

UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA

The seal of the University of San Carlos of Guatemala is a circular emblem. It features a central figure of a man in a red and white robe, likely a saint or scholar, seated on a white horse. Above him is a golden crown with a cross on top. To the left and right are golden lions rampant. The background is a light blue sky with a green hill at the bottom. The seal is surrounded by a grey border containing the Latin text "ORBIS CONSPICUA CAROLINA ACADEMIA COACTEMALENSIS INTER CETERA".

“Estacionalidad del uso del Polen de Cardamomo (*Elettaria cardamomum*) por la Apifauna (Himenoptera: Apoidea) de la Zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachúa.”

Natalia Escobedo Kenefic

Bióloga

Guatemala, noviembre 2010

UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA

The seal of the University of San Carlos of Guatemala is a circular emblem. It features a central figure of a man in a red and white robe, likely a saint or scholar, holding a book. Above him is a golden mitre. The seal is surrounded by a Latin inscription: "ORBIS CONSPICUA CAROLINA ACADEMIA COACTEMALENSIS INTER CETERA".

“Estacionalidad del uso del Polen de Cardamomo (*Elettaria cardamomum*) por la Apifauna (Himenoptera: Apoidea) de la Zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachúa.”

Informe de Tesis Presentado por

Natalia Escobedo Kenefic

Para optar al título de

Bióloga

Guatemala, noviembre 2010

JUNTA DIRECTIVA

DECANO	Dr. Óscar Manuel Cobar Pinto
SECRETARIO	Lic. Pablo Ernesto Oliva Soto
VOCAL I	Licda. Lillian Raquel Irving Antillón
VOCAL II	Licda. Liliana Vides de Urizar
VOCAL III	Lic. Luis Gálvez Sanchinelli
VOCAL IV	María Estuardo Guerra Valle
VOCAL V	Berta Alejandra Morales Mérida

DEDICATORIA

A Dios, Universo, Fuerza Creadora; por ser mi fuente de inspiración,
y a mis amados, por ser parte de esto mismo.

AGRADECIMIENTOS

Son tantos que no sé por dónde empezar...

A mi familia: mis padres Margarita y Luis Eduardo, mi hermano Emilio y mis abuelas Julia y Magdalena, por todo lo que he aprendido a su lado, de ustedes y por ustedes. Por animarme a luchar por mis sueños, por quererme tanto, por su apoyo siempre. A Edson, mi compañero de la vida, porque llenas mi vida de cosas bellas y me ayudas a encontrar mi camino, qué sería de mí sin tu paciencia y apoyo. A mi tío Jorge, que desde lejos me ha ayudado y animado, mi tío y colega Ramiro que me ayudó muchísimo a lo largo de la carrera, y a mi tío Mario por inspirarme con su entusiasmo por el conocimiento. A mis cuñadas y cuñado Daniela, Alba, Luisa y Rodolfo, así como mis suegros Carolina y Daniel; por ser también mi familia en todos los sentidos.

Al pueblo de Guatemala, por ser la razón de mi esfuerzo, y a la vez los proveedores de mi formación profesional. Trabajaré por ser digna del regalo que me han dado.

A la Universidad de San Carlos de Guatemala, por hacerme ver lo mejor de Guatemala, lo que podríamos ser, lo que ojalá lleguemos a ser algún día como país. Gracias por contribuir a mi formación como persona, no solamente como profesional. Por dar lugar a que conociera a algunas de las personas más importantes en mi vida. Gracias por darme la oportunidad de cumplir mi sueño.

A los trabajadores administrativos de la Facultad, en especial a los de la Escuela de Biología. Sandrita, Mirla, Normita y Alma, todo lo que han hecho por mí y los demás estudiantes, yendo más allá de sus obligaciones, es una lección de humanidad y deferencia que espero llevar conmigo siempre.

A mis queridos profesores y auxiliares, demás está decir que aprendí mucho de ustedes, dentro y fuera del aula. En especial a Rosel, Pedro, Charlie y Mario Véliz, quienes me contagiaron de su pasión por la enseñanza y el estudio de la vida, pero también me han dado su amistad, aprecio y su apoyo. Al Dr. Jorge Erwin, Claudio y al Dr. Juanfer (a quien también agradezco sus correcciones y su gran ayuda desde que comencé con esta tesis), trabajar con ustedes fue una experiencia formativa en mi carrera, pero lo que considero invaluable es haber podido compartir con ustedes y contar con su amistad.

Al Laboratorio de Entomología Aplicada y Parasitología, por convertirse en mi segunda familia, por hacerme una más de ustedes, por enseñarme cómo se trabaja en equipo (y en muchos otros aspectos) y a tener estándares altos de trabajo. A Anto, porque nunca dudó en ayudarme cuando lo necesité, su amistad y afecto tienen un lugar especial en mi corazón. A la Dra. Carlota, por ser una gran inspiración. A todos y todas del Lab: especialmente Nela, Eli, Laura, Xochitl, Vivi y Carlitos, todos son grandes personas y compartir con ustedes ha sido un regalo para mi vida.

A mis compañeros de estudio durante la carrera, en especial a mi grupo de promoción, porque a pesar de ser un grupo grande y heterogéneo, fue el más unido y re chilero que he conocido. Su amistad, solidaridad y sentido de compañerismo hicieron que los últimos años de la carrera fueran para mí una aventura inolvidable. Los extraño lo que no tienen idea.

A mi queridísima colmena, porque sólo ver!@s me pone una sonrisa en la cara. Máfer, Carmen, Majo, Mariele, Paty, Gaby A, Gaby Ro, y principalmente Mabel, este trabajo también es de ustedes. Gracias por su apoyo en el trabajo de campo y de laboratorio. También agradezco al Dr. Ricardo Ayala, de la UNAM, por sus ideas y consejos, que en mucho ayudaron a mejorar este trabajo.

Finalmente, pero muy especialmente, agradezco a Eunice Enríquez por asesorarme en la realización de este trabajo, pero también quien hizo posible que nuestro grupo de trabajo existiera. Eu, aprecio inmensamente tu amistad, consejos y solidaridad. Te admiro y te agradezco que me hayas incitado siempre a trabajar duro, y en especial a no conformarme y siempre buscar la mejor forma de lograr los objetivos, con ejemplos más que palabras.

Por otra parte, agradezco a la Secretaría Nacional de Ciencia y Tecnología –SENACYT- por financiar este estudio, por medio del proyecto FODECYT 017-2006.

ÍNDICE

1. RESUMEN.....	1
2. INTRODUCCIÓN.....	3
3. ANTECEDENTES	
3.1. Las abejas.....	5
3.2. El polen.....	5
3.2.1. Palinología	
3.2.2. La acetólisis	
3.2.3. Microscopía	
3.2.4. Estudio del uso del polen por las abejas	
3.2.5. Implicaciones ecológicas	
3.3. Uso del polen por las abejas.....	8
3.4. Las abejas y la polinización.....	9
3.4.1. Definición de polinización	
3.4.2. Polinización por animales	
3.4.3. Las abejas como polinizadores	
3.4.4. Importancia económica de las abejas silvestres como polinizadores	
3.5. Amenazas sobre las poblaciones de abejas.....	11
3.6. Las abejas como polinizadores del cardamomo en Guatemala.....	11
3.6.1. El cardamomo en Guatemala y en la Zona de Influencia del PNLL	
3.6.2. Implicaciones ecológicas de la relación entre el cardamomo y las abejas	
3.7. La Zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachúa.....	13
3.7.1. Jurisdicción	
3.7.2. Aspectos fisiogeográficos y ecológicos	
3.7.3. Aspectos histórico y sociocultural, y tenencia de la tierra	
3.7.4. Aprovechamiento forestal y actividades agrícolas	
3.7.5. El cardamomo como cultivo agroforestal compatible con las políticas de conservación	
3.7.6. Factores que influyen en la degradación de los ecosistemas de la Zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachúa	
3.8. Diversidad de abejas en la Zona de Influencia del PNLL.....	17
4. JUSTIFICACIÓN.....	18
5. OBJETIVOS.....	19

6. MATERIALES Y MÉTODOS	
6.1. Universo.....	20
6.1.1. Población	
6.1.2. Muestra	
6.1.3. Unidad experimental	
6.1.4. Variables a medir	
6.1.5. Espaciamiento temporal	
6.1.6. Esfuerzo de colecta	
6.1.7. Variación espacial	
6.2. Materiales y equipo.....	21
6.2.1. Colecta de especímenes	
6.2.2. Montaje, etiquetado e identificación de las abejas colectadas	
6.2.3. Elaboración de láminas fijas de polen	
6.2.4. Toma y análisis de datos de las láminas de polen	
6.3. Metodología.....	23
6.3.1. Sitios de colecta	
6.3.2. Colecta de especímenes	
6.3.3. Elaboración de láminas fijas de polen	
6.3.4. Toma de datos de las láminas de polen	
6.3.5. Montaje e identificación de las abejas	
6.3.6. Análisis de datos	
6.3.6.1. Estadística descriptiva	
6.3.6.2. Análisis de diversidad	
6.3.6.3. Curva de acumulación de especies y estimación de la riqueza	
6.3.6.4. Estadística multivariada para identificar patrones de estacionalidad	
7. RESULTADOS	
7.1. Riqueza y abundancia de los visitantes florales.....	28
7.2. Curva de acumulación de especies y estimación de la riqueza.....	29
7.3. Patrones estacionales en la riqueza y abundancia de abejas visitantes florales.....	30
7.4. Cambios bimestrales en la diversidad y composición de visitantes florales.....	31
7.5. Importancia del polen de cardamomo como recurso floral.....	34
7.6. Estacionalidad en el uso del polen.....	36

8. DISCUSIÓN DE RESULTADOS	
8.1. Riqueza y abundancia de los visitantes florales.....	41
8.2. Curva de acumulación de especies y estimación de la riqueza.....	42
8.3. Patrones estacionales en la riqueza y abundancia de abejas visitantes florales.....	43
8.4. Cambios mensuales en la diversidad y composición de visitantes florales.....	44
8.5. Importancia del cardamomo como recurso floral.....	45
8.6. Estacionalidad en el uso del polen.....	47
8.7. Relevancia de los resultados del estudio, respecto a la conservación de los remanentes boscosos dentro de la Zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachúa.....	50
9. CONCLUSIONES.....	51
10. RECOMENDACIONES.....	53
11. REFERENCIAS.....	54
12. ANEXOS.....	63

1. RESUMEN

Se realizaron colectas bimestrales de abejas (Himenoptera: Apoidea) visitantes florales del cardamomo (*Elettaria cardamomum* Maton) en plantaciones de la Zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachúa a lo largo de un año (abril 2006 a marzo 2007), con el objetivo de determinar la importancia del polen de dicha planta como recurso floral utilizado por las abejas.

Para lograr dicho objetivo, 530 especímenes de abeja fueron colectados y almacenados individualmente en viales, y luego congelados para evitar la contaminación de su carga polínica. Posteriormente fueron preparadas láminas fijas con el polen colectado por cada abeja, las cuales fueron analizadas microscópicamente. Se contó mil granos de polen en cada lámina para obtener las proporciones de polen de cardamomo en las cargas polínicas de cada especie. Se consideró que el polen es un recurso floral de importancia para las especies que presentan el 10% o más de dicho polen en su carga polínica.

Se identificó 21 especies de abejas visitantes florales del cardamomo, lo cual corresponde al 0.87 de la riqueza esperada según el estimador Chao 1. Se determinó que el polen de cardamomo es un recurso floral de importancia para 13 especies de ellas. La familia de abejas más abundante fue Apidae, incluyendo 13 especies de abejas sin aguijón (Apidae: Meliponini), seguida por la familia Halictidae.

Se realizó comparaciones de la diversidad y equidad entre los bimestres de muestreo, utilizando los índices de Shannon-Weaver (H') y Pielou (J') respectivamente. Se

encontró que los valores más altos para ambos parámetros correspondieron al bimestre junio-julio. Por medio de análisis de agrupamiento (algoritmo de grupos pareados, similitud de Morisita) y de un análisis de componentes principales PCA, se identificó patrones estacionales en el uso del polen de cardamomo por parte de las abejas y en la composición de visitantes florales.

En cuanto a la relevancia del estudio para la conservación, se propone que el cardamomo además de ser una fuente alimenticia para los polinizadores, puede servir de atrayente para ellos, lo cual significaría un beneficio tanto para la vegetación natural del sistema como para otras plantas cultivadas.

2. INTRODUCCIÓN

La polinización implica que los óvulos de las flores sean fecundados por polen producido por la misma planta o por otra de la misma especie, produciendo semillas viables (Davies 2005). La polinización por medio de animales, en especial animales silvestres nativos, es de gran importancia para los sistemas naturales y agrícolas (Klein *et al.* 2006, Fenester *et al.* 2004).

Dentro de los polinizadores silvestres se cuenta a gran parte de los insectos conocidos como abejas (Hymenoptera: Apidae). Las abejas son el grupo de animales polinizadores más importante, tanto ecológica como económicamente. La diversidad del grupo ha dado lugar a distintos grados de especialización, lo que los convierte en polinizadores altamente eficientes. (Michener 2000). Sin embargo, la pérdida de sus hábitats naturales y sitios de anidamiento, así como el uso excesivo de insecticidas, significan una amenaza constante a las poblaciones naturales de abejas (Luig *et al.* 2005, Michener 2000, Greer 1999).

Estudios realizados alrededor del mundo muestran el beneficio de conservar la diversidad de polinizadores silvestres, encontrando que el déficit de polinizadores afecta negativamente la productividad de los sistemas agrícolas, mientras que algunos cultivos como el café y el tomate, mejoran su productividad si se encuentran rodeados de parches de vegetación natural que los provean de polinizadores silvestres (Greenleaf y Kremen 2006, Ricketts *et al.* 2004). En la actualidad se comercializa algunas especies de abejas para ser utilizadas como polinizadores de cultivos de frutales, alfalfa, tomate en invernadero, entre otros (Maccagnani *et al.* 2007, Michener 2000).

En el estudio de las interacciones entre plantas y polinizadores, se incluye la determinación de la importancia de las plantas como recursos florales. Según estudios anteriores, se considera el polen de una planta como recurso de importancia para una especie de abeja si éste conforma el 10% o más de sus cargas polínicas (Quiróz y Palacios 1999). En Guatemala se ha utilizado esta técnica para determinar las principales fuentes de polen de la especie *Scaptotrigona pectoralis* en una comunidad del departamento de Quiché (Vásquez 2007).

La Ecorregión Lachúa está compuesta por el Parque Nacional Laguna Lachúa y su Zona de Amortiguamiento, incluyendo las Comunidades del Área de Influencia del PNLL. Los pobladores de dichas comunidades obtienen parte de sus ingresos económicos a partir de plantas cultivadas, tanto nativas como exóticas (Ávila 2004). Las autoridades que manejan el área promueven la implementación de sistemas agroforestales como el cardamomo (*Elettaria cardamomum*), que sean compatibles con la conservación de las áreas boscosas. Ejemplos de otros tipos de cultivos implementados en la región son el maíz (*Zea mays*), el cacao (*Theobroma cacao*) y el achiote (*Bixa orellana*) (CONAP 2003).

La meta del presente estudio fue evaluar la importancia del polen de cardamomo como recurso alimenticio para las especies de abejas silvestres de la Zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachúa, por medio del análisis de la frecuencia de visitas y de las cargas polínicas de los insectos.

3. ANTECEDENTES

3.1. Las abejas

Las abejas son insectos que pertenecen al orden Hymenoptera y a la superfamilia Apoidea. Los insectos clasificados dentro de Apoidea (abejas y avispas sphecoideas) pueden ser reconocidos por dos características principales: 1) el lóbulo pronotal posterior es distinguible por ser más bien pequeño, usualmente bien separado y por debajo de la tégula; y 2) el pronoto se extiende ventralmente en forma de un par de procesos, uno de cada lado, que circulan o casi circulan el tórax por detrás de la coxa frontal. Por su parte, las abejas se distinguen de las avispas sphecoideas por dos características estructurales: 1) presencia de pelos ramificados, frecuentemente plumosos; y 2) los basitarsos posteriores, que son más anchos que los segmentos tarsales subsiguientes (Michener 2000).

