos a reducir notablemente su nicho trófico y a encaminarse más tarde o más temprano a su desaparición.

VIII CARACTERISTICAS MORFOLOGICAS DE LOS PRINCIPALES TIPOS
POLINICOS IDENTIFICADOS EN LAS CARGAS DE POLEN DE
Scaptotrigona hellwegeri

En este apartado se incluyen las características de los granos de polen identificados en las muestras; así como algunos datos fenológicos relativos a las plantas de que proceden.

Las descripciones e ilustraciones de los granos de polen que aparecen a continuación, se hicieron de las preparaciones palinológicas obtenidas de las cargas de polen de las abejas. La nomenclatura que se empleó es principalmente la de Erdtman (1943).

Familia ANACARDIACEAE

Astronium graveolens Jacq. (Lámina II, figs. 3 a 5)

Polen tricolporado, subtectado, esferoidal de 25(30)34 X 21(25)29 μ . P/E=1.16. Vista polar trilobada. Exina de 2 μ de grosor, con la sexina y nexina de igual espesor. Ornamentación estriada-reticulada. Colpos de 16 a 19 μ de largo X 2 a 4 μ de ancho. Índice del área polar 0.17, pequeña.

Familia BURSERACEAE

Bursera sp. (Lámina II, figs. 6 a 11)

Polen triporado a tricolporado, aspidado, subtectado, prolato-esferoidal de 19(25)32 X 17(23)29 μ . P/E=1.08. Vista polar circular. Exina de 2.5 μ de grosor, con la sexina y nexina de

igual espesor. Ornamentación estriada-reticulada. Poros circulares a elípticos de 6μ de diámetro. Colpos cuando presentes mal definidos.

Familia CAPPARIDACEAE

Forchhammeria pallida Liebm. (Lámina II, figs. 12 a 14)

Polen tricolporado, subtectado, subprolato de $26(30)33 \times 14(19)31 \mu$. P/E=1.19. Vista polar circular. Exina de 1.5 micras de grosor, con la nexina de menor espesor que la sexina. Ornamentación reticulada. Colpos de 22 a 29μ de largo \times 2.5μ de ancho. Índice del área polar 0.34, mediana.

Familia COMBRETACEAE

Combretum sp. (Lámina III, figs. 15 a 17)

Polen heterocolpado, tricolporado, tectado, esferoidal de $17(23)28 \times 17(22)25 \mu$. P/E=1.0. Vista polar hexagonal. Exina de 2μ de grosor, con la sexina y nexina de igual espesor. Ornamentación microverrugada a levemente estriada. Colpos verdaderos de 16 a 25μ de largo \times 2μ de ancho, alternando con los pseudocolpos. Poros circulares de 3.5μ de diámetro. Índice del área polar 0.16, pequeña.

Familia EUPHORBIACEAE

Croton sp. (Lámina III, figs. 18 a 20)

Polen periporado, tectado, esférico de $49(54)60 \mu$ de diámetro.

Exina de 3.6μ de grosor, con la nexina de 0.7μ de espesor. Ornamentación gemada, gemas superficialmente triangulares de 3μ de largo, en grupos de 6 a 7 formando rosetas, rodeando un área escabrosa. Poros poco visibles.

Euphorbia mcvaughii Carvajal & Loweli (Lámina III, figs. 21 a 23)
Polen tricolporado, subtectado, esferoidal de $27(33)38 \times 29(31)34 \mu$. P/E=1.0. Vista polar circular lobada. Exina de 3.2μ de grosor, con la nexina de ca. de 1μ de espesor y la sexina de 2.4μ . Ornamentación reticulada. Colpos de 22 a 30μ de largo \times 1.5μ de ancho. Colpo transverso de 3.9 a 6.5μ de largo \times 5.2 a 8.4μ de ancho. Índice del área polar 0.23, pequeña.

Familia LEGUMINOSAE

Applanesia paniculata Presl. (Lámina III, figs. 24 a 25)
Polen tricolporado, tectado, subprolato de $19(22)24 \times 15(18)23 \mu$. P/E=1.18. Vista polar circular. Exina de 1.3μ de grosor, con la nexina y sexina de igual espesor. Ornamentación psilada. Colpos de 16 a 19μ de largo \times 1.3μ de ancho. Índice del área polar 0.3, mediana.

Cassia hintonii Sandw. (Lámina III, figs. 26 y 27)
Polen tricolporado, tectado-perforado, esferoidal de $32(34)41 \times 32(35)37 \mu$. P/E=0.97. Vista polar circular a semiangular. Exina de 2.1μ de grosor, con la nexina y sexina de igual espesor. Ornamentación con patrón microrreticulado. Colpos de 26 a 35μ de largo \times 1.3μ de ancho. Índice del área polar 0.17, pequeña.

Indigofera langlassei Rydb. (Lámina IV, fig. 28)

Polen tricolporado, tectado, subprolato de 29(31)34 X 24(26)29 μ .
P/E=1.19. Vista polar semiangular. Exina de 2.0 μ de grosor, con
la nexina y sexina de igual espesor. Ornamentación psilada.
Colpos de 23 a 26 μ de largo X 1.3 μ de ancho. Índice del área
polar 0.37, mediana.

Familia MYRTACEAE

Paidium sartorianum (Berg)Ndz. (Lámina IV, figs. 29 y 30)

Polen tricolporado, tectado, oblato de 9(11)12 X 15(17)18 μ .
P/E=0.62. Vista polar angular. Exina de ca. de 1 μ de grosor, con
la nexina y sexina de igual espesor. Ornamentación psilada.
Colpos largos y delgados. Poros mal definidos. Índice del área
polar 0.38, mediana.

Familia NYCTAGINACEAE

Pisonia aculeata L. (Lámina IV, figs. 31 a 33)

Polen tricolporado, tectado, esferoidal de 32(37)42 X 31(33)35 μ .
P/E=1.12. Vista polar circular. Exina de 1.5 μ de grosor, con la
nexina de menor espesor que la sexina. Ornamentación equinada con
un patrón reticulado abajo de las espinas. Colpos de 22 a 35 μ
de largo X 1.3 μ de ancho. Índice del área polar 0.25, pequeña.

Familia SAPINDACEAE

Thouinia paucidentata Radlk. (Lámina IV, figs. 34 a 36)

Polen triporado a tetraporado, subtectado, suboblato de 15(18)20 X 22(22)27 μ . P/E=0.81. Vista polar angular y cuadrangular. Exina de 1.3 μ de grosor, con la nexina y sexina de igual espesor. Ornamentación reticulada. Poros circulares de 3.1 μ de diámetro. *Thouinidium decandrum* (Humb. & Bonpl.) Radlk. (Lámina IV, figs. 37 a 39)

Polen tricolporado, tectado, esferoidal de 15(21)25 X 18(22)25 μ . P/E=0.96. Vista polar angular a semiangular. Exina de 1.3 μ de grosor, con la nexina y sexina de igual espesor. Ornamentación pilada. Colpos de 13 a 20 μ de largo X 1.3 μ de ancho, algunas veces heteropolares, sincolpados. Poros lalongados de 4.5 μ de largo X 3.5 μ de ancho. Índice del área polar 0.35, mediana.

Familia SIMAROUBACEAE

Recchia mexicana Moc. & Sesse (Lámina V, figs. 40 a 42)

Polen tricolporado, subtectado, subprolato de 26(31)34 X 23(25)27 μ . P/E=1.24. Vista polar circular lobada. Exina de 2.1 μ de grosor, con la nexina de menor espesor que la sexina. Ornamentación reticulada. Colpos de 22 a 30 μ de largo X 1.3 μ de ancho. Poros lalongados de 4.4 micras de largo X 2.9 μ de ancho. Índice del área polar 0.24, pequeña.