Dentro de las abejas, cerca del 10% de las especies son clasificadas como verdaderamente sociales o eusociales, las cuales consisten principalmente del género *Apis* y las especies dentro de la tribu Meliponini (Apidae). Sin embargo, los meliponinos constituyen el 55% de la abundancia de abejas del mundo. Esto se debe a que las abejas eusociales forman colonias en las que habitan miles de individuos. Estas colmenas presentan una estratificación social marcada, con castas bien definidas. (Roubik 1992).

3.2. El polen

3.2.1. Palinología

El polen es la estructura de las plantas fanerógamas que transporta a la célula reproductiva masculina (Gasparino y Cruz-Barros 2006).

La Palinología es el estudio detallado de las paredes del grano de polen, formas, aperturas y otras características (Erdman 1986). La palinología, como ciencia, ha

permitido la identificación de las plantas por medio de la descripción de las características microscópicas de los granos de polen. Esta descripción incluye las características externas (ornamentación) de la capa externa del grano de polen, llamada exina. La exina está compuesta de esporopolenina y pequeñas cantidades de polisacáridos. La esporopolenina es un compuesto sumamente estable químicamente, y resiste la acción de ácidos y bases fuertes (Gasparino y Cruz-Barros 2006). Esta característica permite que el polen pueda ser sometido al proceso de acetólisis (Erdman 1986), conservando las características morfológicas necesarias para la descripción e identificación de los granos.

Las características morfológicas principales que se utilizan para la identificación de los granos son: aberturas, estructura de la pared y unidades polínicas. Las aberturas de los granos pueden variar según su forma, las circulares se denominan poros y las elongadas se denominan colpos. La asociación de ambas formas de abertura se denomina cólporo. Los granos de polen que no presentan aberturas se denominan inaperturados (Gasparino y Cruz-Barros 2006).

La pared del polen está compuesta por la intina (capa interna de celulosa), y la exina (capa externa de esporopolenina). La exina está a su vez constituida por dos capas, la nexina (capa interna y homogénea) y la sexina (capa externa con elementos de distintas formas geométricas que forman los detalles de la estructura). En cuanto a las unidades polínicas, cuando los granos de polen se encuentran aislados se denominan mónadas, cuando se encuentran en pares (dos granos unidos) se denominan díadas, de tres granos se denominan tríadas, de cuatro granos se denominan tétradas, y cuando tienen cinco o más granos se denominan políadas (Gasparino y Cruz-Barros 2006).

En relación al estudio del polen utilizado por abejas, se encuentra la melisopalinología, la cual es la determinación del origen botánico de las mieles. Consiste en identificar el polen y otros elementos microscópicos presentes en el sedimento. Las mieles que han sido producidas principalmente a partir del néctar de una planta específica, se denominan uniflorales o monoflorales. La certificación de una miel unifloral le provee de valor agregado en el mercado, y se realiza por medio del análisis microscópico y

cuantificación de granos de polen presentes en el sedimento. Para que la miel sea considerada unifloral, al menos 45% del polen presente en la muestra debe proceder de la especie botánica que le confiere la condición (Louveaux *et al.* 1978).

3.2.2. La acetólisis y técnicas alternativas

La acetólisis es el método desarrollado por Erdman para el estudio de los granos de polen, y publicado originalmente en 1959. Este método consiste en tratar los granos con anhídrido acético (Ac_2O) y ácido sulfúrico (H_2SO_4), disolviendo la celulosa de los granos de polen sin deteriorar la exina. Este método permite observar y describir los detalles morfológicos que caracterizan cada especie polínica. Algunas familias botánicas, entre ellas la familia Zingiberaceae, a la cual pertenece el cardamomo, producen polen que no resiste los ácidos utilizados en la acetólisis. En estos casos se recomienda utilizar técnicas alternativas, como lavados de agua caliente o utilizar hidróxido de potasio (KOH) al 5 y 10% para remover la materia orgánica (Erdman 1986).

3.2.3. Microscopía

Los primeros estudios palinológicos fueron realizados por microscopía óptica (MO). En estos estudios se utilizó la acetólisis de Erdman para vaciar el contenido del grano y transparentar sus paredes. Posteriormente este método ha sido utilizado también en estudios de microscopía electrónica de transmisión (MET). La microscopía electrónica de barrido no es la herramienta de rutina para el análisis de polen, sin embargo provee detalles de la escultura que son particularmente valiosos para la palinología y que no pueden ser visualizados por MET y MO (Nieto y Carmona 2007).

3.2.4. Estudio del uso del polen por las abejas

Los estudios ecológicos sobre uso del polen por parte de las abejas, frecuentemente han utilizado conteos de granos de polen en la carga polínica de abejas presentes en colecciones. Para la identificación de las especies polínicas se utiliza láminas de polen de referencia. A partir de los datos obtenidos ha sido posible calcular índices de

diversidad y heterogeneidad, variación temporal en la diversidad de tipos polínicos colectados y principales familias botánicas representadas, entre otra información sobre el uso del polen por las abejas (P. eje. Quiroz-García *et al.* 2001, Quiroz-García y Chavez 1999). En estos estudios se consideró como recurso floral de importancia a los tipos polínicos encontrados en porcentajes iguales o mayores al 10%, como indicado en Ramalho y Kleinert-Giovannini (1986).

En Guatemala, éste método fue utilizado por Vásquez (2007) para determinar que *Scaptotrigona pectoralis* utiliza plantas de los géneros *Heliocarpus*, *Vernonia* y *Calea*, así como *Mimosa púdica* y *Psidium guajava*, como fuentes importantes de polen en Pachalúm, Quiché.

3.3. Uso del polen por las abejas

El polen es la principal fuente de proteína de la mayoría de las abejas. Es colectado y llevado al nido para ser consumido como alimento por las larvas y los adultos, en especial por las hembras que están produciendo huevos. Las abejas también utilizan polen de plantas que se polinizan por viento. Un ejemplo es el polen de maíz (*Zea mays*), que tiene un alto porcentaje de agua (hasta el 50%) y es aprovechado intensivamente por abejas de los trópicos húmedos (Roubik, 1992).

Las hembras adultas jóvenes suelen alimentarse de grandes cantidades de polen, probablemente para facilitar el crecimiento de los ovarios (en ovopositoras) o de las glándulas exócrinas (en obreras de especies eusociales), mientras que las más viejas dejan de consumirlo. El polen se pega inicialmente a las patas y cuerpo de las abejas ayudado por su textura (puede ser espinoso o pegajoso), o por cargas electrostáticas. Algunas abejas llevan el polen seco a los nidos, otras lo humedecen con néctar o aceites, para formar una masa firme que puede ser cargada en estructuras especializadas. Otras abejas que carecen de estructuras para llevar el polen de forma externa, ingieren el polen y lo regurgitan en el nido. Abejas como *Apis mellifera* (Linnaeus), que son extremadamente generalistas son llamadas poliléticas. Este nombre también se aplica

a las que colectan polen de plantas que pertenecen a grupos sin relación taxonómica. Las abejas que se especializan en el polen de un taxón en particular se denominan oligolécticas. Las abejas que colectan el polen de una sola especie de planta, aún cuando dispone de plantas taxonómicamente relacionadas, se denominan monolécticas (Michener, 2000, Roubik, 1992).

3.4. Las abejas y la polinización

3.4.1. Definición de polinización

Se conoce como polinización el proceso en el que el polen producido por una planta es llevado a una flor de la misma especie, por medio de un agente biótico (aves, mamíferos, insectos) o un agente abiótico (generalmente el viento), y da como resultado la producción de semillas viables (Davies 2005).

3.4.2. Polinización por animales

Fenster *et al.* 2004, definen síndrome de polinización como un conjunto de características florales, incluidas las recompensas, asociadas con la atracción y utilización de un grupo específico de animales como polinizadores.

La polinización por medio de animales es necesaria para la reproducción sexual de numerosas plantas silvestres y cultivadas. Klein *et al.* (2006) hace referencia al menos a 75 cultivos que incrementan su productividad gracias a la polinización por animales. Estos cultivos representan el 35% de las fuentes de alimento de la humanidad. También identificó 63 cultivos que son vulnerables a la disminución de la diversidad de polinizadores, a causa de la intensificación de los cultivos y el cambio en el uso de la tierra (Klein *et al.* 2006). Por otra parte, se ha encontrado que la depresión de las especies polinizadoras puede llevar a una depresión paralela de las especies de plantas (Biesmeijer *et al.* 2006, citado en Klein *et al.* 2006).

La importancia de los polinizadores en las etapas tempranas de sucesión vegetal sigue siendo objeto de discusión. Según Wanjiku (2006), algunos autores sugieren que los polinizadores facilitan el flujo génico entre plantas pioneras de la misma especie, mientras que otros argumentan que rara vez se da una relación lineal entre poblaciones de polinizadores y de plantas pioneras.

3.4.3. Las abejas como polinizadores

Las abejas son el grupo más importante de agentes bióticos que prestan servicios de polinización a la vegetación natural y cultivada. La mayoría de abejas polinizadoras son hembras, ya que éstas colectan polen activamente para alimentar a sus larvas. Los machos y las hembras de especies parásitas tienen un rol menor en la polinización, pues solamente transportan el polen que se adhiere a su cuerpo mientras aprovechan los recursos florales (Michener 2000).

3.4.4. Importancia económica de las abejas silvestres como polinizadores

El mantenimiento de las poblaciones silvestres de abejas es necesario para la diversidad genética que se requiere para mejorar los cultivos. Las flores de jardín, la mayoría de frutales, plantas de las que se obtiene fibras (como el algodón), y varias plantas forrajeras (como la alfalfa), son polinizadas por abejas (Kevan y Phillips 2001). La polinización por abejas colabora a evitar la depresión por endogamia en las plantas autógamias, las cuales suelen ser más productivas si son polinizadas por abejas (Michener 2000).

Investigaciones recientes de distintas partes del mundo demuestran el beneficio económico de conservar la diversidad de polinizadores silvestres. Diversos estudios demuestran que algunos productos agrícolas como el tomate o el café, mejoran su producción cuando se encuentran rodeados por parches extensos de bosques naturales, en donde habitan los polinizadores (Greenleaf y Kremen 2006, Ricketts *et al.* 2004).

Estudios realizados en EEUU durante la década de los 80' estimaron el valor de la polinización (principalmente por abejas) en entre 4.6 y 18.9 billones de dólares. La

importancia de los insectos polinizadores silvestres tiende a aumentar tras el decaimiento de las poblaciones de abejas melíferas en zonas de clima templado. En la actualidad se utiliza comercialmente como polinizadores abejas como *Osmia cornuta* (Latreille) para polinizar perales en Italia, *O. cornifrons* (Radoszkowski) para polinizar frutales en Japón, *Megachile rotundata* (Fabricius), que poliniza alfalfa, *Bombus terrestris* (Linnaeus) y otras especies de *Bombus*, como polinizadores de tomate en invernaderos (Maccagnani *et al.* 2007, Michener 2000).

3.5. Amenazas sobre las poblaciones de abejas

Los animales polinizadores dependen de los recursos provistos por sus hábitats naturales. Por ejemplo, para mantener las poblaciones de abejas nativas es necesario proveerles del hábitat de anidamiento (Greer 1999). Para las abejas eusociales de los trópicos, la conservación de los bosques tropicales es de vital importancia. Las poblaciones de abejas silvestres de muchos países han sido seriamente reducidas por actividades humanas. La destrucción de los hábitats naturales de las flores hospedadas, destrucción de los sitios de anidamiento (con mayor frecuencia el suelo) por la agricultura, construcción de carreteras y el uso excesivo de insecticidas, parecen ser los principales factores que afectan de forma adversa las poblaciones de abejas. También pueden estar afectadas por la competencia por recursos alimenticios con las abejas melíferas y por enfermedades. (Luig *et al.* 2005, Michener 2000, Greer 1999).

3.6. Las abejas como polinizadores del cardamomo en Guatemala

3.6.1. El cardamomo en Guatemala y en la Zona de Influencia del PNLL

El cardamomo (*Elettaria cardamomum* Maton) es una planta de la familia Zingiberaceae procedente de Asia, cultivada extensivamente en Guatemala. Es una especie distinta al cardamomo negro o grande *Amomum subulatum* (Zingiberaceae) que

es un cultivo agroforestal implementado en los Himalaya orientales, y que ha mostrando grandes beneficios relacionados al desarrollo sostenible (Sharma *et al.* 2007).

La Flora de Guatemala (Standley y Steyermark 1952) ya reporta el cultivo extensivo de *E. cardamomum* en Alta Verapaz desde la primera mitad del siglo XX. Según el Ministerio de Agricultura, Ganadería y Alimentación –MAGA– (2007), la producción anual de cardamomo en Guatemala durante el período entre 1996 y 2006 ha sido de 21,573 toneladas en promedio, con un crecimiento anual del 7%. El área utilizada para la producción del cardamomo durante este período fue de 53,379 hectáreas en promedio, y el 68% de la producción corresponde al departamento de Alta Verapaz. Sin embargo, por su carácter de cultivo agroforestal, la producción de cardamomo se sustenta en pequeños agricultores (MARN 2006).

El cardamomo (*Elettaria cardamomum*) es uno de los cultivos implementados en la Zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachúa (Ramsar 2004). El único estudio científico que trata la polinización del cardamomo en Guatemala es el de Lang (1982), cuya fase experimental se llevó a cabo en plantaciones del departamento de Cobán. Reporta dos especies de abejas del género *Trigona* y al menos una del género *Bombus*, como visitantes florales constantes del cardamomo. Demostró que las plantas cuyas flores estuvieron expuestas a la polinización natural, especialmente por abejas, fueron significativamente más productivas que las plantas cuyas flores fueron aisladas experimentalmente (Lang 1982).

3.6.2. Implicaciones ecológicas de la relación entre el cardamomo y las abejas

El término “aptitud ecológica” fue propuesto por Janzen (1985) como una alternativa a los argumentos sobre evolución y coevolución utilizados frecuentemente para explicar las asociaciones entre especies, con respecto a las especies que colonizan un hábitat luego de haber evolucionado en un lugar distinto y se “adaptan” fácilmente, produciendo interacciones persistentes con organismos con los que no comparten una historia evolutiva.

La productividad comercial del cardamomo, dada por la producción de semillas, está influenciada por la disponibilidad de polinizadores (Lang 1982). El éxito del cultivo de cardamomo en la Zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachúa, indica que existe disponibilidad de polinizadores eficientes para la planta, sin embargo no se conoce la naturaleza de otras interacciones relacionadas con la aptitud ecológica de la planta en la región.

3.7. La Zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachúa

3.7.1. Jurisdicción

El PNLL se localiza en el municipio de Cobán, departamento de Alta Verapaz, Guatemala. Sus coordenadas geográficas son 15° 46´ Latitud Norte y 90° 45´ Longitud oeste. Localizado entre los ríos Chixoy e Icbolay (límites norte, oeste y este) y las montañas de La Sultana (límite sur) (CONAP 2003). Se encuentra dentro de la región administrativa III, que es administrada por el Instituto Nacional de Bosques (INAB) y dirigida por el Consejo Nacional de Áreas Protegidas (CONAP 2003), según lo establecido por la ley (Ramsar 2004).

3.7.2. Aspectos fisiogeográficos y ecológicos

La Zona de Influencia del PNLL se encuentra dentro de las tierras bajas del Norte de Guatemala. Pertenece al Cinturón Plegado del Lacandón, una región kárstica originada en el Cretácico superior. Es parte de un cinturón de selva lluviosa verdadera (precipitaciones mayores a 2,500 mm). El parque es un remanente de aproximadamente 14,000 ha que representa un fragmento relativamente grande de la selva original, su Zona de Influencia consta de 53,523 ha, de las cuales más de 500 corresponden a poblaciones humanas (CONAP 2003). Aunque el estado de fragmentación en que se encuentran sus alrededores lo ha colocado en una situación de aislamiento, su importancia para la vida silvestre es considerable. Por ejemplo, alberga a una quinta parte de las especies de mamíferos silvestres de Guatemala, incluyendo al jaguar

(*Panthera onca*), el puma (*Puma concolor*), el ocelote (*Leopardus pardalis*) y el tapir (*Tapirus bairdii*) y el mono saraguate (*Alouatta pigra*), y se conoce aproximadamente 35 especies de peces en el sistema hidrológico formado por ríos y la laguna Lachuá, que forman parte de la cuenca del río Usumacinta, una de las regiones de mayor precipitación y endemismo ictiológico de toda Mesoamérica (García 2006, Hermes 2004; Granados 2001).