Familia TILIACEAE

Helioarpus pallidus Rose (Lámina V, figs. 43 a 45)

Polen tricolporado, subtectado, prolato de 49(51)55 X 27(28)32 μ .
P/E=1.82. Vista polar poco frecuente. Exina de 2.5 μ de grosor,
con la nexina de ca. de 1 μ de espesor y la sexina de 1.5.
Ornamentación reticulada. Colpos de 33 a 38 μ de largo X 1.5 μ
de ancho. Colpos transversales de 4.5 a 6 μ de largo X 3 a 4 μ
de ancho. Índice del área polar 0.85, muy grande.

Familia VERBENACEAE

Vitex mollis HBK. (Lámina V, figs. 46 a 48)

Polen tricolpado, subtectado, esferoidal de 22(23)25 X 19(22)24 μ .
P/E=0.93. Vista polar circular. Exina de 1.5 μ de grosor, con la
nexina y sexina de igual espesor. Ornamentación reticulada.
Colpos de 15 a 18 μ de largo X 3.4 μ de ancho. Índice del área
polar 0.3, mediana.

En la tabla 7 se resumen las descripciones anteriores;
además de información referente a algunas características
florales de las plantas cuyo polen fué más abundante (los datos
de tomaron de Erdtman, 1966; Standley, 1920-1926; Standley, 1958-
1976).

TABLA 7 . RESUMEN DE LAS CARACTERISTICAS DE LAS PRINCIPALES PLANTAS VISITADAS POR *Scaptotrigona heilwegeri*

CARACTERISTI- CAS DEL POLEN	<i>Apoplanesia paniculata</i>	<i>Astronium graveolens</i>	<i>Bursera</i>	<i>Cassia hintonii</i>
Forma	Subprolato	Esferoidal	Prolato- esferoidal	Esferoidal
Tamaño	19(22)24 X 15(18)23	25(30)34 X 21(25)29	19(25)32 X 17(23)29	32(34)41 X 32(35)37
Grosor de la exina	1.3 μ	2 μ	2.5 μ	2.1 μ
Aberturas	3-colporado	3-colporado	3-porado 3-colporado	Tricolpo- roidado
Ornamentación	Psilada	Estriada- reticulada	Estriada- reticulada	Psilada
CARACTERISTICAS DE LA PLANTA				
Tamaño de la flor	2 mm	5 mm	3 mm	2 cm
Color de la flor	Blanco-ama- rillento	Blanco- crema	Blanco	Amarillo
Estambres	Diez	Cinco	Seis a ocho	Diez
Forma de la flor	Papilio- nada	Orbicular	Campanu- lada	Campanu- lada
Arreglo de las flores	Racimos a paniculas	Paniculas	Racimos	Racimos a paniculas
Forma biol.	Arbol	Arbol	Arbol	Arbol
Floración	Mayo-Dic.	Marzo-Mayo	Marzo-Julio	Abril-Mayo
Néctar	Producción	Producción	Baja producción	----
Polen	----	Polinifera	Polinifera	----

TABLA 7 . CONTINUACION

CARACTERISTI- CAS DEL POLEN	<i>Combretum</i>	<i>Croton</i>	<i>Euphorbia mcvauhii</i>	<i>Forchhamme ria pallida</i>
Forma	Esferooidal	Esférico	Esferooidal	Subprolato
Tamaño	17(23)28 X 17(22)25	49(54)60	27(33)38 X 29(31)34	26(30)33 X 14(19)31
Grosor de la exina	2 μ	3.6 μ	3.2 μ	1.5 μ
Aberturas	Heterocol- pado, 3- colporado	Periporado	3-colporado	3-colporado
Ornamentación	Microverru- gada a le- vemente es- triada	Gemada	Pilada	Reticulada
CARACTERISTICAS DE LA PLANTA				
Tamaño de la flor	2.5 a 3 cm	5 mm	3 mm	2 mm
Color de la flor	Blanco-cre- ma, rojo	Blanco	Blanco	Violeta
Estambres	8 - 10	10 -16	Uno	Numerosos
Forma de la flor	Campanu- lada	Campanu- lada	Campanu- lada	----
Arreglo de las flores	Racimos	Espicado a racemoso	Cimas	Racimos
Forma biol.	Trepadora leñosa	Arbusto o árbol	Arbusto o árbol	Árbol
Floración	Dic.-Ag.	Julio-Dic.	Marzo	Nov.-Dic.
Nectar	Alta pro- ducción	Producción	----	----
Polen	Polinifera	----	----	----

TABLA 7 . CONTINUACION

CARACTERISTI CAS DEL POLEN	<i>Heliocarpus pallidus</i>	<i>Indigofera langlassei</i>	<i>Pisonia aculeata</i>	<i>Psidium sartorianum</i>
Forma	Prolato	Subprolato	Esferoidal	Oblato
Tamaño	49(51)55 X 27(28)32	29(31)34 X 24(26)29	32(37)42 X 31(33)35	9(11)12 X 15(17)18
Grosor de la exina	2.5 μ	2.0 μ	1.5 μ	1 μ
Abertura	3-colporado	3-colporo: dado	3-colpado	3-colporado
Ornametación	Reticulada	Psilada	Microequina- da	Psilada
CARACTERISTICA DE LA PLANTA				
Tamaño de la flor	5 mm	3 mm	3 mm	7-8 mm
Color de la flor	Amarillo	Rosa a morado	Amarillo	Blanco
Estambres	+ de 20	Diez	Aprox. 5	+ 100
Forma de la flor	Campanulada	Papilionada	Campanulada	Suborbicu- lar
Arreglo de las flores	Racimos a paniculas	Racimos	Cimas	Cimas
Forma biol.	Arbol	Arbusto	Trepadora leñosa	Arbusto o árbol
Floración	Nov.-Dic.	Ag.-Sept.	Enero-Sept.	Mayo-Ag.
Néctar	Poca produc- ción	----	Abundante	Baja producción
Polen	Polinifera	Polinifera	----	Polinifera

TABLA 7 . CONTINUACION

CARACTERISTICAS DEL POLEN	<i>Recchia mexicana</i>	<i>Thouinia paucidentata</i>	<i>Thouinidium decandrum</i>	<i>Vitex mollis</i>
Forma	Subprolato	Suboblato	Esferoidal	Esferoidal
Tamaño	26(31)34 X 23(25)27	15(18)20 X 22(22)27	15(21)25 X 18(22)25	22(23)25 X 19(22)24
Grosor de la exina	2.1 μ	1.3 μ	1.3 μ	1.5 μ
Aberturas	3-colporado	3-porado a 4-porado	3-colporado	3-colpado
Ornamentación	Reticulada	Reticulada	Psilada	Reticulada
CARACTERISTICAS DE LA PLANTA				
Tamaño de la flor	5-10 mm	2 mm	5 mm	1 cm
Color de la flor	Amarillo	Crema	Blanco	Lila, azul o lavanda
Estambres	----	Ocho	Seis a ocho	Cinco
Forma de la flor	----	Campanulada	Campanulada	Campanulada
Arreglo de las flores	Panicula	Racimos	Panicula	Panicula
Forma biol.	Arbol	Arbol	Arbol	Trepadora leñosa
Floración	Oct.-Feb.	Feb.-Junio	Feb.-Nov.	Todo el año
Néctar	----	Buena producción	Buena producción	Abundante
Polen	----	----	----	----

VIII.1 RELACIONES EXISTENTES ENTRE *Scaptotrigona helwegeri* Y LAS PLANTAS QUE VISITA

En este apartado, se analiza la morfología de los granos de polen identificados, restringiendo este a aquellos que se encuentran con mayor abundancia y frecuencia, así como las características de las plantas a las que pertenecen, para así buscar una relación directa entre las abejas y los taxa que visita.