En los alrededores del parque domina una matriz de pastizales en la que se encuentran algunos remanentes de selva. En cuanto al uso de la tierra, se reconocen al menos 8 tipos de vegetación. Los más relevantes son: (1) milpa: complejo de cultivos de maíz, calabaza, arroz, chile, sandía y piña; (2) guamil I: de 0 a 2.9 años, caracterizado por herbáceas y arbustos de uno a tres metros de altura; (3) guamil II: de 3 a 3.9 años, con árboles pioneros como *Cecropia spp.* y arbustos de 4 a 6 metros de altura; (4) guamil III: con vegetación entre 6 y 15 años, dominado por árboles de más de 6 metros y con diámetros pequeños; (5) Potrero: dominado por gramíneas y árboles aislados; (6) bosque con cardamomo: sistema agroforestal con árboles maduros que proporcionan sombra al cultivo de cardamomo (*Elletaria cardamomum*); (7) bosque latifoliado: con todos los estratos propios del bosque maduro (Ávila 2004).

3.7.3. Aspectos histórico y sociocultural y tenencia de la tierra

Las poblaciones humanas del área comenzaron en la década de 1950 con familias originarias de Cobán que se ubicaron en las comunidades de Roq-Ha', Purib'al y Salacuim (Monzón 1999). En la década de 1960 se declaró Zona de Desarrollo Agrario y recibió apoyo de la Iglesia Católica. En los años 80 la región fue duramente golpeada por las campañas contrainsurgentes aplicadas en el municipio de Cobán (Wilson 1995). A partir de esas fechas, la regularización de la tenencia de la tierra se ha visto complicada por el conflicto armado interno, ya que parte de la población fue desplazada y también obligada a colonizar áreas selváticas. En los años 90 empezó a darse problemas por ocupaciones de terrenos enguamilados que se encontraban bajo control de otras personas. Actualmente sólo algunas de las comunidades tienen títulos de propiedad, mientras que el resto se reconocen localmente como patrimonios agrarios

colectivos. Se espera que las autoridades encargadas sobre los derechos de propiedad de tierra como el INTA, MAGA-INTA y la entidad sucesora, el Fondo de Tierras, ejerzan un reordenamiento territorial que conlleve a una repartición más justa y equitativa de la tierra. (Ramsar 2004, CONAP 2003).

En la actualidad, la Zona de Influencia del PNLL está habitada por unos 12,500 habitantes dentro de 44 comunidades, siendo predominante la etnia Q'eqchi' (CONAP 2003).

3.7.4. Aprovechamiento forestal y actividades agrícolas

En la actualidad se desarrolla un programa de incentivos forestales promovido por el Instituto Nacional de Bosques –INAB–. Existe un sistema agroforestal de cardamomo con sombra mantenido por los campesinos, el cual se ve amenazado por la baja en los precios del cardamomo. Existe también un aprovechamiento de recursos maderables (Ramsar 2004).

La producción agrícola local incluye cultivos de maíz (*Zea mays*), frijol (*Phaseolus vulgaris*), arroz (*Oriza sativa*) y cacao (*Theobroma cacao*). El sistema agroforestal emplea especies como el cardamomo (*Elletaria cardamomum*), el tamarindo (*Dialium guianensis*), canxán (*Terminalia amazonia*), tem (*Croton* sp.) y San Juan (*Vochysia hondurensis*), varias de éstas para fines exclusivamente comerciales (Ramsar 2004, CONAP 2003).

3.7.5. El cardamomo como cultivo agroforestal compatible con las políticas de conservación

Según Ávila (2004), El sistema del Área de Influencia del PNLL, consta de 8 clases vegetales que conforman un paisaje heterogéneo. Dentro de dichas clases, el bosque con plantación de cardamomo es la segunda en cuanto a mayor riqueza y diversidad florística, con presencia de 58 géneros, 12 menos que el bosque puro. También es la segunda clase vegetal, después del bosque en cuanto a la riqueza de morfoespecies de hormigas obreras, y morfoespecies de macrohongos (García Polo 2007, Quezada 2005).

El bosque con cardamomo también ha sido reportado como un hábitat alternativo para parte de las especies de aves propias del bosque (Avendaño 2001), y podría ser una alternativa para de conectividad entre el parque y los remanentes de bosque cercanos, necesaria para la movilidad de las tropas del mono aullador negro (*Alouatta pigra*) (Rosales 2003).

El cardamomo se convirtió en un producto altamente rentable en 1998 luego de que muchas plantaciones fueran destruidas por el huracán Mitch. Sin embargo en los últimos años los precios del cardamomo han bajado debido al aumento en la oferta, tanto por la producción nacional como por parte de otros países productores, como Colombia, Venezuela y Bolivia (González 2004).

3.7.6. Factores que influyen la degradación de los ecosistemas de la Zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachúa.

Entre los factores que amenazan la conservación de la ecorregión se encuentra la apertura de la Franja Transversal del Norte ligada a la explotación petrolera, la pobreza y aumento poblacional que pueden llevar a la escasez de trabajo y a invasiones de terrenos. La baja del precio de productos agroforestales como el cardamomo, puede provocar el cambio en el uso de la tierra hacia actividades económicas no compatibles con la conservación (Ramsar 2004). Según Monzón (1999), entre 1954 y 1996 la cobertura boscosa en la Zona de Amortiguamiento del PNLL disminuyó en 20,707 ha (493 por año). Otras amenazas identificadas son la pérdida de la cobertura forestal a causa de talas ilícitas (para fines agrícolas y para explotar los recursos maderables), contaminación del sistema hídrico, cacería y pesca ilegal, insuficiente información de los aspectos legales y los beneficios del Parque hacia las comunidades, falta de regularización en la tenencia de la tierra, falta de definición respecto a las políticas estatales respecto a la explotación petrolera en zonas aledañas al Parque, y la planificación de obras de infraestructuras que no sean monitoreadas en cuanto a su impacto sobre la Ecorregión y el Parque (Ramsar 2004).

A pesar de que las amenazas fueron identificadas hace más de diez años, las actividades que las producen han continuado. La extracción de recursos maderables en la zona hace

que los remanentes boscosos cercanos al PNLL sean cada vez más escasos, reducidos y distantes entre sí, causando pérdida en la conectividad en el sistema. La inminente realización de la carretera de la Franja Transversal del Norte ha sido fuente de controversia entre entidades gubernamentales y organizaciones ambientalistas, debido a que podría facilitar actividades que resulten en detrimento del PNLL como área protegida, y ha sido señalada por el Centro de Acción Legal Ambiental y Social – CALAS–, como una acción ilegal (Ismatul 2009, Rigalt 2010, 2009).

3.8. Diversidad de abejas en la Zona de Influencia del PNLL

Enríquez (2007) reporta la presencia de 147 especies de abejas para el PNLL y su Zona de Influencia, incluyendo 23 especies de abejas sin aguijón (Apidae: Meliponini), lo cual representa un valor de riqueza alto para el grupo. Este estudio comparó la diversidad de visitantes florales en cuatro clases vegetales de la región (Cultivo de Maíz, Guamil, Bosque con Cardamomo y Bosque) durante un año, encontrando que los tipos Cultivo de Maíz y Guamil comparten más del 50% de las especies, mientras que las clases Bosque con Cardamomo y Bosque presentaron mayor disimilitud respecto a las otras clases vegetales. También reporta los visitantes florales de varios cultivos de importancia para la región (sandía, cardamomo, nance y achiote). Se encontró mayor riqueza de visitantes florales durante la estación seca, aunque la abundancia de visitantes fue mayor en la época lluviosa.

4. JUSTIFICACIÓN

Los servicios que las abejas prestan a los sistemas naturales y agrícolas, frecuentemente son subestimados o ignorados. Estudios realizados en distintas partes del mundo revelan la importancia de las abejas nativas en la polinización, y en muchas ocasiones se ha indicado que su eficiencia es mayor que la de las abejas melíferas *Apis mellifera*, en regiones donde ha sido introducida. Este fenómeno cobra importancia aún mayor luego del decaimiento de las poblaciones de *A. mellifera* observado alrededor del mundo (Greenleaf y Kremen 2006, Ricketts *et al.* 2004, Kevan y Philips 2001).

Por otra parte, las abejas silvestres han sido recomendadas como bioindicadores en distintos ecosistemas del neotrópico, incluyendo sistemas agroforestales (Reyes-Novelo *et al.* 2009).

Según convenciones internacionales sobre polinizadores, como la “Declaración de São Paulo sobre Polinizadores” (1998), se recomienda abordar la importancia de los polinizadores para la agricultura como “un servicio de los ecosistemas provisto por la diversidad”. Entre los temas de investigación que se propone para la conservación de los polinizadores, se incluyen los estudios sobre los requerimientos y preferencias florales de los polinizadores.

Además, debe también considerarse su importancia en la conservación de los bosques tropicales, de los cuales a su vez dependen. En atención a lo anterior, el estudio de su biología y las relaciones ecológicas de las abejas es de gran utilidad (si no de vital importancia) para el sustento de las comunidades humanas de la actualidad.

5. OBJETIVOS

5.1. General

Determinar si existen cambios estacionales en el uso del polen de cardamomo (*Elettaria cardamomum*), por las especies de abeja (Apoidea) de la Zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachuá, dada la importancia de la disponibilidad de recursos florales para la apifauna del bosque húmedo tropical.

5.2. Específicos

- 5.2.1.** Determinar la riqueza y abundancia de especies de abejas visitantes de los cultivos de cardamomo en la Zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachuá, a lo largo de un año.
- 5.2.2.** Evaluar la importancia del polen de cardamomo para las abejas que son visitantes florales de los cultivos, por medio del análisis de su carga polínica.
- 5.2.3.** Identificar patrones temporales y/o estacionales en la riqueza y abundancia de abejas visitantes de los cultivos de cardamomo de la Zona de Influencia del PNLL, y en su uso del polen de cardamomo.
- 5.2.4.** Contribuir a la toma de decisiones en cuanto a la conservación de los parajes naturales en la Ecorregión Lachuá.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. Universo

6.1.1. Población. Abejas (Hymenoptera: Apidae) visitantes florales del cardamomo *Elettaria cardamomum*, en las comunidades que forman parte de la Zona de Influencia del PNLL.

6.1.2. Muestra. Abejas (Hymenoptera: Apidae) visitantes florales de cultivos de cardamomo de las comunidades de Pataté Icbolay, San Luis, San Marcos y Tzetoc, dentro del Área de Influencia del PNLL.

6.1.3. Unidad experimental. Cada una de las cargas de polen obtenidas de los insectos colectados mientras realizan visitas florales a las plantas de cardamomo.

6.1.4. Variables a medir.

6.1.4.1. Porcentaje cuantificado del polen de la planta de interés en la carga de la abeja, o la presencia y abundancia del polen obtenido del cuerpo de la abeja en el caso de que no llevara carga polínica definida.

6.1.4.2. Riqueza de especies de abejas visitantes florales del cardamomo.

6.1.4.3. Frecuencia de visitas florales al cardamomo, por cada especie de abeja.

6.1.5. Espaciamiento temporal. Colectas bimensuales, entre abril del 2006 y marzo 2007.

6.1.6. Esfuerzo de colecta. 45 minutos de colecta de insectos en cada parcela de cultivo por la mañana y 45 minutos por la tarde, consistiendo en un total de 90 minutos por transecto.

6.1.7. Variación espacial. 2 sitios de colecta, uno al norte (comunidades de San Luis, San Marcos y Tzetoc) y otro al sur (comunidad de Pataté Icbolay) del Parque Nacional Laguna Lachúa (Anexo 1).

6.2. Materiales y equipo

6.2.1. Colecta de especímenes

- Redes entomológicas
- Viales para microcentrífuga (Ependorf)
- Marcador indeleble
- Bolsas de plástico resellables (Ziploc)
- Etiquetas adhesivas o Masking-tape
- Libreta de campo
- Hielera (para mantener frescas las muestras en el campo)
- Reloj de pulsera
- Navegador satelital (GPS)

6.2.2. Montaje, etiquetado e identificación de las abejas colectadas

- Alfileres entomológicos
- Pinzas entomológicas
- Papel de algodón para las etiquetas
- Computadora e impresora
- Estereoscopio
- Claves taxonómicas de Apoidea

6.2.3. Elaboración de láminas de polen

- Láminas portaobjetos
- Cubreobjetos
- Mechero de alcohol
- Agujas de disección
- Etiquetas adhesivas
- Marcadores de punto fino
- Gel de glicerina (grado reactivo)
- Solución de safranina al 5%
- Toallas de papel

6.2.4. Toma y análisis de los datos de las láminas de polen

- Microscopio óptico Nokia, con objetivos de aumento 100X y 400X.
- Libreta
- Cámara digital
- Computadora

6.3. Metodología

6.3.1. Sitios de colecta

La toma de datos se realizó durante cada período bimestral de muestreo, en cultivos de cardamomo ubicados en comunidades al norte del Parque Nacional Laguna Lachúa (San Luis, San Marcos y Tzetoc), y al sur del parque (Pataté Icbolay) (Anexo 1).

6.3.2. Colecta de especímenes

La colecta de especímenes consistió en caminatas dentro de los cultivos seleccionados. El esfuerzo de colecta se definió como 90 minutos en cada cultivo, 45 minutos durante la mañana y 45 por la tarde. La colecta fue manual, utilizando redes entomológicas. Se colectó solamente los individuos que se encontraban visitando las flores de cardamomo.

Cada individuo fue colocado en un vial de microcentrífuga, para evitar la contaminación de las cargas de polen, y se mantuvo en congelación hasta el procesamiento del polen.

6.3.3. Elaboración de láminas fijas de polen

Se obtuvo el polen colectado por cada espécimen de abeja, pasando por su cuerpo una pequeña cantidad de gel de glicerina. Debido a que el cardamomo es una planta de la familia Zingiberaceae, su polen es susceptible a ser destruido por el proceso de acetólisis (Ertzman 1986). Para comprobar si las muestras resistirían a dicho proceso, se realizaron ensayos con polen de cardamomo obtenido directamente de anteras, utilizando técnicas alternativas a la acetólisis (Ertzman 1986) que consisten en lavados con soluciones de KOH. No fue posible estandarizar una técnica que no destruya el polen, por lo que las muestras no fueron acetolizadas y el análisis microscópico de las muestras se realizó a partir del material fresco.

Cada muestra de polen fue colocada sobre un portaobjetos, junto a una pequeña porción de gel de glicerina. Se tiñó con solución de safranina al 5%, utilizando la punta de un palillo de dientes o de una aguja de disección. Se calentó ligeramente cada portaobjetos hasta que el gel pasó a estado líquido, luego se homogenizó la tinción y se cubrió con cubre objetos. La manipulación de las muestras se realizó con agujas de disección, las cuales se esterilizaron con el mechero antes de manipular cada muestra (Anexo 2).

6.3.4. Toma de datos de las láminas de polen

Cada lámina fue analizada utilizando un microscopio óptico. Se observó las muestras con los objetivos seco débil y seco fuerte. Se identificó el polen de cardamomo por medio de láminas de referencia elaboradas a partir de anteras colectadas directamente de las flores de cardamomo (Anexo 3). Se contó 1,000 granos por lámina y se tomó datos del número y proporción de cada tipo polínico encontrado en cada especie de abeja, según la metodología descrita en Quiroz y Palacios (1999), según la cual se considera al polen de una planta como un recurso floral de importancia (significativo) si consiste en el 10% o más de la carga polínica.

6.3.5. Montaje e identificación de las abejas

Cada espécimen de abeja fue montado en alfileres entomológicos, identificado utilizando claves taxonómicas para el grupo (Michener 2000, Ayala 1999) etiquetado, y colocado en cajas de cartón de tamaño estándar para cajones de madera especiales para colecciones entomológicas.

6.3.6. Análisis de datos

6.3.6.1. Estadística descriptiva

Se elaboró gráficas de barras combinadas con gráficas de líneas, para presentar la riqueza y abundancia de visitantes florales, y la riqueza y abundancia de especies de abeja que presentaron cantidades significativas (10% o más) de polen de cardamomo dentro de su carga polínica. La presencia de los individuos por especie en cada período de colecta, así como las proporciones de polen de cardamomo encontradas en cada especie de abeja, se presenta en cuadros.