Los mecanismos de polinización en las plantas, tienen un efecto decisivo en la actividad reproductiva de ellas. La diversidad en estructuras florales y mecanismos de polinización en angiospermas representa una serie de radiaciones adaptativas a diferentes vectores de polen o formas de llegar a adaptarse a el mismo vector. La polinización en muchos casos, no es efectuada por un solo agente. El origen de la especificidad floral de las plantas se relaciona con el agente dispersor de polen mas eficiente en la región en que se desarrolla. Los procesos evolutivos de modificación floral pueden ser retardados por la presencia de agentes dispersores secundarios (Frankel y Galun, 1977).

No todos los animales antofílicos son polinizadores efectivos. Los sistemas mutualistas de flores y vectores bióticos de polen están gobernados por las necesidades energéticas y estímulos del vector y por la precisión y eficiencia de transferencia de polen. Esta relación costo-beneficio en la

polinización sustenta la teoría del forrajeo óptimo (Waddington, 1983) que se fundamenta en la suposición de que los animales maximizan alguna expresión de eficiencia (generalmente se manifiesta como una ganancia calórica neta por tiempo) porque la aptitud está correlacionada positivamente con la eficiencia de forrajeo.

Por algunos estudios realizados (Bullock y Pescador, 1983) se sabe que las dimensiones de algunos caracteres morfológicos de los insectos son útiles indicadores de la ecología de forrajeo de los mismos, permitiendo de esta forma relacionarlos con las flores que explotan. Sin olvidar que el peso del organismo aumenta el costo metabólico total, propiciando el desarrollo de la capacidad de explotar una amplia gama de flores.

Entre las estructuras que se mencionan como de utilidad para relacionar a las abejas con su hospedero, se señala de interés a la longitud de las partes bucales y el tamaño del individuo (como en los abejorros, Inouye, 1980 y las mariposas, Bullock y Pescador *op cit*) para indicar los recursos que explotan dichos organismos.

Al observar los datos consignados en la tabla 7 se pone de manifiesto el siguiente patrón: *S. hellwegeri* visita flores de tamaño reducido (de las 16 especies que se consideran importantes el 87% tiene flores de magnitudes iguales o menores a los 10 mm y de estos el 69% son menores o iguales a los 5 mm)

que están de acuerdo con su talla relativamente pequeña (7-8 mm de longitud), con respecto a algunas flores grandes para ellas, tal vez el uso de su lengua larga permite el aprovechamiento de los recursos que proveen esas plantas o bien sus fuertes mandíbulas les facilitan la obtención del polen al romper las estructuras florales; sin pasar por alto que el polen puede no ser el recurso principal que obtienen de esas plantas como se aprecia con *Combretum* y *Vitex mollis*, que no obstante ser poliníferas son más importantes como productoras de néctar.

En cuanto al papel de dichos insectos como polinizadores es conocido que las características que presentan las flores adaptadas a la polinización entomófila en los bosques tropicales son comparables a las que muestran éstas en las regiones templadas (Faegri y van der Pijl, 1971) es decir flores blancas y pequeñas con un abastecimiento dado de néctar son características de los árboles visitados principalmente por abejas. También se señala que la mayor proporción de especies y biomasa de abejas tropicales son sociales y se mencionan géneros como *Apis*, *Melipona* y *Trigona*. No obstante, en el caso de especies del género *Trigona* se ha observado que al visitar algunas plantas en busca de polen destruyen las anteras (McDade, 1984) ocasionando serio daño a la flor, por lo que no se considera que actúen como polinizadores de ellas, aunado al hecho de que se acercan a plantas que ya fueron polinizadas o a aquellas que requieren para una polinización efectiva que se libere su néctar.

Entre las plantas se generan interacciones negativas como son la competencia por polinizadores, transporte de polen interespecifico y competencia por agentes dispersores de semillas; estos procesos afectan la reproducción de ellas por lo que en las comunidades vegetales se observa una tendencia a minimizar la interferencia reproductiva, que se logra en algunos casos con la disminución del traslapamiento del nicho (Armbruster y Herzig, 1984).

Este hecho se confirma con el presente estudio, ya que al observar las figuras 3 a 5 se aprecia que febrero es el mes en el que se identificó el menor número de tipos polínicos por lo que se esperaba que al reducirse los recursos, se tendría mayor coincidencia de las abejas sobre esas plantas; sin embargo, muy al contrario es en este mes cuando se encuentra el valor más bajo de traslape.

Las especies de plantas que coexisten en comunidades estables ocupan diferentes nichos de polinización. Las especies de un género que prosperan en un mismo sitio en muchos casos tienen diferentes polinizadores o su polinización ocurre a diferentes horas del día, estrategias que tal vez sigan los taxa de Chamela para poder realizar su floración sincrónica.

Se menciona la constancia floral común entre las abejas, sugiriendo que estos insectos aprenden como manipular una especie de planta en particular para hacer un pecoreo más eficiente al restringir su actividad a esas especies, definiendo la posición.

espacial de ellas. Sin embargo, en el caso de las abejas polilícticas las estrategias de forrajeo no se pueden describir adecuadamente por medio del concepto de constancia temporal simple, encontrándose que muchas abejas son inconstantes o constantes facultativas, como acontece con *Scaptotrigona hellwegeri*. Estas modificaciones en el comportamiento de pecoreo se relaciona con las diferencias en los recursos disponibles en un momento determinado, tratando de maximizar los recursos. Discriminan entre especies de flores similares solo cuando hay ventajas en hacerlo.

La interferencia reproductiva puede ocurrir entre plantas que florecen simultáneamente cuando los polinizadores no son suficientes para efectuar la polinización de todas las flores de las especies presentes. Cuando un polinizador prefiere a una especie en particular, las otras muestran tasas de polinización más bajas, o bien todas presentan una polinización efectiva baja (Armbruster y Herzig, 1984).

En el caso de la zona de estudio sólo la realización de estudios específicos sobre la polinización de las plantas identificadas en las muestras de polen analizadas permitirá determinar el papel que desempeña *Scaptotrigona hellwegeri* como polinizadora o robadora de polen. No obstante, en este trabajo se señalan interacciones abeja-planta que pueden servir como punto de inicio para esas investigaciones.

Abejas polinizadoras más efectivas para ciertas plantas parecen ser aquellas con patrones de forrajeo poliléctico-oligoléctico, en virtud de que esta estrategia de pecoreo aumenta la frecuencia de polinización cruzada (Bernhardt *et al.*, 1984).

Conforme a las características vertidas en la tabla 7 las plantas que proporcionan la mayor cantidad de polen a estos insectos tienen flores pequeñas, de colores claros predominando el blanco, olor agradable, con estambres numerosos y sus flores se arreglan en inflorescencias densas generalmente racimos, además proporcionan un abasto de néctar, polen o ambos. Si bien, de la revisión de ejemplares de herbario de cada una de las especies consideradas, se apunta una época de floración prolongada para ellas, en el caso de la estación de biología Chamela, Bullock *et al* (1990) encuentran que la mayoría de las especies en la selva baja caducifolia florecen menos de dos meses al año.

Por las características morfológicas del polen encontrado en mayor proporción en las muestras analizadas, no se aprecia una tendencia clara en este aspecto, que permita correlacionar ciertos rasgos del polen, con la preferencia de las abejas por especies de plantas particulares.

IX CONCLUSIONES

El análisis de las muestras de polen de las tres colonias de *Scaptotrigona hellwegeri*, arrojó un total de 166 tipos polínicos diferentes.

Las familias de plantas mejor representadas en las muestras estudiadas, con variaciones en orden de preferencia de una a otra colonia son: Anacardiaceae, Burseraceae, Capparidaceae, Combretaceae, Sapindaceae, Simaroubaceae y Tiliaceae.