6.3.6.2. Análisis de diversidad

Para calcular la variación temporal de la diversidad de visitantes florales de los cultivos de interés, se calculó el índice Shannon-Weaver (H') de la forma siguiente:

$$H' = \sum_{i=1}^n p_i (\ln p_i)$$

donde p_i es proporción de cada especie de abeja colectada en los cultivos y \ln es el logaritmo natural.

Para presentar el cambio temporal en la equidad se calculó el índice de equidad de Pielou (J'), calculado de la forma siguiente:

$$J' = H' / \ln N$$

donde N es el número de taxa presente en la muestra (Krebs 1999).

6.3.6.3. Curva de acumulación de especies y estimación de la riqueza

Se realizó una curva de acumulación de especies utilizando rarefacción clásica con base en el individuo, llamada también curva de Coleman para datos de abundancia con base en la muestra (Gotelli y Colwell 2001).

Para estimar la riqueza de abejas visitantes florales del cardamomo se utilizó los estimadores Chao 1 y Chao 2. Estos algoritmos no paramétricos están basados en el método “bootstrap” y obtienen sus intervalos de confianza con base en el propio estimador (Chao 1984). El estimador Chao 1 se basa únicamente en datos de presencia y ausencia, mientras que el indicador Chao 2 toma en cuenta las abundancias y por lo tanto es sensible a la presencia de especies raras. Se comparó ambas estimaciones tomando en cuenta sus características.

Para determinar si el esfuerzo de colecta fue suficiente para representar la riqueza de especies visitantes de los cultivos, se utilizó como indicador la relación entre los valores de riqueza obtenida y el valor estimado, de la forma siguiente:

Proporción de Riqueza = Riqueza total colectada / Riqueza total estimada

Tanto la curva de acumulación de especies como los estimadores de riqueza absoluta se calcularon utilizando el paquete gratuito EstimateS versión 8.2.0 (Collwel 2009).

6.3.6.4. Estadística multivariada para identificar patrones de estacionalidad

Se realizó análisis de agrupamiento entre los períodos de colecta, con el objetivo de identificar si existe patrones de estacionalidad que describan el cambio en la diversidad de abejas visitantes del cardamomo a lo largo del tiempo, así como la variación en la diversidad de abejas que utilizan el polen de cardamomo a lo largo de los cambios estacionales, sobre la base de medidas de similitud (basado en el análisis presentado por Antonini y Martins 2003).

Los análisis de agrupamiento de los bimestres de colecta, sobre la base de la composición de abejas visitantes florales del cardamomo y de la composición de

especies que presentaron cantidades significativas de cardamomo en sus cargas polínicas, se realizaron según el algoritmo de grupos pareados con la medida de similitud de Morisita. Se eligió utilizar este índice porque presenta la similitud en términos de probabilidad, y es prácticamente independiente del tamaño de la muestra (Krebs 1999), permitiendo compensar las diferencias en el tamaño de la muestra que puedan ocurrir a causa de eventualidades en las colectas.

Para dar mayor peso estadístico a la identificación de patrones de temporalidad en el uso del polen por las distintas especies de abejas, se realizó un análisis de componentes principales (PCA).

Los análisis de agrupamiento y de componentes principales, así como sus representaciones gráficas, se realizaron con el paquete estadístico gratuito PAST, versión 2.03 (2009) (Hammer *et al.* 2001).

7. RESULTADOS

7.1. Riqueza y abundancia de los visitantes florales

A lo largo de los meses de muestreo se registró un total de 22 especies de abejas visitantes florales del cardamomo en las áreas muestreadas dentro de la Zona de Influencia del PNLL. Las dos familias presentes fueron Apidae y Halictidae. Cinco de las seis tribus presentes pertenecen a la primera familia, y solamente la tribu Augochlorini pertenece a la familia Halictidae. La tribu Meliponini pertenece a la familia Halictidae. La tribu Meliponini es la más representada, tanto en especies (13) como en individuos (486), alcanzando el 88.7% del total de visitantes. La tribu Euglossini mostró 4 especies, siendo la segunda en riqueza, y la tribu Augochlorini presentó 2 especies. Cada una de las otras tribus aportó una sola especie a la riqueza observada de abejas visitantes del cardamomo (Cuadro 1).

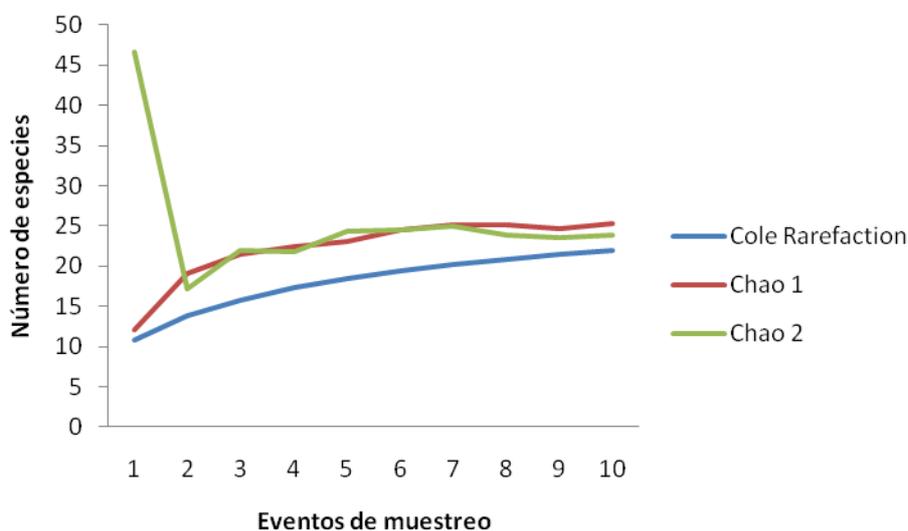


Figura 1. Curva de acumulación de especies con el método de Coleman, “Cole Rarefaction” (Gotelli y Colwell, 2001). El estimador Chao 1 da el valor estimado de riqueza absoluta (25.3), con base en las abundancias. El estimador Chao 2 da el valor esperado de riqueza absoluta (23.8), sobre la base de la incidencia de especies (Chao 1984, Chao 2005).

7.2. Curva de acumulación de especies y estimación de la riqueza

El valor de riqueza observado (22) da una relación de 0.87 respecto al calculado por el estimador Chao 1 (25.3), y de 0.92 según Chao2 (23.8). Estas relaciones sugieren que la gran mayoría de la riqueza de visitantes florales del cardamomo en la Zona de Influencia del PNLL, fue identificada durante el estudio (Figura 1).

Cuadro 1. Número de especies e individuos por tribu, proporción de cada taxón dentro del total de abejas visitantes florales del cardamomo.

Familia y Tribu Individuos/Especie*	# Especies	# Individuos	% Individuos por especie (del total)
Apidae: Apini <i>Apis mellifera</i> (Linnaeus, 1758)	1	37	7.0
Apidae: Bombini <i>Bombus (Fervidobombus) pullatus</i> (Franklin, 1913)	1	7	1.3
Apidae: Euglossini <i>Euglossa hansonii</i> (Moure, 1965) <i>Euglossa imperialis</i> (Cockerell, 1922) <i>Eulaema cingulata</i> (Fabricius, 1804) <i>Exaerete smaragdina</i> (Guerin, 1845)	4	10	1.8
Apidae: Meliponini <i>Nannotrigona perilampoides</i> (Cresson, 1878) <i>Partamona bilineata</i> (Say, 1837)	13	486	88.7

Partamona orizabaensis (Strand, 1919)
Plebeia (Plebeia) parkeri (Ayala, 1999)
Plebeia (Plebeia) pulchra (Ayala, 1999)
Plebeia (Scaura) latitarsis (Friese, 1900)
Trigona (Tetragona) dorsalis (Smith, 1854)
Trigona (Tetragonisca) angustula (Illiger, 1900)
Trigona (Trigona) corvina (Cockerell, 1913)
Trigona (Trigona) fulviventris (Guerin, 1835)
Trigona (Trigona) nigerrima (Cresson, 1878)
Trigona (Trigona) silvestriana (Vachal, 1908)
Trigonisca (Trigonisca) maya (Ayala 1999)

Apidae: Tapinotaspidini	1	3	0.5
-------------------------	---	---	-----

Paratetrapedia sp.

Halictidae: Augochlorini	2	5	0.9
--------------------------	---	---	-----

Augochlora (2 spp.)

Fuente: datos de colecta

*Nomenclatura científica según Michener (2000), donde los subgéneros aparecen entre paréntesis.

7.3. Patrones estacionales en la riqueza y abundancia de abejas visitantes florales

El bimestre agosto-septiembre fue el que presentó mayor riqueza de abejas visitantes florales del cardamomo (15), seguido por los bimestres abril-mayo y febrero-marzo (12). Durante los bimestres agosto-septiembre y diciembre-enero se obtuvo la mayor abundancia de especímenes (140 y 134 respectivamente) (Figura 2). *Partamona bilineata*, *Trigona (Trigona) fulviventris*, *Apis mellifera* y *Trigona (Trigona) silvestriana* estuvieron presentes durante todos los períodos bimensuales de muestreo. *Trigona*

(Trigona) corvina y *Partamona orizabaensis* estuvieron presentes en 5 períodos de colecta, *Plebeia (Plebeia) parkeri* y *Plebeia (Plebeia) pulchra* estuvieron presentes en 4 períodos. *Eulaema cingulata*, *Trigona (Tetragonisca) angustula* y *Paratetrapedia sp.*, se presentaron durante 3 bimestres. Las especies que solamente se mostraron durante un período corto del año (1 ó 2 bimestres seguidos) fueron *Augochlora* (dos especies), *Bombus pullatus*, *Euglossa hansonii*, *Euglossa imperialis*, *Trigona (Tetragona) dorsalis*, *Trigona (Trigona) nigerrima*, *Trigonisca (Trigonisca) maya*, *Exaerete smaragdina*, *Nannotrigona perilampoides*, y *Plebeia (Scaura) latitarsis* (Cuadro 2).

7.4. Cambios bimestrales en la diversidad y composición de visitantes florales

Se obtuvo valores de diversidad y equidad relativamente constantes a lo largo del año de muestreo. Los valores más altos, tanto de diversidad (H') como de equidad (J') corresponden al bimestre junio-julio. El resto de los bimestres muestran valores muy semejantes entre sí (Figura 3).

El análisis de similitud (según la medida de Morisita) muestra tres períodos estacionales separados por la incidencia y abundancia de las especies. El grupo con mayor similitud consiste en el período entre diciembre y mayo, y el segundo grupo en el período entre agosto y noviembre. El tercer grupo consiste en el bimestre junio-julio, el cual presenta una similitud baja (0.55) con los otros grupos (Figura 4).

Cuadro 2. Abundancia de visitantes florales por especie durante los bimestres de muestreo.

Especie*	Abr-May	Jun-Jul	Ago-Sep	Oct-Nov	Dic-Ene	Feb-Mar	# Bimestres presencia
<i>Apis mellifera</i>	6	3	5	5	14	4	6
<i>Augochlora sp1</i>	1	--	1	--	--	--	2
<i>Augochlora sp3</i>	1	--	2	--	--	--	2
<i>Bombus pullatus</i>	--	1	6	--	--	--	2
<i>Euglossa hansonii</i>	--	--	--	--	1	1	2
<i>Euglossa imperialis</i>	--	--	--	--	1	--	1
<i>Eulaema cingulata</i>	--	--	1	--	2	3	3
<i>Exaerete smaragdina</i>	--	--	--	--	--	1	1
<i>Nannotrigona perilampoides</i>	--	--	1	--	--	--	1
<i>Paratetrapedia sp</i>	--	1	1	--	1	--	3
<i>Partamona bilineata</i>	6	10	38	8	8	12	6
<i>Partamona orizabaensis</i>	1	7	8	--	2	2	5
<i>Plebeia (Plebeia) parkeri</i>	1	3	--	1	--	1	4
<i>Plebeia (Plebeia) pulchra</i>	3	5	8	4	--	--	4
<i>Plebeia (Scaura) latitarsis</i>	--	--	1	--	--	--	1
<i>Trigona (Tetragona) dorsalis</i>	--	--	--	--	4	5	2
<i>Trigona (Trigona) angustula</i>	1	1	--	1	--	--	3
<i>Trigona (Trigona) corvina</i>	19	--	2	1	21	25	5
<i>Trigona (Trigona) fulviventris</i>	32	5	51	21	33	57	6
<i>Trigona (Trigona) nigerrima</i>	1	--	2	--	--	--	2
<i>Trigona (Trigona) silvestriana</i>	6	2	13	5	7	22	6
<i>Trigonisca (Trigonisca) maya</i>	--	--	--	--	--	1	1
Total de especies por bimestre	12	10	15	8	11	12	
Total de visitas por bimestre	78	38	140	46	94	134	530

Fuente: Datos experimentales.

*Nomenclatura científica según Michener (2000), donde los subgéneros aparecen entre paréntesis.

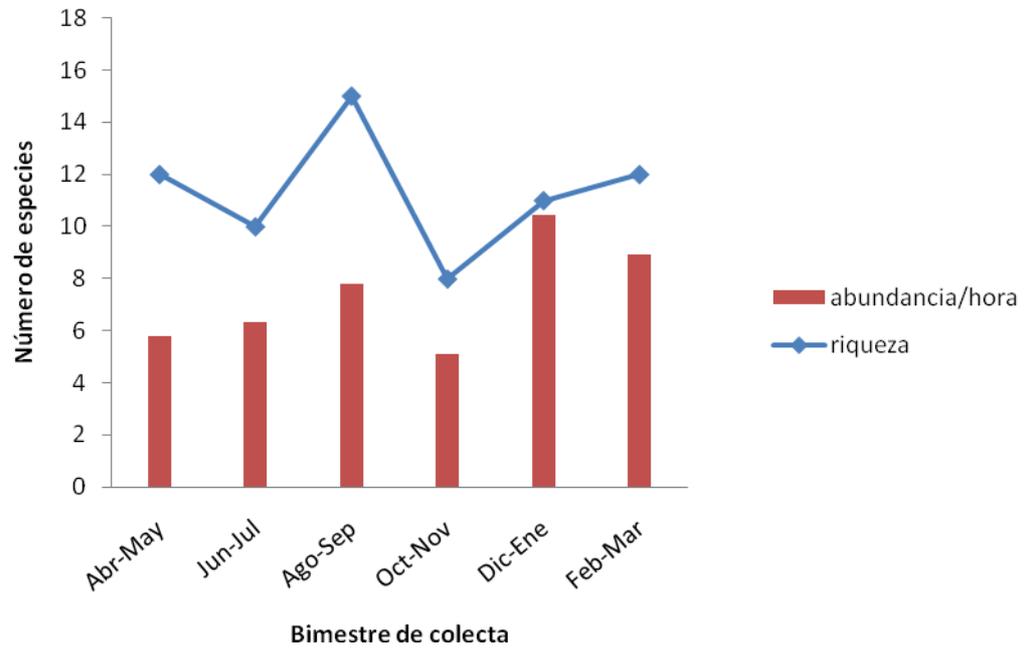


Figura 2. Riqueza bimestral de visitantes florales del cardamomo (línea) y abundancia bimestral por hora de colecta, de visitantes florales del cardamomo (barras).