Esta especie de abeja se señala como poliléctica ya que utiliza el polen de plantas pertenecientes a diferentes taxa; sin embargo, dependiendo de la época del año y de los recursos disponibles tiende a ser estrechamente poliléctica e incluso oligoléctica.

Aún y cuando el diagrama polínico muestra un número considerable de recursos visitados, sólo una fracción de ellos son aprovechados en forma intensiva, lo que lleva a señalar que *S. hellwegeri* no utiliza los recursos al máximo hecho que se corrobora por la tasa de aprovechamiento tan baja que tiene. La comparación de dicho valor con el de otras especies de abejas muestra la siguiente tendencia: a mayor cantidad de recursos visitados corresponde una tasa de aprovechamiento menor mientras que cuando los recursos son limitados la utilización de los mismos es más efectiva.

Del total de plantas visitadas 90% de ellas se encontró con porcentajes reducidos. Algunas de éstas (como ocurre con *Recchia mexicana* y *Apoplanesia paniculata*) con frecuencias de aparición entre 1 y 9.9% durante la mayor parte del año y sólo en uno o dos meses alcanzando valores de importancia, se establecen como recursos susceptibles de explotación. Sin olvidar que varios de los taxa poco representados corresponden a plantas que no proveen de polen a las abejas, sino que proporcionan otros recursos como es el néctar, resina, etc.

Las fuentes de alimento consideradas como importantes para esta especie por su representatividad de más del 10% son: trece para la colonia C₁; diez en la C₂ y once en la C₃. En la mayoría de los casos estas corresponden a especies leñosas, poniendo de manifiesto la importancia que el estrato arbóreo tiene en la selva mediana subperennifolia y en la selva baja caducifolia.

La especie mejor representada en las muestras de polen fue *Hellocarpus pallidus*, proporcionando amplias reservas a las colonias, mismas que aprovechan a lo largo del año y que explica su presencia en el espectro polínico aún y cuando su floración no sobrepasa a los tres meses.

De acuerdo con el análisis palinológico las familias de plantas con mayor número de especies son: Leguminosae (32), Euphorbiaceae (18), Sapindaceae (9) y Flacourtiaceae (6). No obstante, en la mayoría de los casos el polen de estos taxa tiene

un porcentaje relativo menor al 10%. En cuanto al número de especies el espectro polínico de las muestras estudiadas coincide con la diversidad de la vegetación de Chamela, Jalisco.

La mayor amplitud del nicho trófico se obtuvo de julio a septiembre. Se determinaron pequeñas variaciones en la magnitud de este parámetro en las tres colonias, que pueden adjudicarse a las diferentes condiciones que imperan en las dos comunidades vegetales en que prosperan las abejas objeto de este análisis y a las diferencias en el tamaño poblacional, más que a la talla de la abeja o a su sistema de comunicación que es igual por tratarse de la misma especie.

La forma de utilización de los recursos es desigual, sobre todo en la época seca del año y tiende a ser homogénea en la estación húmeda, esta situación se presenta en función de la calidad y cantidad de las fuentes de polen que en algunos meses propician una alta especificidad de pecoreo.

Un aspecto que se hace evidente al comparar los diagramas polínicos y la disponibilidad de recursos florísticos, es la falta de correlación entre ellos pues se observa polen de plantas que no se encuentran en floración en esa temporada, evidenciando la apertura de recipientes de alimento para aprovisionamiento larval, fenómeno que coincide con lo que ocurre en los nidos de otros melíponinos.

Se observa una correlación positiva entre el tamaño del nicho trófico (H') y la utilización de los recursos (J'), es

decir cuando el nicho trófico es amplio, *S. hellwegeri* aprovecha los recursos en forma homogénea, mientras que al reducirse este, la utilización de los recursos se vuelve heterogénea, de manera similar a la que exhiben otras especies de abejas en regiones neotropicales.

El análisis palinológico permite evidenciar la coincidencia que tienen las abejas de las tres colonias, con respecto a los taxa sobre los que inciden en busca de polen. Se encuentra que junio y agosto son los meses en que se detectan más especies de plantas comunes a las colonias. Lo que denota gran cantidad de recursos valiosos en cantidades suficientes para satisfacer las demandas de estos insectos.

Estudios más detallados sobre la dispersión, abundancia y diversidad de las especies de plantas en Chamela, serán necesarios para conocer con mayor exactitud la dinámica que impera en la zona. Así como una evaluación más detallada de los recursos que explota *S. hellwegeri* permitirá definir con mayor claridad el papel que desempeñan estos en su ciclo biológico.

Las principales plantas que frecuentan las abejas *Scaptotrigona hellwegeri* son aquellas que tienen flores pequeñas, agrupadas en inflorescencias densas expuestas fuera del follaje, de color blanco, amarillo o violeta, olor agradable, abertura amplia, con producción de néctar, polen o ambos y estambres numerosos.

X. LITERATURA CITADA

- Absy, M. L. y W. E. Kerr. 1977. Algunas plantas visitadas para obtención de polen por operarias de *Melipona seminigra merrillae* en Manaus. Acta Amazónica 7(3):309-315.
- Absy, M. L., E. B. Bezerra y W. E. Kerr. 1980. Plantas nectaríferas utilizadas por duas especies de *Melipona* da Amazonia. Acta Amazónica 10(2):271-281.
- Alvarado, J. L. y M. Delgado. 1985. Flora apícola en Uxpanapa, Veracruz, México. Biotica 10(3):257-275.
- Armbruster, S.W. y A.L. Herzig. 1984. Partitioning and sharing of pollinators by four sympatric species of *Delechia* (Euphorbiaceae) in Panama. Ann. Missouri Bot. Gard. 71(1): 1-16.
- Arreguín-Sánchez, M.L., R. Palacios-Chávez, D.L. Quiroz-García y D. Ramos-Zamora. 1986a. Morfología de los granos de polen de *Turnera* (Turneraceae) de Chamela, Jalisco, México. No. 2. Phytologia 61(3):158-160.
- Arreguín-Sánchez, M.L., R. Palacios-Chávez, D.L. Quiroz-García y D. Ramos-Zamora. 1986b. Morfología de los granos de polen de *Jacquinia* (Theophrastaceae) de Chamela, Jalisco, México. No. 3. Phytologia 61(3):161-163.
- Arreguín-Sánchez, M.L., R. Palacios-Chávez y D.L. Quiroz-García. 1991. Morfología de los granos de polen de la familia Rubiaceae de la Estación de Biología Chamela, Jalisco. Palynol. et Palaeobot. 3(1):55-79.

- Ayala, R. 1988. Abejas silvestres (Hymenoptera:Apoidea) de Chamela, Jalisco, México. Folia Entomológica Mexicana No.77:395-493.
- Ayala, R. 1992. Revisión de las abejas sin aguijón de México (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae). Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México. 67 p.
- Barth, O.M. 1970a. Análise microscópica de algumas amostras de mel. 1. Pólen dominante. An. Acad. brasil. Ciénc. 42(2): 351-366.
- Barth, O.M. 1970b. Análise microscópica de algumas amostras de mel. 2. Pólen acessório. An. Acad. brasil. Ciénc. 42(3): 571-590.
- Barth, O.M. 1970c. Análise microscópica de algumas amostras de mel. 3. Pólen isolado. An. Acad. brasil. Ciénc. 42(4): 747-772.
- Barth, O.M. 1971. Análise microscópica de algumas amostras de mel dos estados da Bahia e do ceará. Rev. Brasil. Biol. 31(4): 431-434.
- Bawa, K. S. 1974. Breeding systems of trees species of a low land tropical community. Evolution 28:85-92.
- Bawa, K.S., S.H. Bullock, D.R. Perry, R.E. Coville and M.H. Grayum. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. Amer. J. Bot. 72: 346-356.