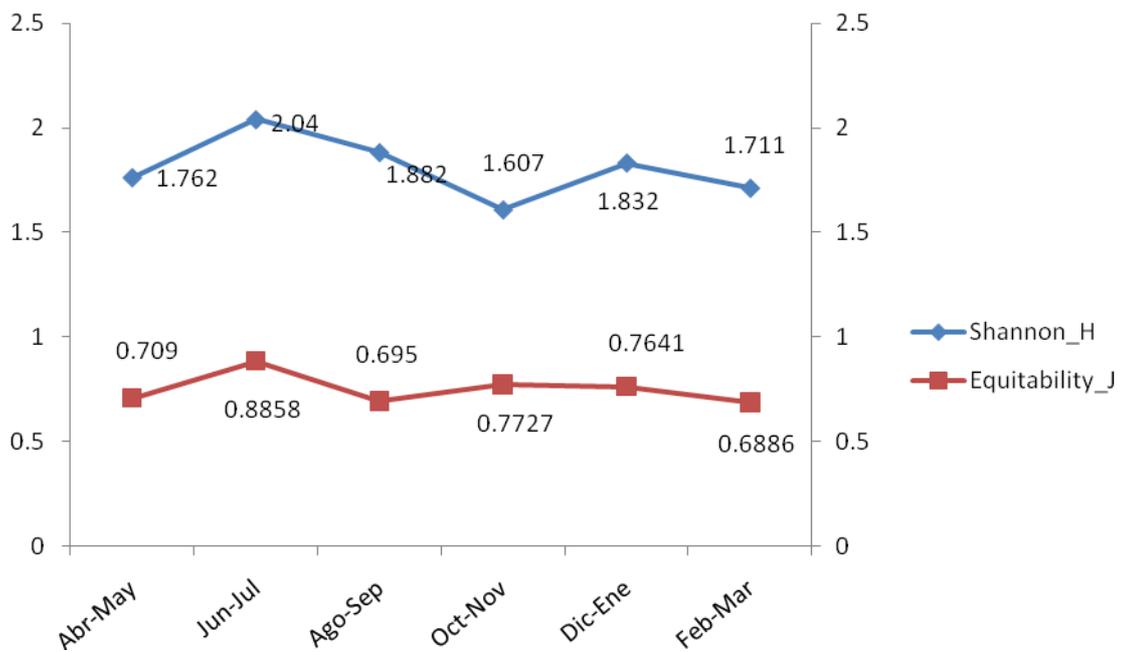


Figura 3. Índices de diversidad (H') y de equidad (J') para cada bimestre de muestreo.

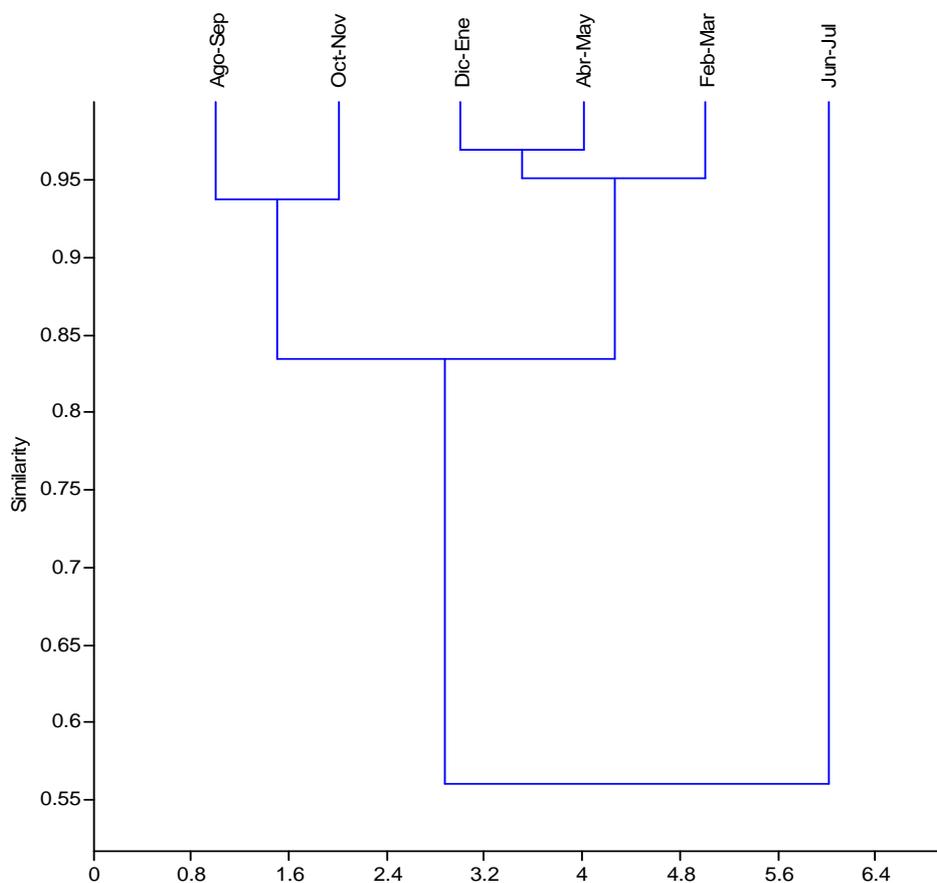


Figura 4. Análisis de agrupamiento de los bimestres de muestreo. Los bimestres se agrupan según la composición de especies de abejas visitantes florales. Algoritmo de grupos pareados, medida de similitud de Morisita.

7.5. Importancia del polen de cardamomo como recurso floral

Se consideró el polen de cardamomo como recurso floral de importancia para las especies de abeja en las cuales representó más del 10% de los granos contados en sus cargas polínicas, según la metodología descrita en Quiroz y Palacios (1999). Se encontró que el polen de cardamomo es un recurso floral de importancia para *Apis mellifera*, *Bombus (Fervidobombus) pullatus*, *Eulaema (Apeulaema) cingulata*, *Partamona biliniata*, *Partamona orizabaensis*, *Plebeia (Plebeia) parkeri*, *Plebeia (Plebeia) pulchra*, *Trigona (Tetragona) dorsalis*, *Trigona (Trigona) corvina*, *Trigona (Trigona) fulviventris*, *Trigona (Trigona) nigerrima*, *Trigona (Trigona) silvestriana*, y al menos una especie de *Augochlora* (Cuadro 3).

Cuadro 3. Frecuencia de visitas a flores de cardamomo, de distintas especies de abejas. Proporción de visitantes de cada especie con carga de polen. Porcentajes de polen de cardamomo y de otros tipos polínicos, para cada especie de abeja.

Especie abeja*	Frecuencia de visitas	Proporción de visitantes con carga de polen	% Polen en las cargas	
			Polen de Cardamomo	Otros tipos
<i>Apis mellifera</i>	37	0.5	15	85
<i>Augochlora sp.1</i>	2	0.5	100	0
<i>Augochlora sp.3</i>	3	0.0	--*	---
<i>Bombus (Fervidobombus) pullatus</i>	7	0.7	27	73
<i>Euglossa hansonii</i>	2	0.5	--*	99
<i>Euglossa imperialis</i>	1	0.0	--*	---
<i>Eulaema (Apeulaema) cingulata</i>	6	0.3	15	85
<i>Exaerete smaragdina</i>	1	0.0	---	---
<i>Nannotrigona perilampoides</i>	1	0.0	--*	---
<i>Paratetrapedia sp.</i>	3	0.0	--*	---
<i>Partamona bilineata</i>	82	0.6	96	4
<i>Partamona orizabaensis</i>	20	0.6	89	11
<i>Plebeia (Plebeia) parkeri</i>	6	0.3	100	0
<i>Plebeia (Plebeia) pulchra</i>	20	0.2	100	0
<i>Plebeia (Scaura) latitarsis</i>	1	0.0	---	---
<i>Trigona (Tetragona) dorsalis</i>	9	1.0	100	0
<i>Trigona (Tetragonisca) angustula</i>	3	0.0	---	---
<i>Trigona(Trigona) corvina</i>	68	0.3	89	11
<i>Trigona (Trigona) fulviventris</i>	199	0.7	94	6
<i>Trigona (Trigona) nigérrima</i>	3	0.6	100	0
<i>Trigona (Trigona) silvestriana</i>	55	0.2	100	0
<i>Trigonisca (Trigonisca) maya</i>	1	0.0	---	---

--*presencia de polen de cardamomo en cantidades no significativas

--- ninguna presencia de polen

Fuente: Datos experimentales.

*Nomenclatura científica según Michener (2000), donde los subgéneros aparecen entre paréntesis.

7.6. Estacionalidad en el uso del polen

La frecuencia de individuos que presentaron cantidades significativas de polen de cardamomo dentro de su carga polínica, durante los bimestres abril-mayo y junio-julio se mantuvo alrededor de 6 por cada hora de colecta, aunque solamente en dos especies por bimestre: *Trigona (Trigona) corvina* y *Trigona (Trigona) fulviventris* durante el bimestre abril-mayo, y *Partamona bilineata* y *P. orizabaensis* durante el bimestre junio-julio (Cuadro 4).

Durante el bimestre agosto-septiembre se registró la mayor riqueza (9) del año en cuanto a especies de abejas que utilizaron el polen de cardamomo como recurso floral, y la abundancia fue de alrededor de 8 individuos por hora, un poco mayor a los bimestres anteriores (Figura 5). Cabe mencionar que este bimestre fue el único en el que *Augochlora sp1*, *Bombus pullatus* y *Trigona (Trigona) nigerrima* utilizaron el polen de cardamomo como recurso floral (Cuadro 4).

Durante el bimestre octubre-noviembre la riqueza de abejas que utilizaron el polen de cardamomo disminuyó a 5, al igual que la frecuencia de individuos por hora (Figura 5). Este bimestre es el único en el que se registró que *Plebeia (Plebeia) parkeri* utilizara el polen de cardamomo (Cuadro 4). Durante los bimestres diciembre-enero y febrero-marzo la riqueza aumentó nuevamente a 7 y 8 especies respectivamente. Durante estos bimestres también se registró la mayor cantidad de individuos por hora que presentaron cantidades significativas de polen de cardamomo, aproximadamente 10 y 9 respectivamente (Figura 5).

Las especies que utilizaron el polen con mayor frecuencia y durante un período más largo de tiempo fueron *Partamona bilineata* (5 bimestres continuos y 46 individuos en total), y *Trigona (Trigona) fulviventris* (5 bimestres y 49 individuos en total). *Partamona orzabaensis* y *Trigona silvestriana* presentaron cargas significativas de polen de cardamomo, durante cuatro bimestres (Cuadro 4).

El análisis de agrupamiento (medida de similitud de Morisita), distingue tres grupos sobre la base de la composición de especies que utilizaron el polen de cardamomo

durante los períodos mensuales de muestreo. Los bimestres de diciembre-enero y febrero-marzo mostraron un valor de similitud de 0.96. Estos a su vez mostraron una similitud de 0.87 con el bimestre octubre noviembre. El bimestre abril-mayo mostró una similitud relativamente alta (0.70) con los tres bimestres mencionados anteriormente. Los bimestres junio-julio y agosto septiembre presentaron entre sí una similitud de 0.8, sin embargo su similitud con el grupo anterior fue relativamente baja (0.46) (Figura 6).

El análisis de componentes principales (Figura 7) muestra la ordenación de los bimestres respecto a los dos componentes principales, los cuales contienen en conjunto el 96.9% de la varianza (Eigenvalue 1: 85.82, 64.2% de la varianza; Eigenvalue 2: 43.7, 32.7% de la varianza). Los bimestres abril-mayo, junio-julio, octubre-noviembre, y diciembre-enero, se muestran agrupados respecto a ambos componentes. Los bimestres febrero-marzo y agosto-septiembre, se muestran separados de los otros grupos, aparentemente debido a variaciones causadas por las abundancias de *Trigona* (*Trigona*) *fulviventris* y *Partamona bilineata*, respectivamente.

Cuadro 4. Frecuencia de abejas visitantes del cardamomo que presentaron cargas de polen con cantidad significativa de polen de cardamomo.

Especie*	Abr- May	Jun- Jul	Ago- Sep	Oct- Nov	Dic- Ene	Feb- Mar	Total individuos por especie
<i>Apis mellifera</i>	--	--	3	--	1	4	8
<i>Augochlora spl</i>	--	--	1	--	--	--	1
<i>Bombus pullatus</i>	--	--	2	--	--	--	2
<i>Eulaema cingulata</i>	--	--	--	--	--	1	1
<i>Partamona bilineata</i>	--	3	21	5	7	10	46
<i>Partamona orizabaensis</i>	--	2	5	--	1	2	10
<i>Plebeia (Plebeia) parkeri</i>	--	--	--	1	--	--	1
<i>Plebeia (Plebeia) pulchra</i>	--	--	3	2	--	--	5
<i>Trigona (Trigona) dorsalis</i>	--	--	--	--	4	4	8
<i>Trigona (Trigona) corvina</i>	1	--	--	--	2	8	11
<i>Trigona (Trigona) fulviventris</i>	3	--	8	6	12	20	49
<i>Trigona (Trigona) nigerrima</i>	--	--	2	--	--	--	2
<i>Trigona (Trigona) silvestriana</i>	--	--	1	1	4	5	11
Total individuos por bimestre	4	5	46	15	31	54	155
Total especies por bimestre	2	2	9	5	7	8	13

Fuente: datos experimentales.

*Nomenclatura científica según Michener (2000), donde los subgéneros aparecen entre paréntesis.

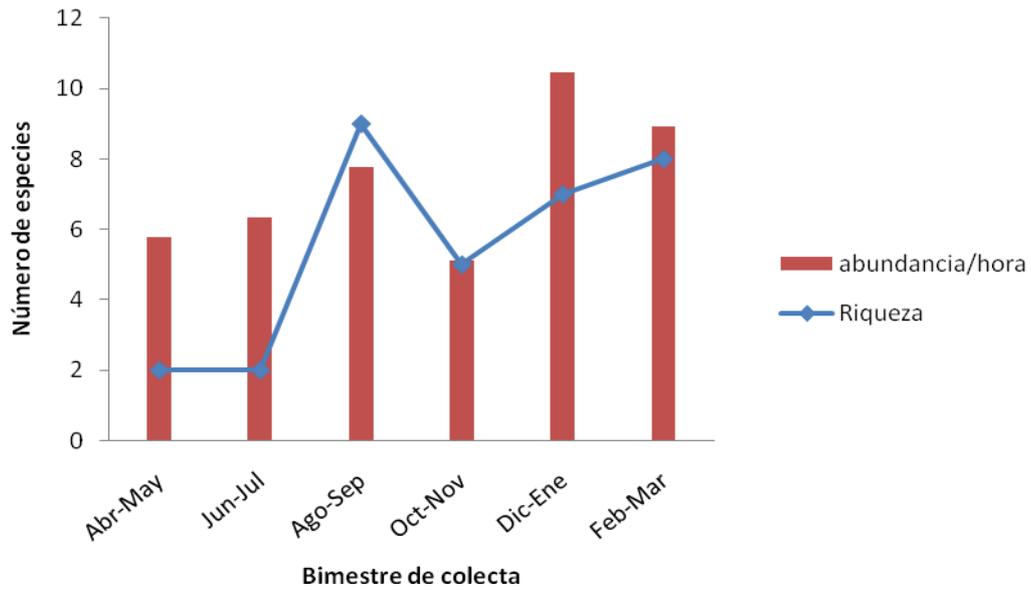


Figura 5. Número de especies de abejas y de individuos visitantes florales que presentaron cargas de polen con cantidades significativas de polen de cardamomo, durante los bimestres de muestreo.

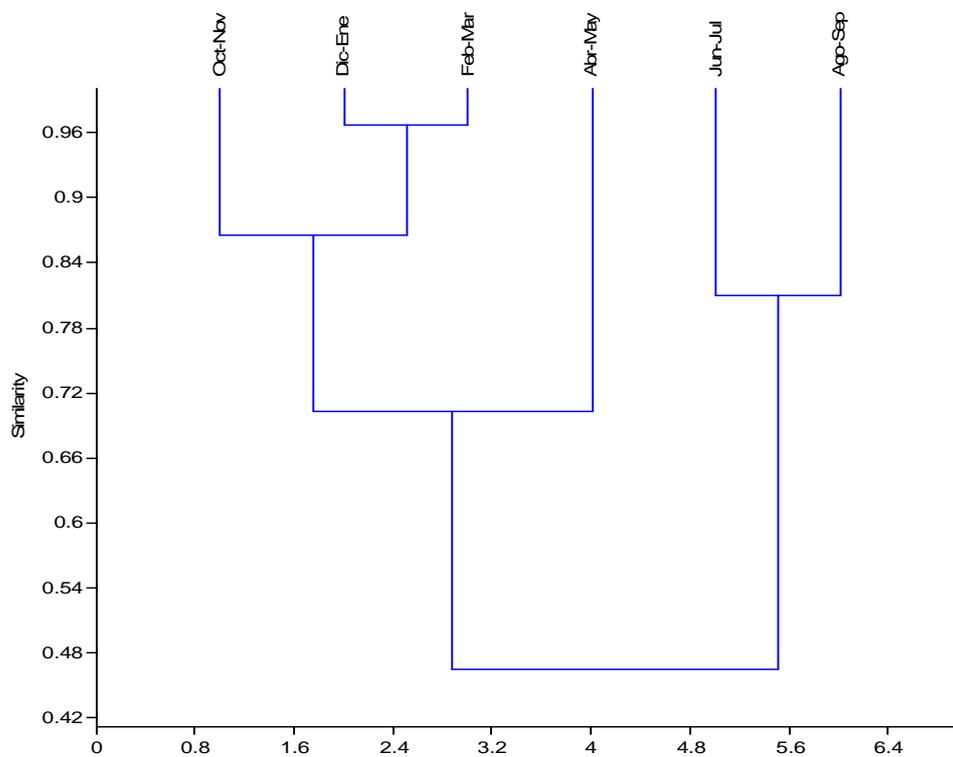


Figura 6. Análisis de agrupamiento de los meses de muestreo según la presencia de especies de abejas con cantidades significativas de polen de cardamomo en su carga polínica. Algoritmo de grupos pareados, medida de similitud de Morisita.