- Bernhardt, P., J. Kenrick y R.B. Knox. 1984. Pollination Biology and the breeding system of *Acacia retinodes* (Leguminosae: Mimosoideae) Ann. Missouri Bot. Gard. 71(1):17-29.
- Bullock, S.H. y A. Pescador. 1983. Wing and proboscis dimensions in a sphingid fauna from western Mexico. Biotropica 15:292-294.
- Bullock, S.H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco and trends in the south coastal region of Mexico. Arch. Met. Geoph. Biocl. Ser.B. 36:297-316.
- Bullock, S.H. y J.A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. Biotropica 22(1):22-35.
- Bullock, S.H., R. Ayala, G. Rodríguez-González, R. Palacios Chávez, D. Ramos-Zamora, D.L. Quiroz-García y M.L. Arreguín-Sánchez. 1991. Nest provision and pollen foraging in three mexican species of solitary bees (Hymenoptera:Apoidea). Pan Pacific Entomologist 67(3): 171-176.
- Cody, M.L. 1974. Competition and the structure of bird communities. New Jersey. Princeton Univ. Press. 318 pp.
- Cházaro, B.M.J. 1982. Flora apícola de la zona cafetalera de Cotepec, Ver. In: Jiménez-Avila, E. y Gómez-Pompa, A. (eds.). Estudios ecológicos en el agrosistema cafetalero. INIREB-CECSA, México, D.F. pp. 95-102.

- Daubenmire, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduo forest in northwestern Costa Rica. *J. Ecol.* 60:147-170.
- Engel, M.S. y F. Dingemans-Bakels. 1980. Nectar and pollen resources for stingless bees (Meliponinae, Hymenoptera) in Surinam (South America). *Apidologie* 11(4):341-350.
- Erdtman, G. 1943. An introduction to pollen analysis. The Ronalds Press Co. New York. 239 p.
- Erdtman, G. 1966. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Pafner Publishing Co. New York. 553 pp.
- Faegri, K. y L. van der Pijl. 1971. The principles of pollination ecology. Pergamon Press. 2a. ed. Braunschweig 291 p.
- Frankel, R. y E. Galun. 1977. Pollination mechanisms, reproduction and plant breeding. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York. 281 p.
- Frankie, G.W., H.G. Baker y P.A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62(3):881-919.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. 2a. ed. México. 246 p.
- Gentry, A.H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evol. Biol.* 15:1-84.

- Guzmán, A.A. 1960. La fotogeología aplicada a la explotación minera y estudios fotogeológicos de Barra de Navidad-Autlan, Edo. de Jalisco. Tesis. Fac. Ingeniería, UNAM. 102 p.
- Heithaus, E.R. 1974. On the role of plant-pollinator interactions in determining community structure. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61:675-691.
- Hubbell, S.P. y L.K. Johnston. 1978. Comparative foraging behavior of six stingless bees exploiting a standardized resource. *Ecology* 59:1123-1136.
- Hubbell, S.P. 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203:1299-1309.
- INEGI. 1980a. Cuaderno de información para la planeación del estado de Jalisco. Aguascalientes, Ags. 466 p.
- INEGI. 1990b. Jalisco en síntesis. Aguascalientes, Ags. 57 pp.
- Inouye, D.W. 1980. The effect of proboscis length and corolla tube lengths on patterns and rates of flower visitation by bumblebees. *Oecologia* 45:197-201.
- Johnson, L.K. y S.P. Hubbell. 1974. Agression and competition among stingless bees: field studies. *Ecology* 55:120-127.
- Johnson, L.K. y S.P. Hubbell. 1975. Contrasting foraging strategies and coexistence of two bee species on a single resource. *Ecology* 56:1398-1406.
- Kleinert-Giovannini, A. y V.L. Imperatriz-Fonseca. 1987. Aspects of the trophic niche of *Melipona marginata marginata* Lepetelier (Apidae, Meliponinae). *Apidologie* 18(1):69-100.

- Lieux, M.H. 1972. A melissopalynological study of 54 Louisiana (U.S.A.) HONEYS. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 13:95-124.
- Lieux, M.H. 1975. Dominant pollen types recovered from commercial Louisiana honeys. *Economic Botany* 29:87-96.
- Lieux, M.H. 1977. Secondary pollen types characteristic of Louisiana honeys. *Economic Botany* 31(2):111-119.
- Lieux, M.H. 1978. Minor honeybee plants of Louisiana indicated by pollen analysis. *Economic Botany* 32(4):418-432.
- Lieux, M.H. 1980. Acetolysis applied to microscopical honey analysis. *Grana* 19:57-61.
- Lieux, M.H. 1981. An analysis of Mississippi (U.S.A.) honey: pollen, color and moisture. *Apidologie* 12(2):137-153.
- López, R.E. 1981. *Geología de México*. Tomo III 2a. ed. 445 pp.
- Lott, E.J. 1985. *Listado florístico de México III*. La Estación de Biología Chamela, Jalisco. Inst. Biol. UNAM, México. 47 p.
- Lott, E.J., S.H. Bullock y J.A. Solís-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests in coastal Jalisco. *Biotropica* 19:228-235.
- Louveaux, J. et A. Maurizio. 1963. *Commission internationale de botanique apicole (U.I.S.B.) Ann. Abeille* 6(1):75-76.
- Martínez-Yrizar, A. y J. Sarukhán. 1993. Cambios estacionales del mantillo en el suelo de un bosque tropical caducifolio y uno subcaducifolio en Chamela, Jalisco, México. *Acta Botánica Mexicana* 21:1-6.

- McDade, L.A. 1984. Systematics and reproductive biology of the central american species of the *Aphelandra pulcherrima* complex (Acanthaceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 71:104-165.
- Medina, C.M. 1989. Explotación de recursos florales por *Nannotrigona testaceicornis* (Apidae) en dos zonas con diferente altitud y vegetación en el Soconusco, Chiapas. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México. 125 p.
- Medina, C.M. 1992. Contribución al conocimiento de algunos aspectos ecológicos en relación a la flora apícola explotada por abejas europeas (*Apis mellifera ligustica* Spinola), abejas africanizadas (*Apis mellifera scutellata* Lepetellier) e híbridos en el Soconusco, Chiapas. Tesis de Maestría de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México. 154 p.
- Melchor, S.M.J.E. 1991. Explotación de recursos florales por *Scaptotrigona pachysoma* en dos zonas con diferente altitud y vegetación en el Soconusco, Chiapas. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México. 231 p.
- Michener, C.D. 1974. The social behavior of the bees. Cambridge, Mass. Harvard Univ. Press. 404 p.
- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Boletín de la Sociedad Botánica de México. No. 28:29-179.

- Moure, S.J. 1961. Notas sobre Meliponinae. *Dusenía* 2(1):25-70.
- Opler, P.A., G.W. Frankie y H.G. Baker. 1980. Comparative phenological studies of shrubs and treelets in wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 68:167-186.
- Ordetx, G.S., J.A. Zozaya R. y W.F. Millan. 1972. Estudio de la flora apícola nacional. 95 pp.
- Palacios-Chávez, R., D.L. Quiroz-García, D. Ramos-Zamora y M.L. Arreguín-Sánchez. 1986a. Flora polínica del bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco, México. Presentación. *Phytologia* 61(3):147-149.
- Palacios-Chávez, R., M.L. Arreguín-Sánchez, D.L. Quiroz-García y D. Ramos-Zamora. 1986b. Morfología de los granos de polen del género *Erythroxyllum* (Erythroxylaceae) de Chamela, Jalisco. No.1. *Phytologia* 61(3):150-157.
- Palacios-Chávez, R., M.L. Arreguín-Sánchez, D.L. Quiroz-García y D. Ramos-Zamora. 1989. Flora polínica de Chamela, Jalisco (Familias Achatocarpaceae, Basellaceae, Caricaceae, Chrysobalanaceae, Julianaceae, Moringaceae, Opiliaceae, Plumbaginaceae y Simaroubaceae). *Acta Botánica Mexicana* 7:21-31.
- Palacios-Chávez, R., M.L. Arreguín-Sánchez y D.L. Quiroz-García. 1990a. Flora polínica de Chamela, Jalisco (Familias Alismaceae, Anacardiaceae, Begoniaceae, Bixaceae, Cochlospermaceae, Hernandiaceae y Polygalaceae). Cuaderno de Trabajo, INAH, México 42:95-112.