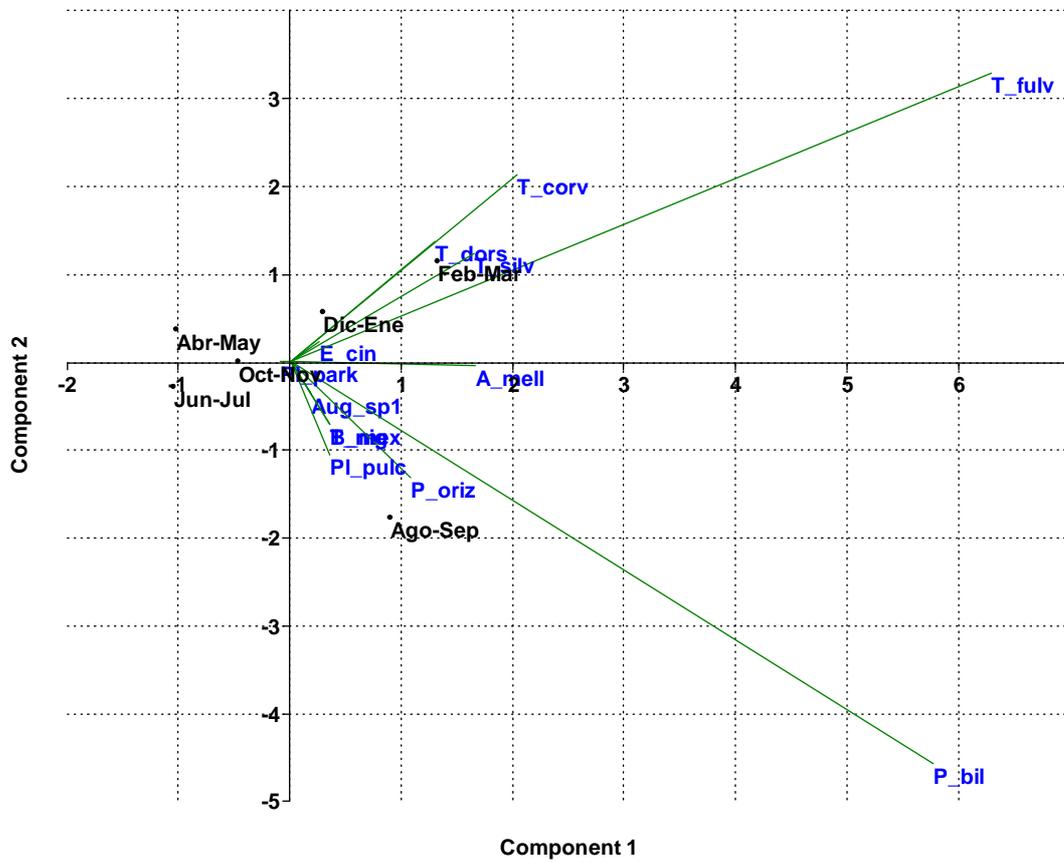


Figura 7. Análisis de componentes principales de los distintos bimestres, con base en abundancias de las especies de abejas que presentaron cantidades significativas de polen de cardamomo en su carga polínica. (Eigenvalue 1: 85.82, 64.2% de la varianza; Eigenvalue 2: 43.7, 32.7% de la varianza). Se muestra la contribución de cada especie a la matriz varianza-covarianza, etiquetadas de la forma siguiente: A mell = *Apis mellifera*, Aug sp1 = *Augochlora sp1*, B mex = *Bombus pullatus*, E cin = *Eulaema cingulata*, P bil = *Partamona bilineata*, P oriz = *Partamona orizabaensis*, Pl park = *Plebeia (Plebeia) parkeri*, Pl pulc = *Plebeia (Plebeia) pulchra*, T dors = *Trigona (Tetragona) dorsalis*, T corv = *Trigona (Trigona) corvina*, T fulv = *Trigona (Trigona) fulviventris*, T nig = *Trigona (Trigona) nigerrima*, T silv = *Trigona (Trigona) silvestriana*.

8. DISCUSIÓN DE RESULTADOS

8.1. Riqueza y abundancia de los visitantes florales

Los resultados presentados en el Cuadro 1 coinciden con los reportados en otros estudios llevados a cabo en bosques tropicales, dónde la familia más abundante es Apidae, seguida por Halictidae (Aguilar y Martins 2003, Antonini y Martins 2003).

La tribu Meliponini aportó la mayoría de la riqueza (13 de 22 especies) y abundancia de los visitantes florales del cardamomo. La alta frecuencia de meliponinos colectados responde a la alta diversidad y abundancia de este grupo dentro de los bosques tropicales de América. Enríquez (2007) reporta 23 especies de meliponinos para el Parque Nacional Laguna Lachúa y su Zona de Influencia, de las cuales 13 fueron colectadas mientras visitaban las flores de cardamomo. Esta riqueza corresponde al 56% de las especies de meliponinos reportados para la región. Por otra parte, los meliponinos son el grupo más numeroso de abejas del bosque tropical, ya que sus colonias cuentan con miles de individuos. Varios autores han argumentado que la fauna de abejas tropicales está compuesta principalmente por especies generalistas, y que la proporción de abejas especialistas se incrementa conforme se acercan geográficamente a las áreas templadas (Roubik 1992, Michener 2000), esto explica la mayor abundancia de meliponinos respecto a la de otros taxa.

La segunda tribu más abundante dentro de la familia Apidae fue Euglossini. En este estudio se registró que abejas pertenecientes a 3 de los 5 géneros de Euglossini visitaron las flores de cardamomo. Según la revisión realizada por Ramírez *et al.* (2002), aunque este grupo es conocido por ser polinizadores de las orquídeas, las hembras de Euglossini obtienen recursos florales (polen y néctar) de una gran variedad de plantas. El cardamomo es una de las plantas reportadas en dicha revisión como fuente de recursos alimenticios para al menos una especie del género *Euglossa*.

La familia Halictidae fue representada por dos especies del género *Augochlora*. Aunque no es conocida como visitante floral del cardamomo, diversos estudios reportan este género como visitante floral de plantas cultivadas de Mesoamérica, como las

cucurbitáceas (Pinkus-Rendón et al. 2005), o de plantas silvestres neotropicales como *Jacaranda oxyphylla* y otras bignoniáceas (Guimarães et al. 2008, Pinto y Maimoni-Rodella 2007).

También cabe mencionar la presencia de *Apis mellifera*, como una de las especies frecuentes durante los muestreos. Esta especie introducida es conocida por ser generalista, ya que aprovecha una amplia variedad de recursos, y es altamente adaptable. Se conocen reportes de que esta especie compite con las especies nativas por el uso de recursos en plantas cultivadas, como las cucurbitáceas (Pinkus-Rendón et al. 2005), aunque durante este estudio no se observó que evitara activamente que otras especies visitaran las flores de cardamomo.

8.2. Curva de acumulación de especies y estimación de la riqueza

La curva de acumulación de especies es la representación gráfica de especies observadas, como una función de alguna medida del esfuerzo requerido para observarla. La curva representa una rarefacción que resuelve discontinuidades debidas a incongruencias (tanto espaciales como temporales y al azar), dando como resultado una curva continua. (Colwell y Mao 2004). En este estudio se utilizó el método de Coleman (1981), que se basa en la incidencia de especies y es un método de rarefacción basada en individuos (individual-based). Según Gotelli y Colwell (2001), este método es el apropiado para los estudios en los que el esfuerzo de muestreo se mide en tiempo, asumiendo que existe un solo juego de muestras (no existen réplicas para cada evento de muestreo).

Como es de esperarse para un estudio sobre artrópodos tropicales (Colwell y Mao 2004), no se observó que la curva llegara a una asíntota bien definida, sin embargo sí se pudo observar coincidencia con la curva producida a partir de los valores estimados de riqueza absoluta (Figura 1.)

En cuanto a las estimaciones de riqueza, la calculada con Chao 1 (25.3) mostró un valor esperado mayor al calculado por Chao 2 (23.8). Esta diferencia se debe a que el estimador Chao 2 es sensible a las especies raras mientras que Chao 1 solamente toma en cuenta los valores de presencia y ausencia de las especies (Colwell y Mao 2004). Estos resultados sugieren que la mayoría de especies que no fueron detectadas probablemente sean abejas solitarias, pues son mucho menos numerosas que las abejas sociales y por lo tanto son capturadas con menos frecuencia. Aún así, al comparar el valor de riqueza observado con los valores estimados con ambos algoritmos (relaciones de 0.87 y 0.92 respectivamente), se considera que los muestreos proporcionaron una buena aproximación a la riqueza de abejas visitantes del cardamomo.

8.3. Patrones estacionales en la riqueza y abundancia de abejas visitantes florales

El valor más alto de riqueza (15) se registró en el bimestre agosto-septiembre, mientras que la mayor abundancia de visitantes florales por hora se registró durante el bimestre diciembre-enero (10 individuos/hora) (Figura 2). Se observa que los valores de riqueza no muestran relación con el esfuerzo de colecta o con el número de individuos colectados. Esta observación adquiere mayor relevancia tomando en cuenta la estimación de riqueza total realizada con los algoritmos Chao 1 y Chao 2 (Figura 1), según la cual se considera que el tiempo de muestreo fue suficiente para registrar la gran mayoría de la riqueza. También debe tomarse en cuenta que a lo largo del período total de muestreo se encontró tanto especies constantes (registradas en todos los períodos de muestreo o en la mayoría de ellos), como especies que solamente se presentaron durante determinados bimestres (Cuadro 2).

Por otra parte, puede haber otros factores que afectan la abundancia de visitantes florales. Un ejemplo de esto es el estudio de diversidad de abejas realizado por Antonini y Martins (2003) en fragmentos de bosque tropical en Minas Gerais, Brasil. En dicho estudio reportan una relación positiva ($r^2=0.72$, $P=0.0011$) entre la abundancia de abejas y la abundancia de plantas en floración.

También debe tomarse en cuenta la precipitación pluvial. El bimestre junio-julio fue cuando se registró menor frecuencia de visitas florales, y también fueron estos dos meses los de mayor precipitación durante el año de muestreo. La frecuencia de lluvias pudo afectar la actividad de los insectos y también dificultar las actividades de colecta (Anexo 4).

8.4. Cambios mensuales en la diversidad y composición de visitantes florales

Los valores de diversidad de Shannon (H') y equidad (J') se mostraron constantes a lo largo del año (Figura 3). Los valores de diversidad de Shannon se encuentran dentro de un rango aceptable, tomando en cuenta que los registrados anteriormente para visitantes florales en la Zona de Influencia del PNLL varían entre 1.24 y 4.22 (Enríquez 2007). Los valores de equidad (J') se muestran especialmente constantes y relativamente altos (>0.68). En ningún mes se registró equidad baja, a pesar de que algunas especies fueron abundantes durante todo el año. Los valores más altos de diversidad y equidad corresponden al bimestre junio-julio, a pesar de que este período fue uno de los más bajos en riqueza. Sin embargo, durante este bimestre solamente se registró 5 individuos de la especie más abundante, *Trigona (Trigona) fulviventris*, en contraste con los otros períodos en los que se registró entre 20 y 57 individuos (Cuadro 2). Esto indica que esta especie ejerce dominancia dentro de la comunidad de visitantes florales del cardamomo en la Zona de Influencia del PNLL, y los valores de equidad se mantienen relativamente altos debido a la presencia de varias especies poco numerosas durante todos los períodos bimensuales.

El análisis de agrupamiento con la medida de similitud de Morisita muestra tres grupos de meses continuos. Este resultado sugiere que aunque la diversidad no cambie significativamente a lo largo del año, sí hay cambios en la composición de especies que se presentan en cada período. Cabe mencionar que el grupo formado únicamente por el bimestre junio-julio, así como el grupo formado por los bimestres agosto-septiembre y octubre-noviembre, consisten en meses que están dentro de la estación lluviosa de la

Zona de Influencia del PNLL, mientras que los bimestres comprendidos entre diciembre y mayo, que forman el otro grupo, corresponden a la estación seca (Figura 4). El bimestre junio-julio, que presentó la menor similitud respecto a los otros grupos, fue también el bimestre que presentó mayor riqueza y diversidad (Figuras 2 y 3). Es probable que esto se deba a que este bimestre es el primero que consiste únicamente en meses de la temporada lluviosa y presentó abundante precipitación (Anexo 4). La precipitación abundante en los bosques tropicales suele dar inicio al período de fructificación y a una disminución en la floración (Murali y Sukumar 1994), lo que pudo influir en que algunas especies de abejas que normalmente prefieran obtener sus recursos florales a partir de otras fuentes, hayan recurrido a las flores de cardamomo.

Por otra parte, la alta similitud que presentaron los otros dos grupos (> 0.94) indica que la composición de especies de abeja que visitan las flores de cardamomo en la Zona de Influencia del PNLL muestra patrones de estacionalidad que probablemente estén relacionados a los patrones de floración que han sido descritos en estudios de la fenología del bosque tropical húmedo, donde los picos de floración corresponden a la estación seca (Murali y Sukumar 1994).

8.5. Importancia del polen de cardamomo como recurso floral

De las trece especies en las que se encontró cantidades significativas de polen de cardamomo en su carga polínica, 9 pertenecen a la tribu Meliponini. En todas las especies de abeja que utilizaron el polen de cardamomo como recurso floral importante, el polen de cardamomo representó la gran mayoría o la totalidad de la carga polínica, con excepción de *Bombus pullatus*, *Eulaema (Apeulaema) cingulata*, y *Apis mellifera* (Cuadro 3). Esto significa que aunque *A. mellifera* es un visitante frecuente de las flores de cardamomo (Cuadro 2), la mayoría de sus cargas polínicas consistieron en otros tipos de polen, indicando que sus visitas pueden estar enfocadas en otra recompensa floral, distinta al polen. Las otras dos especies mencionadas anteriormente también mostraron preferencia por otros tipos polínicos, a pesar de estar colectando el polen. Es necesario tomar en cuenta que ambas especies, aunque presentan cierto grado de comportamiento

social, son mucho menos numerosas que las especies sociales como *Apis mellifera* y los Meliponinos.

Respecto a los visitantes de la tribu Euglossini, es importante aclarar que la mayoría de los individuos colectados fueron machos, los cuales no colectan polen. Sin embargo, se ha observado que los machos suelen buscar néctar en las mismas plantas de las que las hembras obtienen polen y néctar (Ramírez *et al.* 2002). Esto indica la posibilidad de que otras de las especies visitantes, de las cuales se observó principalmente machos (que probablemente estaban buscando néctar) las hembras también utilicen el polen.

Otro factor que debe considerarse es el tamaño de las abejas. Las especies cuya carga polínica contenía mayoría de otros tipos de polen (*Bombus pullatus*, *Eulaema (Apeulaema) cingulata*, y *Apis mellifera*) son abejas relativamente grandes y por lo tanto su capacidad de cargar polen es mayor que la de otras especies de menor tamaño. Es posible que dicha capacidad permita que colecten polen de distintas fuentes florales en un solo viaje, mientras que abejas más pequeñas (como los meliponinos) colecten el polen de una o pocas plantas por vez. Por otra parte, la gran mayoría de los meliponinos colectados presentaron polen de cardamomo dentro de sus cargas polínicas, lo cual sugiere que su visita a las flores de cardamomo responde a la búsqueda de este recurso floral.