- Palacios-Chávez, R., M.L. Arreguín-Sánchez y D.L. Quiroz-García. 1990b. Morfología de los granos de polen de la familia Sterculiaceae de la Estación de Biología Chamela, Jalisco. *Palynol. et Palaeobot.* 2(1):63-82.
- Palacios-Chávez, R., M.L. Arreguín-Sánchez y D.L. Quiroz-García. 1992. Polen de la familia Agavaceae de la Estación de Biología Chamela, Jalisco. *Cact. Suc. Mex.* 37(4):87-92.
- Planka, R.E. 1981. Competition and niche theory. In: *Theoretical ecology principles and applications*. Ed. R.M. May 2a. ed. Blackwell Scientific Publications. 167-196.
- Quiroz-García, D.L., R. Palacios-Chávez, M.L. Arreguín-Sánchez y D. Ramos-Zamora. 1990a. Morfología de los granos de polen de las Loranthaceae de Chamela. *Cactaceas y Suculentas Mexicanas* 35(1):19-24.
- Quiroz-García, D.L., M.L. Arreguín-Sánchez y R. Palacios-Chávez. 1990b. Morfología de los granos de polen de la familia Phytolaccaceae de Chamela, Jalisco. Cuaderno de trabajo, INAH, México. 42:133-143.
- Ramalho, M., V.L. Imperatriz-Fonseca, A. Kleinert-Giovannini y M. Cortopassi-Laurino. 1985. Exploitation of floral resources by *Plebeia remota* Holmberg (Apidae, Meliponinae). *Apidologie* 16(3):307-330.
- Ramalho, M. y A. Kleinert-Giovannini. 1986. Some aspects of the utilization of pollen analysis in ecological research. *Apidologie* 17(2):159-174.

- Ramalho, M. 1990. Foraging by stingless bees of the genus *Scaptotrigona* (Apidae, Meliponinae). *Journal of Apicultural Research* 29(2):61-67.
- Ramalho, M., A. Kleinert-Giovannini y L. Imperatriz-Fonseca. 1990. Important bee plants for stingless bees (*Melipona* and *Trigonini*) and africanized honey bees (*Apis mellifera*) in neotropical habitats: a review. *Apidologie* 21:469-488.
- Ramírez, A.E. 1989. Explotación de recursos florales por *Plebeia* sp. (Apidae) en dos zonas con diferente altitud y vegetación en el Soconusco, Chiapas. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México. 159 p.
- Roldan-Ramos, L. 1985. Flora melífera de la zona de Tixcacaltuyub, Yucatán. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México. 95 p.
- Roubik, D.W. 1979. Nest and colony characteristics of stingless bees from French Guiana. *Journal of the Kansas Entomological Society* 52(3):443-470.
- Roubik, D.W. y M. Aluja. 1983. Flight ranges of *Melipona* and *Trigona* in tropical forest. *Journal of the Kansas Entomological Society* 56(2):217-222.
- Roubik, D.W., J.E. Moreno, C. Vergara y D. Wittmann. 1986. Sporadic food competition with the African honey bee: projected impact on neotropical social bees. *Journal of Tropical Ecology* 2:97-111.

- Roubik, D.W. 1989. Ecology and natural history of tropical bees: Cambridge University Press, Cambridge, New York. 514 p.
- Rzedowski, J. 1962. Contribuciones a la fitogeografía florística e histórica de México. I. Algunas consideraciones acerca del elemento endémico en la flora mexicana. Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana 27:52-65.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa, México. 432 p.
- Rzedowski, J. y R. McVaugh. 1966. La vegetación de Nueva Galicia. Contr. Univ. Mich. Herb. 9:1-123.
- Schoener, T.W. 1968. The anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. Ecology 49(4):704-726.
- Schwarz, H.F. 1948. Stingless bees (Meliponidae) of the western hemisphere. Bull. amer. Mus. nat. Hist. 90:1-546.
- Sharma, M. 1970. An analysis of pollen loads of honey bees from Kangra, India. Grana 10:35-42.
- Solis, V.J. 1961. Bosquejo geológico general de una parte de los estados de Jalisco y Colima. Tesis profesional. Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 75 p.
- Sosa, N.M.S. 1991. Explotación de recursos florales por *Tetragona jaty* en dos zonas con diferente altitud y vegetación en el Soconusco, Chiapas. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México. 99 p.

- Souza-Novelo, M., V. Suárez-Molina y A. Barrera-Vázquez. 1981. Plantas melíferas y políníferas que viven en Yucatán. Fondo Editorial de Yucatán. Mérida, Yucatán. 70 p.
- Standley, P.C. 1920-1926. Trees and shrubs of Mexico. Contr. U.S. Nat. Herb. 23:1-1721.
- Standley, P.C. 1958-1976. Flora de Guatemala. Fieldiana:Botany 24 (Parts I-XII).
- Villanueva, R. 1984. Plantas de importancia apícola en el ejido de Plan del Río, Veracruz, México. Biotica 9(3):279-340.
- Waddington, K.D. 1983. Foraging behavior of pollinators. In: L. Real (ed) Pollination Biology. Academic Press, Inc. Orlando, Florida. 213-239 p.
- Wille, A. 1979. Phylogeny and relationships among the genera and subgenera of the stingless bees (Meliponinae) of the world. Rev. Biol. Trop. 27(2):217-221.
- Wille, A. y C.D. Michener. 1973. The nest architecture of stingless bees with special reference to those of Costa Rica (Hymenoptera:Apidae). Rev. Biol. Trop. 21 suppl.

XI LAMINAS

LAMINA I

1. Vista general de la vegetación que predomina en el Área en la que está comprendida la estación de Biología Chamela, Jalisco. Se trata de una selva baja caducifolia.
2. Abeja *Scaptotrigona hellwegeri* de la colección del museo de la estación de Biología Chamela, Jalisco.