Ya que la mayoría de especies que colectaron cantidades significativas de polen de cardamomo pertenecen a la tribu Meliponini, cabe preguntarse si existe competencia entre éstas y *Apis mellifera* por el recurso. A pesar que es sabido que *A. mellifera* compite por recursos con las especies nativas, algunos autores argumentan que el impacto sobre ellas es un fenómeno complejo y no se debe atribuir los declives en poblaciones de especies nativas solamente a *A. mellifera*, y que el fenómeno puede obedecer a otros factores (Forup y Memmott 2005). Además, los resultados de este estudio sugieren que el polen de cardamomo es un recurso más bien ocasional para esta especie, mientras que las abejas nativas lo utilizan con mayor frecuencia y constancia.

8.6. Estacionalidad en el uso del polen

El análisis de agrupamiento realizado con la medida de similitud de Morisita, muestra los grupos formados por los bimestres con mayor similitud sobre la base de la composición de visitantes florales que utilizaron el polen de cardamomo como recurso floral de importancia (Figura 6).

El grupo formado por los bimestres comprendidos entre julio y septiembre se caracteriza por ser meses de alta precipitación pluvial. Durante los dos bimestres de este grupo, las especies *Partamona bilineata* y *Partamona orizabaensis* utilizaron el polen de cardamomo, y estas especies fueron las únicas que lo utilizaron durante el bimestre junio-julio. Ya que ambas especies utilizaron el polen de cardamomo durante varios bimestres, probablemente la razón por la que el bimestre agosto-septiembre fue agrupado al bimestre junio-julio es a que fue el único en el que se registró el uso de el polen de cardamomo por las especies *Augochlora spl*, *Bombus (Fervidobombus) pullatus* y *Trigona (Trigona) nigerrima* (Cuadro 4). Cabe mencionar que estas especies fueron colectadas solamente durante los bimestres comprendidos entre abril y septiembre (Cuadro 2), lo que indica también una tendencia estacional en cuanto al uso del cardamomo como recurso floral por parte de estas especies.

El grupo formado por los períodos de muestreo comprendidos entre octubre y marzo muestra una similitud bastante alta (> 0.86) entre los bimestres, indicando que la composición de especies que utilizaron el polen de cardamomo como recurso floral durante estos meses se caracterizó por tener varias especies en común (Figura 6). Durante todos los bimestres de este grupo *Partamona bilineata* y *Trigona (Trigona) fulviventris* utilizaron el polen de cardamomo. La similitud muy alta entre los bimestres diciembre-enero y febrero-marzo se debe a la coincidencia de estos dos períodos en cuanto a la mayoría de las especies registradas. Cabe mencionar que fueron los únicos bimestres en los que *Trigona (Tetragona) dorsalis* fue registrada como visitante floral (Cuadro 2), y los nueve individuos colectados durante ese período presentaron cargas polínicas que consistieron únicamente en polen de cardamomo (Cuadro 3). Esto indica una preferencia de esta especie por el polen de cardamomo durante los meses entre

diciembre y marzo, probablemente debida a la ausencia de otros recursos florales durante esta época del año, que además consiste en meses de la estación seca únicamente (Anexo 4).

El bimestre abril-mayo presentó una similitud relativamente alta con el grupo formado por los bimestres entre octubre y marzo (Figura 6), debido a que las únicas dos especies que presentaron cantidades significativas de polen de cardamomo durante este bimestre fueron *Trigona (Trigona) corvina* y *Trigona (Trigona) fulviventris*. *T. fulviventris* utilizó el polen durante la mayor parte del año, con excepción del bimestre junio-julio, sin embargo *T. corvina* únicamente lo utilizó durante los bimestres comprendidos entre octubre y marzo. Esto indica una preferencia estacional por parte de *T. corvina* que no se observa en *T. fulviventris* (Cuadro 4).

El análisis de componentes principales (Figura 7), muestra una agrupación de los bimestres abril-mayo, junio-julio, octubre-noviembre; respecto a ambos componentes principales. La diferencia entre los bimestres secos (comprendidos entre octubre y marzo), parece estar explicada por la variación en la abundancia de *Trigona (Trigona) fulviventris*, siendo estos bimestres donde la especie utilizó el polen con mayor frecuencia (Cuadro 4). La separación entre el bimestre agosto-septiembre respecto a los otros meses lluviosos, está explicada por la abundancia de *Partamona bilineata*, la cual utilizó el polen de cardamomo más veces durante este bimestre (Cuadro 4). Posiblemente estas especies aportan gran cantidad de la varianza, representada en el componente 1, debido a que ambas especies utilizaron el polen a lo largo de la mayor parte del año. *Trigona (Trigona) silvestriana*, también utilizó el polen durante la mayor parte del año, sin embargo la cantidad de individuos no cambió tan drásticamente, por lo que no aportó mucha variación dentro del análisis (Cuadro 4).

Los bimestres abril-mayo, junio-julio, y octubre-noviembre, aparecen agrupados respecto a ambos componentes. Esto probablemente se deba a que estos tres bimestres fueron los que presentaron la menor riqueza de abejas que utilizaron el polen de cardamomo como recurso floral. Los bimestres diciembre-enero y febrero-marzo, coinciden en la mayoría de especies que utilizaron el polen de cardamomo, con

excepción de *Eulaema cingulata*, que cuya utilización del polen solamente se reportó durante el bimestre febrero-marzo.

El análisis de agrupamiento utilizando la medida de similitud de Morisita, sugiere una diferenciación entre la composición de abejas que utilizaron el polen de cardamomo durante los meses relativamente secos (entre octubre y marzo), de la composición de abejas que utilizaron el cardamomo durante los meses prominentemente lluviosos. El bimestre abril-mayo, en el cual se inicia la temporada lluviosa, muestra una similitud relativamente baja con los otros grupos. Debe tomarse en cuenta que la medida de similitud de Morisita, por ser independiente del tamaño de la muestra (Krebs 1999), no está afectado por las diferencias entre las abundancias de individuos que utilizaron el polen de cardamomo (por ejemplo, 4 en el bimestre abril-mayo, en contraste con 54 individuos en el bimestre febrero-marzo) (Cuadro 4). El análisis de componentes principales, en cambio, sí da peso a la variación en la abundancia de individuos dentro de la misma especie. Por esta razón los bimestres con menor número de individuos que utilizaron el cardamomo, se muestran agrupados. Sin embargo, estas diferencias que tienen origen en las abundancias son comprensibles, pues en el caso de algunas de ellas solamente se registró uno o dos individuos que utilizaron el polen de cardamomo. Esto era de esperarse en especies raras (no eusociales) como *Eulaema cingulata*, *Augochlora sp.*, o *Bombus pullatus*; sin embargo también ocurrió con especies de abejas eusociales, por ejemplo ambas especies de *Plebeia*, en las que se registró pocos individuos que utilizaran el polen de cardamomo.

En general, las especies que aportaron mayor variación en el análisis de componentes principales son especies frecuentes en la Zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachúa (Enríquez 2007). Dichas especies pertenecen a la tribu Meliponini (*Trigona (Trigona) fulviventris*, *Trigona (Trigona) corvina*, *Trigona (Trigona) silvestriana*, *Plebeia (Plebeia) pulchra*, *Partamona bilineata* y *Partamona orizabaensis*), con excepción de *Apis mellifera*. Estas especies son también las que aportaron el mayor número de individuos que utilizaron el polen de cardamomo.

8.7. Relevancia de los resultados del estudio, respecto a la conservación de los remanentes boscosos dentro de la Zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachúa

Las abejas solitarias, además de polinizar plantas cultivadas, son importantes en la polinización de árboles en los sistemas naturales. Se ha demostrado que recorren distancias relativamente largas para visitar árboles, lo cual es necesario para la producción de semillas en especies que requieren polinización cruzada (Frankie et al. 1976). Por otra parte, los bosques son necesarios para la conservación de las abejas silvestres, pues les proveen de sitios de anidamiento y otros recursos vitales. Varios estudios han demostrado que distintos tipos de cultivos, tanto nativos como introducidos, aumentan su productividad cuando se encuentran cerca de parches boscosos. Esto se debe a que la diversidad de polinizadores que tiene acceso a las áreas de cultivo es mucho mayor que la de los visitantes de los cultivos aislados o alejados del bosque (Greenleaf y Kremen 2006, Ricketts *et al.* 2004, Greer 1999, Lang 1982).

Actualmente se ha comprobado el fenómeno de polinización facilitada (Ghazoul 2006), en el cual una planta que atrae polinizadores facilita los servicios de polinización a las plantas que se encuentran en sus alrededores. Es posible que el cardamomo, por sus características florales, fuera un atrayente para polinizadores. Esto significaría un beneficio en cuanto a servicios de polinización para otras plantas del sistema, y no necesariamente una competición por polinizadores y sus servicios.

9. CONCLUSIONES

- 9.1. El polen de cardamomo es un recurso floral de importancia para 13 especies de abejas visitantes florales del cardamomo en la Zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachúa, y tanto el uso del polen por las abejas como la composición de abejas que visitan las flores, presentan patrones estacionales.
- 9.2. Las abejas que se reportan como visitantes florales del cardamomo en la Zona de Influencia del PNLL pertenecen a las familias Apidae y Halictidae.
- 9.3. La tribu Meliponini aportó la mayor riqueza de especies de abejas visitantes florales del cardamomo en la Zona de Influencia del PNLL.
- 9.4. La mayor riqueza de especies de abejas visitantes florales del cardamomo se registró durante el bimestre agosto-septiembre, mientras que la mayor abundancia por hora se presentó en el bimestre enero-febrero.
- 9.5. Los valores más altos de diversidad y equidad en la composición de visitantes florales del cardamomo se registraron durante el bimestre junio-julio.
- 9.6. Los resultados obtenidos sugieren que existe diferenciación entre las comunidades de abejas que visitan las flores del cardamomo durante las estaciones seca y lluviosa.
- 9.7. Se reporta el uso del polen de cardamomo como recurso floral de importancia para 13 especies de abejas, de las cuales 12 pertenecen a la familia Apidae y 1 a la familia Halictidae.
- 9.8. Las especies de abejas que más utilizan el polen de cardamomo como recurso floral de importancia, tanto en frecuencia como en proporción del polen dentro del total de la carga polínica, pertenecen a la tribu Meliponini.

- 9.9.** La comunidad de abejas que utiliza el polen de cardamomo como recurso floral de importancia muestra cambios a lo largo del tiempo, los cuales probablemente responden a factores estacionales. Se muestra diferenciación entre las composiciones de abejas que utilizan el polen de cardamomo en los meses de mayor precipitación pluvial (junio a agosto), y los meses secos (octubre a marzo). Estas diferencias parecen responder al uso del polen por parte de las especies raras, pues las especies frecuentes presentan patrones variables en cuanto a su uso del polen.
- 9.10.** El cultivo del cardamomo en la Zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachúa, ha sido recomendado como una alternativa compatible con la conservación por ser un cultivo agroforestal. Los resultados de este estudio también muestran que podría ser beneficioso para la conservación y regeneración de los remanentes boscosos de la zona, por ser una fuente alimenticia para los polinizadores naturales de la zona y un posible facilitador de polinización para las plantas nativas.

10. RECOMENDACIONES

- 10.1.** Tomar en cuenta los resultados de este estudio para la formulación de estrategias de conservación que contemplen la implementación de cultivos agroforestales.
- 10.2.** Llevar a cabo experimentos de polinización y viabilidad de semillas en el cardamomo, con las distintas especies de abejas visitantes florales, para comprobar la eficiencia de dichas especies como polinizadores del cardamomo.
- 10.3.** Realizar estudios semejantes en cultivos de cardamomo en otras regiones del país, a modo de complementar y corroborar la información que aquí se presenta.
- 10.4.** Realizar estudios semejantes en otras plantas cultivadas en Áreas Protegidas cuyas categorías de manejo permitan la implementación de cultivos, o en sus Zonas de Influencia, de modo que la información generada sirva para sustentar la recomendación de plantas cultivables, sobre la base de su beneficio potencial a los polinizadores nativos.

11. REFERENCIAS

- Aguilar, A. J. y Martins, C. 2003. The bee diversity of the Tabuleiro vegetation in the Guaribas Biological Reserve (Mamanguape, Paraíba, Brazil). *Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 Anos de Jesus Santiago Moure*. Editora UNESC. Criciúma, Brasil.
- Antonini, Y y Martins, R. P. 2003. Flowering-visiting Bees at the Ecological Station of the Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, MG, Brazil. *Neotropical Entomology*, 23(4):565-575.
- Avendaño M., C. E. 2001. Caracterización de la avifauna del Parque Nacional Laguna Lachúa y su Zona de de Influencia. Cobán, Alta Verapaz, Guatemala. Universidad de San Carlos de Guatemala, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Tesis de Licenciatura en Biología.
- Ávila, S.C., R. 2004. Estudio base para el programa de monitoreo de la vegetación en la Zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachúa. Universidad de San Carlos de Guatemala, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Tesis de Licenciatura en Biología.
- Ayala, R. 1999. Revisión de las abejas sin aguijón de México (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *Folia Entomológica Mexicana*. 106: 1-123.
- Chao, A. 2005. Species richness estimation, páginas 7909-7916 en N. Balakrishnan, C. B. Read, and B. Vidakovic, eds. *Encyclopedia of Statistical Sciences*. New York, Wiley.
- Chao, A. 1984. Nonparametric Estimation of the Number of Classes in a Population. *Scand J. Statist.* 11:265-270.
- Coleman, B.D. (1981). On random placement and species-area relations. *Mathemat Biosciences*, 54:191-215.

- Colwell, R. K. y Mao, Ch. X. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology*. 58(10):2717-2727.
- Consejo Nacional de Áreas Protegidas –CONAP–. 2003. Plan Maestro, Parque Nacional Laguna Lachúa, Cobán, Alta Verapaz. INAB-UICN y Embajada Real de los Países Bajos. 119 pp.
- Davies, L (editor). 2005. Boletín informativo. North American Pollinator Protection Campaign (NAPPC).
- Enríquez C., M. E. 2007. Diversidad de potenciales polinizadores del grupo de los insectos en el Parque Nacional Laguna Lachúa y su Zona de Influencia, a lo largo de un año. Informe Final, Proyecto FODECYT No. 017-2006. Guatemala. 66 pp.
- Erdman, G. 1986. Polen morphology and Plant Taxonomy – Angiosperms (An introduction to Palynology I). Hafner Publishing Company. N.Y. USA. 553 pp.
- Fenster, Ch. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R., Thomson, J. D. 2004. Pollination Syndromes and Floral Specialization. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35:375-403.
- Forup, M. L., J. Memmott. 2005. The relationship between the abundances of bumblebees and honeybees in a native habitat. *Ecological Entomology*. 30: 47-57.
- Frankie, G. W., P. A. Opler y K. S. Bawa. 1976. Foraging behavior of solitary bees: implications for outcrossing of a neotropical forest tree species. *The journal of Ecology*. 64(3): 1049-1057.

- García P., J.J. 2007. Diversidad de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) del Parque Nacional Laguna Lachúa y sus alrededores, Cobán, Alta Verapaz. Universidad de San Carlos de Guatemala, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Tesis de Licenciatura en Biología.
- García V., M. J. 2006. Caracterización de la dieta y el hábitat del tapir (*Tapirus bardii* Gil, 1865) en ecosistemas ribereños del Parque Nacional Laguna Lachúa, Cobán, Alta Verapaz, Guatemala. Universidad de San Carlos de Guatemala, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Tesis de Licenciatura en Biología.
- Gasparino, E. C. y Cruz-Barros, M. A. V. 2006. Palinología. Instituto de Botânica –IBT-. São Paulo, Brasil.
- Ghazoul, J. 2006. Floral diversity and the facilitation of pollination. *Journal of Ecology*. 94: 295-304.
- González M., Ana L. 2004. Caracterización etnobiológica de las actividades agrícolas fundamentales (Maíz y Cardamomo) y cinegética en tres comunidades Q'eqchi'es del Área de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachúa, Cobán, Alta Verapaz. Universidad de San Carlos de Guatemala, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Tesis de Licenciatura en Biología.
- Gotelli, N. J. y Colwell, R. K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*. 4:379-391.
- Granados Dieseldorff, P. 2001. Ictiofauna de la laguna Lachúa, Parque Nacional Laguna Lachúa, Cobán, Alta Verapaz. Universidad de San Carlos de Guatemala, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Tesis de Licenciatura en Biología.

- Greenleaf, S. S. y C. Kremen. 2006. Wild bee species increase tomato production and respond differently to surrounding land use in Northern California. *Biological Conservation*. 133:81–87.
- Greer, L. 1999. Alternative pollinators: Native Bees. *ATTRA*. IP 126. 14 pp.
- Guimarães, E., L. C. Di Stasi, R. Maimoni-Rodella. 2008. Pollination Biology of *Jacaranda oxyphylla* with an emphasis on Staminode Function. *Annals of Botany*. 13 pp. Disponible en línea en: www.aob.oxfordjournals.org
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., and P. D. Ryan, 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontología Electrónica* 4(1): 9pp.
http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Hermes C., M. S. 2004. Abundancia relativa del Jaguar (*Panthera onca*), Puma (*Puma concolor*) y Ocelote (*Leopardus pardalis*), en el Parque Nacional Laguna Lachúa, Cobán, Alta Verapaz. Universidad de San Carlos de Guatemala, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Tesis de Licenciatura en Biología.
- Instituto Nacional de Sismología, Vulcanología, Meteorología e Hidrología – INSIVUMEH–. Registros históricos de estaciones meteorológicas. Disponible en línea en: <http://www.insivumeh.gob.gt>
- Ismatul, O. 2009. Calas accionará en la CC por Franja Transversal del Norte. Artículo publicado por el matutino El Periódico, 22 de noviembre de 2009. Guatemala, Guatemala.
- Janzen, D.H. 1985. On ecological fitting. *Oikos* 45:308-310, citado en Agosta, S. J. 2006. On ecological fitting, plant-insect associations, herbivore host shifts, and host plant selection. *Oikos* 114:3-565.

- Kevan, P. G. and T. P. Phillips. 2001. The economic impacts of pollinator declines: an approach to assessing the consequences. *Conservation Ecology* 5:8. en línea: <http://www.consecol.org/vol5/iss1/art8/>
- Klein, A., B.E. Vaissie`re, J. H. Cane, I. Steffan-Dewenter, S. A. Cunningham, C. Kremen y T. Tscharntke. 2006. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc. R. Soc. B.* 274:303–313.
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological Methodology*, 2nd ed. Addison-Wesley Educational Publishers, Inc.
- Louveaux, J., Maurizio, A. y Vorwohol, G. 1978. Methods of Melissopalynology. *Bee World* 59(4):139-157. Citado en: Vit, P., Rosas, M. 2002. Diseño de etiquetas para mieles florales. *Revista de la Facultad de Farmacia* 43:7-9. Universidad de los Andes, Venezuela.
- Luig, J., K. Peterson, H Poltimäe. 2005. Discussion paper 1: Human impacts on pollinators and pollination services. *ALARM*. Socio-economic Working Paper. No.10, 24 pp.
- Maccagnani, B., Burgio, G., Stanisavljević, L. Z., Mani, S. 2007. *Osmia cornuta* management in pear orchards. *Bulletin of Insectology*, 60(1): 77-82.
- Michener, Charles D. 2000. Bees of the World. *The Johns Hopkins University Press*. Maryland, USA. 913 pp.
- Ministerio de Agricultura, Ganadería y Alimentación –MAGA–. 2007. Cardamomo *Elettaria cardamomum*: Programa de Apoyo a los Agronegocios. Guatemala. 33pp. Disponible en línea en:
http://portal.maga.gob.gt/portal/page/portal/uc_upie/documentos/cardamomo_agronegocios.pdf

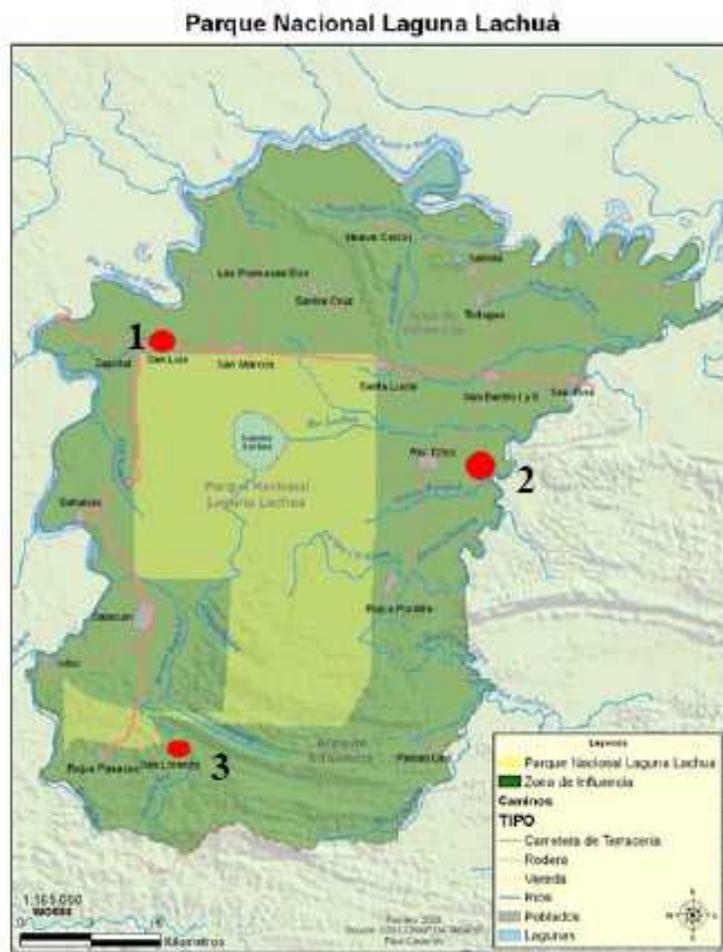
- Ministerio de Ambiente y Recursos Naturales de Guatemala –MARN–. 2006. Plan de acción de la Cuenca del Lago de Izabal, Río Dulce. Guatemala. 78 pp. Disponible en línea en:
http://www.gpa.unep.org/documents/npa_guatemala_spanish.pdf
- Ministerio de Ambiente, Recursos Hídricos y la Región Amazónica, Secretaría de Políticas Ambientales de Brasil. 1998. “The São Paulo Declarations on Pollinators: a framework of proposals for actions to implement an international initiative on the conservation and sustainable use of pollinators in agriculture”. Recomendaciones para implementar la decisión III/11 de la Convención de Diversidad Biológica –CBD–. Brasilia, Brasil. 14 pp.
- Monzón, R. 1999. Estudio general de los recursos agua, suelos y del uso de la tierra del Parque Nacional Laguna Lachuá y su Zona de Influencia, Cobán, Alta Verapaz. Guatemala. Universidad de San Carlos de Guatemala, Facultad de Agronomía. Tesis Ingeniero Agrónomo.
- Murali, K. S.; Sukumar, R. 1994. Reproductive Phenology of a Tropical Dry Forest in Mudumalai, Southern India. *Journal of Ecology*. 82: 759 – 767.
- Nieto, M. G y J. Carmona. 2007. Preparación y Estudio de Granos de Polen. Laboratorio de Microscopía Electrónica de Barrido. El Colegio de la Frontera Sur ECOSUR. México. 13 pp.
- Pinkus-Rendon, M. A., V. Parra-Tabla, V. Meléndez-Ramírez. 2005. Floral resource use and interactions between *Apis mellifera* and native bees in cucurbit crops in Yucatán, México. *Can. Entomol.* 137: 441-449.
- Pinto Y., A. N. y R. Maimoni-Rodella. 2007. Floral Visitors and Reproductive Strategies in Five Melittophilous Species of Bignoniaceae in Southeastern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*. 50(6): 1043-1050.

- Quezada A., M. L. 2005. Análisis de la diversidad y distribución de Macrohongos (Órdenes Agaricales y Aphylloporales) en relación con los paisajes antropogénicos en la Zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachúa, Cobán, Alta Verapaz. Universidad de San Carlos de Guatemala, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Tesis de Licenciatura en Biología.
- Quiroz-García, D. L., E. Martínez-Hernández, R. Palacios-Chavez, N. E. Galindo-Miranda. 2001. Nest Provisions and Pollen Foraging in Three Species of Solitary Bees (Hymenoptera: Apidae) from Jalisco, México. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 74:61-69.
- Quiroz G., D. L. y R. Palacios. 1999. Determinación Palinológica de los Recursos Florales Utilizados por *Centris inermis* Friese (Hymenoptera: Apidae) en Chamela, Jalisco, México. *Polibotanica*, 10:57-72.
- Ramalho, M.; A. Kleinert-Giovannini, V. L. Imperatriz-Fonseca. 1990. Important bee plants for stingless bees (*Melipona* and Trigonini) and Africanized honeybees (*Apis mellifera*) in neotropical habitats: a review. *Apidologie*, 21:469-488. Citado en Quiroz-García y Palacios 1999.
- Ramsar. 2004. Ficha Informativa de los Humedales de Ramsar (FIR). Compilada por: Escuela de Biología, Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.
- Ramírez, S., R. L. Dressler, M. Ospina. 2002. Abejas euglosinas (Hymenoptera: Apidae) de la Región Neotropical: Listado de especies con notas sobre su biología. *Biota Colombiana*. 3(1): 7-118.
- Reyes-Novelo, E.; V. Meléndez R., H. D. Gonzáles, R. Ayala. 2009. Abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) como bioindicadores en el Neotrópico. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*. 10: 1-13.
- Ricketts, T. H.; Gretchen C. Daily; P. R. Ehrlich y C. D. Michener. 2004. Economic value of tropical forest to coffee production. *PNAS* 101: 12579–12582.

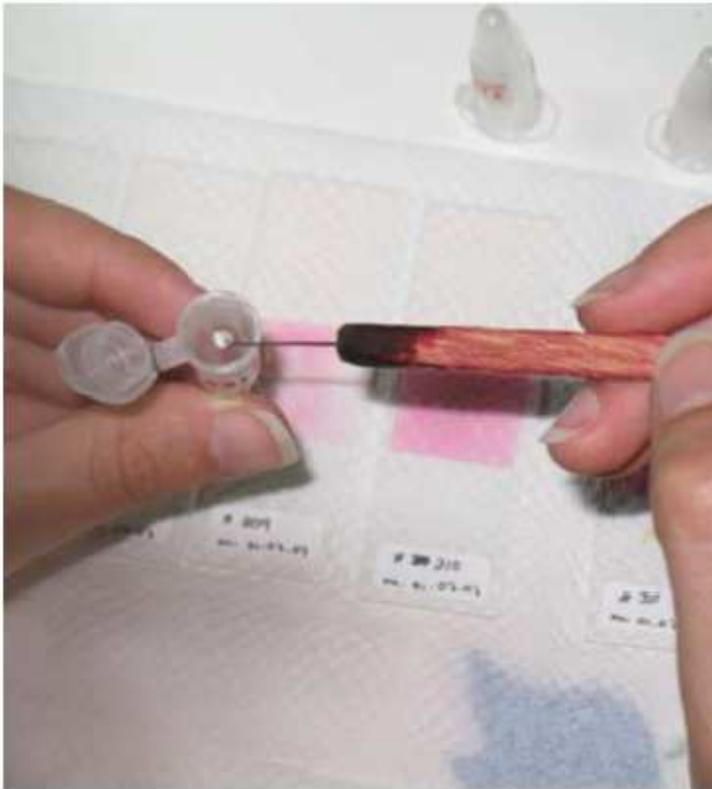
- Rigalt, C. 2009. Calas inicia acciones para proteger la laguna Lachuá. Artículo publicado por el matutino El Periódico, 2 de diciembre de 2009. Guatemala, Guatemala.
- Rigalt, C. 2010. Causa controversia paso de Franja por Parque Lachuá. Artículo publicado por el matutino El Periódico, octubre de 2010. Guatemala, Guatemala.
- Rosales M., M. M. 2003. Abundancia, distribución y composición de tropas del mono aullador negro (*Alouatta pigra*) en diferentes remanentes del bosque de la Eco-Región Lachúa. Universidad de San Carlos de Guatemala, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Tesis de Licenciatura en Biología.
- Roubik, D. W. 1992. *Ecology and Natural History of Tropical Bees*. Cambridge University Press. USA. 514 pp.
- Ruano, R. 2002. El cultivo del cardamomo *Elettaria cardamomum* en Guatemala. Instituto de Ciencia y Tecnología Agrícola –ICTA–.
- Sharma, R., J. Xu y G. Sharma. 2007. Traditional agroforestry in the eastern Himalayan region: Land management system supporting ecosystem services. *Tropical Ecology*. 48(2): 189-200.
- Standley, P. C. y J. A. Steyermark. *Flora of Guatemala*. Chicago National History Museum. Vol. 24, part III. 454 pp.
- Vásquez S, M. A. 2007. Recursos polínicos utilizados por la abeja nativa Shuruya (*Scaptotrigona pectoralis*) (Apidae: Meliponini) en un meliponario de la parte baja de Los Cipresales en Pachalum, Quiché, durante la época seca y lluviosa. Universidad de San Carlos de Guatemala, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Tesis de Licenciatura en Biología.

- Wilson, R. 1995. Ametralladoras y Espíritus de la Montaña, los efectos culturales de la Represión Estatal entre los Q'eqchi'es de Guatemala. Cobán: Textos Ak'Kutan.
- Wanjiku, M. 2006, Bee Diversity and some Aspects of their Ecological Interactions with Plants in a Successional Tropical Community. Disertación: Tesis de Doctorado en Matemática. Universidad Friedrich-Wilhelms de Bonn.

12. ANEXOS



Anexo 1. Ubicación de los puntos de muestreo dentro de la Ecorregión Lachúa: 1) San Luis, 2) Tzetoc, 3) Pataté Icbolay.



a)

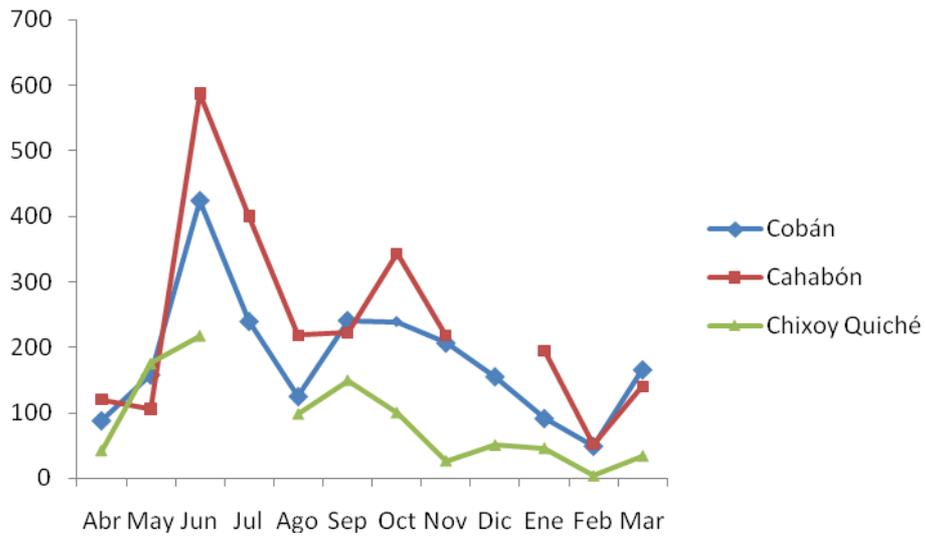


b)

Anexo 2. Elaboración de láminas fijas a partir de las cargas polínicas de las abejas: a) manipulación de gel de glicerina con polen, b) tinción y homogenización de la muestra.



Anexo 3. Fotografía microscópica del polen de cardamomo.



Anexo 4. Precipitación pluvial en mm, en las estaciones meteorológicas del INSIVUMEH cercanas al Parque Nacional Laguna Lachúa, durante los meses cubiertos por los muestreos.

Natalia Escobedo Kenefic
Estudiante

Licda. María Eunice Enríquez
Asesora

Dr. Juan Fernando Hernández
Revisor

Licda. Rosalito Barrios de Rodas
Directora de Escuela

Dr. Oscar Manuel Cobar Pinto
Decano