1



2

LAMINA I

LAMINA II

3. Polen de *Astronium graveolens*. Vista ecuatorial en donde se muestra el grosor de la exina y dos colpos. 1575 X
4. Polen de *Astronium graveolens*. Vista ecuatorial superficial, se aprecia la endoapertura. 1575 X
5. Polen de *Astronium graveolens*. Vista ecuatorial en donde se observa la ornamentación estriado-reticulada. 1575 X
6. Polen de *Bursera arborea*. Vista ecuatorial, sección óptica. 1575 X
7. Polen de *Bursera arborea*. Vista ecuatorial mostrando la ornamentación estriado-reticulada. 1575 X
8. Polen de *Bursera arborea*. Vista polar en donde se observa el grosor de la exina y los poros aspidados. 1575 X
9. Polen de *Bursera heterestes*. Vista ecuatorial mostrando el contorno del grano. 1575 X
10. Polen de *Bursera heterestes*. Vista ecuatorial, se aprecia la ornamentación levemente estriada. 1575 X
11. Polen de *Bursera heterestes*. Vista ecuatorial se observa una de las aberturas. 1575 X
12. Polen de *Forchhammeria pallida*. Vista ecuatorial mostrando el grosor de la exina. 1575 X
13. Polen de *Forchhammeria pallida*. Vista ecuatorial en donde se observa la ornamentación reticulada. 1575 X
14. Polen de *Forchhammeria pallida*. Vista polar, se aprecia el apocolpio. 1575 X



3



4



5



6



7



8



9



10



11



12



13



14

LAMINA II

LAMINA III

15. Polen de *Combretum sp.* Vista ecuatorial en donde se muestran los colpos verdaderos alternando con los pseudocolpos. 1575 X
16. Polen de *Combretum sp.* Vista ecuatorial, se aprecian las aberturas. 1575 X
17. Polen de *Combretum sp.* Vista polar se observa el contorno hexalobado. 1575 X
18. Polen de *Croton sp.* Vista general, se aprecia el contorno del grano. 1575 X
19. Polen de *Croton sp.* Acercamiento superficial en donde se muestran zonas en donde las gemas se han perdido. 1575 X
20. Polen de *Croton sp.* Detalle de la exina, se observa el contorno de las gemas. Acercamiento superficial en donde se muestra la disposición de las gemas en grupos. 1575 X
21. Polen de *Euphorbia mcvaughii*. Vista ecuatorial, se aprecia la ornamentación reticulada y una de las aberturas. 1575 X
22. Polen de *Euphorbia mcvaughii*. Vista polar mostrando el grosor de la exina. 1575 X
23. Polen de *Euphorbia mcvaughii*. Vista polar en donde se observa el apocolpio y la ornamentación reticulada. 1575 X
24. Polen de *Apoplanesia paniculata*. Vista ecuatorial en donde se aprecia el grosor de la exina. 1575 X
25. Polen de *Apoplanesia paniculata*. Vista polar, sección óptica. 1575 X

26. Polen de *Cassia hintonii*. Vista ecuatorial mostrando la
estratificación de la exina. 1575 X

27. Polen de *Cassia hintonii*. Vista ecuatorial en donde se
observan dos de sus aberturas. 1575 X



15



16



17



18



19



20



21



22



23



24



25



26



27

LAMINA III

LAMINA IV

28. Polen de *Indigofera langlassei*. Vista ecuatorial, mostrando el grosor de la exina. 1575 X
29. Polen de *Psidium sartorianum*. Vista ecuatorial en donde se observa el contorno del grano de polen. 1575 X
30. Polen de *Psidium sartorianum*. Vista polar angular. 1575 X
31. Polen de *Pisonia sartorianum*. Vista ecuatorial que muestra el grosor de la exina y dos de los colpos. 1575 X
32. Polen de *Pisonia aculeata*. Vista ecuatorial en donde se aprecia la ornamentación microequinada. 1575 X
33. Polen de *Pisonia aculeata*. Vista polar en donde se observa la ornamentación microequinada. 1575 X
34. Polen de *Thouinia paucidentata*. Vista ecuatorial mostrando la forma oblata del grano. 1575 X
35. Polen de *Thouinia paucidentata*. Vista polar en donde se aprecia la exina. 1575 X
36. Polen de *Thouinia paucidentata*. Vista polar en donde se observa la ornamentación reticulada. 1575 X
37. Polen de *Thouinidium decandrum*. Vista ecuatorial, mostrando las aberturas. 1575 X
38. Polen de *Thouinidium decandrum*. Vista polar, se aprecia la exina. 1575 X
39. Polen de *Thouinidium decandrum*. Vista polar, se observa la terminación de los colpos. 1575 X



28



29



30



31



32



33



34



35



36



37



38



39

LAMINA IV

LAMINA V

40. Polen de *Recchia mexicana*. Vista ecuatorial en donde se muestra el grosor de la exina y dos de las aberturas. 1575 X
41. Polen de *Recchia mexicana*. Vista ecuatorial en donde se aprecia la ornamentación reticulada. 1575 X
42. Polen de *Recchia mexicana*. Vista polar en donde se muestra la estratificación de la exina. 1575 X
43. Polen de *Heliocarpus pallidus*. Vista ecuatorial en donde se observan las capas de la exina y una abertura compuesta. 1575X
44. Polen de *Heliocarpus pallidus*. Vista ecuatorial mostrando la ornamentación reticulada. 1575 X
45. Polen de *Heliocarpus pallidus*. Vista polar, se observa la ornamentación reticulada. 1575 X
46. Polen de *Vitex mollis*. Vista ecuatorial, se aprecia el grosor de la exina. 1575 X
47. Polen de *Vitex mollis*. Vista ecuatorial, se muestra la ornamentación reticulada. 1575 X
48. Polen de *Vitex mollis*. Vista polar, se observan las capas de la exina. 1575 X



40



41



42



43



44



45



46



47



48

LAMINA V

APENDICE 1. LISTA DE PLANTAS IDENTIFICADAS POR MEDIO DEL
POLEN; *, PORCENTAJE DE -1%; X, PORCENTAJE DE +1%

TAXA	C ₁	C ₂	C ₃
ACHATOCARPACEAE			
<i>Achatocarpus gracilis</i>	*	*	*
AIZOACEAE			
<i>Mollugo verticillata</i>		*	
AMARANTHACEAE			
<i>Alternanthera cf. pycnantha</i>	*	*	*
<i>Amaranthus retroflexus</i>	*	*	
<i>Lagrezia monosperma</i>	*	X	*
ANACARDIACEAE			
<i>Astronium graveolens</i>	X	X	X
<i>Conocladia engleriana</i>	X		
<i>Spondias purpurea</i>	*	X	X
ANNONACEAE			
<i>Annona palmeri</i>	X		
APOCYNACEAE			
<i>Alstonia longifolia</i>			*
<i>Echites yucatanensis</i>		*	
<i>Prestonia mexicana</i>		*	
ARISTOLOCHIACEAE			
<i>Aristolochia</i>			*
BIGNONIACEAE			
<i>Arrabidaea patellifera</i>			X
<i>Cydista diversifolia</i>			*
BOMBACACEAE			
<i>Ceiba aesculifolia</i>			*
BORAGINACEAE			
<i>Cordia alliodora</i>		*	
<i>Cordia gerascanthus</i>	X		
<i>Tournefortia hirsutissima</i>		*	

TAXA	C ₁	C ₂	C ₃
BROMELIACEAE			
<i>Aechmea bracteata</i>		*	
<i>Tillandsia sp.</i>			*
BURSERACEAE			
<i>Bursera arborea</i>	X	X	X
<i>Bursera excelsa</i>	*		
<i>Bursera fagaroides</i>	*	*	X
<i>Bursera heteresthes</i>	*	*	*
CACTACEAE			
<i>Peniocereus cuixmalensis</i>		*	
<i>Stenocereus chrysocarpus</i>	*	*	
CAPPARIDACEAE			
<i>Capparis incana</i>			*
<i>Cleome hemsleyana</i>		*	
<i>Crataeva tapia</i>	*		
<i>Forchhammeria pallida</i>	X	X	X
CELASTRACEAE			
<i>Elaeodendron trichotomum</i>		X	X
CHRYSOBALANACEAE			
<i>Couepia polyandra</i>	*		
COCHLOSPERMACEAE			
<i>Cochlospermum vitifolium</i>			*
COMBRETACEAE			
<i>Combretum fruticosum</i>	X	X	X
<i>Combretum mexicanum</i>	X	X	X
COMMELINACEAE			
<i>Commelina erecta</i>	*		
<i>Tinantia longipedunculata</i>			*

TAXA	C ₁	C ₂	C ₃
COMPOSITAE			
<i>Eupatorium palmeri</i>	*		*
<i>Liabum caducifolium</i>	*	*	
<i>Tithonia rotundifolia</i>	*	*	
<i>Wedelia fertilis</i>		*	
CONVOLVULACEAE			
<i>Ipomoea wolcottiana</i>	*		*
<i>Operculina pteripes</i>			*
CUCURBITACEAE			
<i>Dieterlea fusiformis</i>			*
<i>Melothria pendula</i>	*	*	
<i>Sechiopsis tetraptera</i>	*		*
CYPERACEAE			
<i>Eleocharis sp.</i>	*		
DILLENIACEAE			
<i>Tetracera portobellensis</i>		*	
DIOSCOREACEAE			
<i>Dioscorea sp.</i>		*	
EPHEDRACEAE			
<i>Ephedra sp.</i>	*		
ERYTHROXYLACEAE			
<i>Erythroxylum havanense</i>	*		*
<i>Erythroxylum mexicanum</i>	*		
EUPHORBIACEAE			
<i>Astrocasia peltata</i>	*		
<i>Bernardia spongiosa</i>	X	X	
<i>Celaenodendron mexicanum</i>	*	*	*
<i>Chamaesyce hirta</i>	*	*	

TAXA	C ₁	C ₂	C ₃
<i>Cnidocolus spinosus</i>	*		
<i>Croton alamosanus</i>	*		
<i>Croton pseudoniveus</i>	*		
<i>Croton suberosus</i>	X	X	X
<i>Euphorbia collettioides</i>	*	X	X
<i>Euphorbia graminea</i>	*		
<i>Euphorbia heterophylla</i>	*	*	
<i>Euphorbia humayensis</i>	*		
<i>Euphorbia mcvaughii</i>	*	X	X
<i>Euphorbia cf. oaxacana</i>		X	
<i>Jatropha standleyi</i>	*		
<i>Pedilanthus calcaratus</i>	*	*	
<i>Sapium pedicellatum</i>	*	*	
<i>Sebastiania pavoniana</i>	*		
FLACOURIACEAE			
<i>Casearia arguta</i>	*		
<i>Casearia corymbosa</i>	*		*
<i>Casearia sylvestris</i>	*		
<i>Casearia tremula</i>	X	X	X
<i>Prockia crucis</i>	X	*	*
<i>Xylosma intermedium</i>	X	*	X
GRAMINEAE			*
HERNANDIACEAE			
<i>Gyrocarpus americanus</i>	*		
LEGUMINOSAE			
<i>Acacia angustissima</i>		*	
<i>Acacia cochliacantha</i>	*	X	X
<i>Acacia hindsia</i>	*		
<i>Aeschynomene amorphoides</i>	*		

TAXA	C ₁	C ₂	C ₃
<i>Apoplanesia paniculata</i>	X	X	X
<i>Bauhinia divaricata</i>	*	*	
<i>Bauhinia subrotundifolia</i>	*		*
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	*		
<i>Calliandra formosa</i>			*
<i>Cassia hintonii</i>	X	X	X
<i>Centrosema sagittatum</i>		*	*
<i>Crotalaria cajanifolia</i>	*	*	
<i>Crotalaria incana</i>	*	*	*
<i>Dalbergia congestiflora</i>	*	*	*
<i>Desmodium procumbens</i>		*	
<i>Desmodium tortuosum</i>	*		*
<i>Etadopsis polystachya</i>	*	*	X
<i>Erythrina lanata</i>	*		
<i>Gliricidia sepium</i>	X	*	*
<i>Indigofera langlassei</i>	X		
<i>Leucaena lanceolata</i>	*	X	*
<i>Lonchocarpus lanceolatus</i>		*	
<i>Lysiloma microphylla</i>		*	
<i>Mimosa arenosa</i>	*	*	
<i>Mimosa sicyocarpa</i>	*	*	
<i>Pithecellobium lanceolatum</i>		*	
<i>Pithecellobium seleri</i>		*	*
<i>Pterocarpus amphymenium</i>	*	X	*
<i>Schrankia diffusa</i>	*	*	*
<i>Senna atomaria</i>	X	X	*
<i>Senna occidentalis</i>	X	X	*
<i>Styphnolobium sp.</i>	*	*	*
<i>Tephrosia vicioides</i>	*		

TAXA	C ₁	C ₂	C ₃
LORANTHACEAE			
<i>Struthanthus quercicola</i>	*	*	
MALPIGHIACEAE			
<i>Bunchosia mevaughii</i>		*	
<i>Bunchosia palmeri</i>			*
<i>Heteropterys laurifolia</i>			*
<i>Malpighia</i> sp.			*
<i>Tetrapteryx mexicana</i>	*		
MALVACEAE			
<i>Bakeridesia bakeriana</i>		*	
MELIACEAE			
<i>Cedrela salvadorensis</i>	*		
<i>Trichilia havanensis</i>	*		*
<i>Trichilia trifolia</i>	*		
MORACEAE			
<i>Brosimum alicastrum</i>			*
MYRTACEAE			
<i>Psidium sartorianum</i>	X	X	X
NYCTAGINACEAE			
<i>Commicarpus scandens</i>		*	
<i>Guapira</i> sp.	*	*	*
<i>Pisonia aculeata</i>	X	X	X
OLACACEAE			
<i>Ximenia</i> sp.	X	X	
OPILIACEAE			
<i>Agonandra racemosa</i>		*	
PLUMBAGINACEAE			
<i>Plumbago scandens</i>	*	*	*
POLYGONACEAE			
<i>Coccoloba barbadensis</i>	X	X	X
<i>Coccoloba liebmanni</i>		*	

TAXA	C ₁	C ₂	C ₃
<i>Phyllanthus mocinianus</i>	*	*	
<i>Podopterus mexicana</i>	*	*	*
PORTULACACEAE			
<i>Portulaca pilosa</i>		*	
RHAMNACEAE			
<i>Colubrina triflora</i>			*
<i>Gouania rosei</i>			*
RUBIACEAE			
<i>Bouvardia cordifolia</i>	*		
<i>Bouvardia laevis</i>	*		
<i>Guettarda elliptica</i>		*	
<i>Guettarda macrosperma</i>	*		
<i>Randia thurberi</i>	*		
RUTACEAE			
<i>Esenbeckia berlandieri</i>	X	X	
<i>Zanthoxylum caribaeum</i>	*	*	*
SAPINDACEAE			
<i>Cardiospermum halicacabum</i>		*	*
<i>Cupania dentata</i>	*	*	*
<i>Paullinia cururu</i>	*	*	*
<i>Paullinia sessiliflora</i>	*		
<i>Paullinia tomentosa</i>	*	*	
<i>Sapindus saponaria</i>	X	X	X
<i>Serjania brachycarpa</i>		X	
<i>Thouinia paucidentata</i>	X	X	X
<i>Thounidium decandrum</i>	X	X	X
SAPOTACEAE			
<i>Sideroxylon capiri</i>		*	
SCROPHULARIACEAE			
<i>Capraria frutescens</i>	*		
<i>Stemodia durantifolia</i>	*	X	X

TAXA	C ₁	C ₂	C ₃
SIMAROUBACEAE			
<i>Recchia mexicana</i>	X	*	X
SMILACACEAE			
<i>Smilax spinosa</i>	*		
SOLANACEAE			
<i>Solanum hazenii</i>			*
STERCULIACEAE			
<i>Waltheria indica</i>			*
TILIACEAE			
<i>Heliocarpus pallidus</i>	X	X	X
<i>Triumfetta acracantha</i>	*	*	*
ULMACEAE			
<i>Celtis caudata</i>			*
<i>Celtis iguanaeus</i>			*
VERBENACEAE			
<i>Vitex mollis</i>	X	X	X
ZYGOPHYLLACEAE			
<i>Guaiacum coulteri</i>	*	X	*