

# LAS ABEJAS DE LA RESERVA BIOLÓGICA DE SAN RAMÓN: LISTA PRELIMINAR Y ANOTACIONES ECOLÓGICAS SOBRE LA FAMILIA APIDAE

**Jorge Lobo**

Escuela de Biología, UCR

## INTRODUCCION

Las abejas son, dentro del orden Hymenoptera (abejas, avispas y hormigas), un grupo definido por la presencia de pelos plumosos y otras características morfológicas. A nivel ecológico, y muy relacionado con su morfología externa, se caracterizan por su hábito de forrajear sobre recursos florales, especialmente polen, como base para la alimentación larval. Además del polen y el néctar, la recolecta de resinas, barro, aceites, esencias florales y otros recursos son también importantes por ser materiales destinados a la nutrición complementaria o a la construcción del nido (Roubik 1989). De estas necesidades se origina su importante papel en la polinización de muchas plantas tropicales, sea como agentes polinizadores, simples comensales o como "ladronas" de néctar y polen. Por ejemplo, aproximadamente 60 géneros de orquídeas son visitados y posiblemente polinizados por abejas, especialmente machos de abejas euglossinas (Dressler 1981).

Las abejas de la familia Apidae se distinguen por la posesión de una corbícula en las hembras, una adaptación de la tibia de la pata trasera para cargar polen y otros materiales. Esta familia se subdivide a su vez en cuatro tribus o subfamilias:

- Euglossinae, conocidas como las abejas de las orquídeas, poseedoras de largas estructuras bucales que les permite visitar numerosas flores de corola larga. Los machos juegan un papel importante en la polinización de numerosas especies de orquídeas. Existen en Costa Rica 32 especies

de esta subfamilia (Griswold, Parker y Hanson 1995).

- Bombinae, los abejorros. Este es un grupo poco numeroso en los trópicos comparado a las regiones templadas, pero llegan a ser más abundantes en regiones a más de 1500 m de altitud. En términos de polinización se caracterizan por practicar vibraciones del tórax para liberar polen de anteras tubulares, (6 especies en Costa Rica, según Griswold, Parker y Hanson, 1995).

- Apinae, las abejas de miel. Estas abejas son el ejemplo típico de sociedades de insectos altamente desarrolladas. Su densidad ha aumentado notablemente en regiones Neotropicales ha partir de la migración de las abejas africanizadas, una subespecie africana de *Apis mellifera*, con niveles variables de mezcla con otras razas de esta especie (Lobo y Krieger 1989).

- Meliponinae, las abejas sin aguijón. Uno de los grupos de insectos más numerosos y conspicuos de bosques tropicales. Así como Apinae, las abejas sin aguijón se organizan en sociedades muy avanzadas con castas bien definidas. Es el grupo con el mayor número de especies descritas para Costa Rica, con aproximadamente 55 especies, según observaciones del autor.

Las abejas poseen en común la facilidad con que son atraídas a la miel o sustancias azucaradas, o a compuestos aromáticos en el caso de los machos de Euglossinae (Wille 1962; Dressler 1981). Aunque no todas las especies de

melipónidos son atraídas con igual facilidad a estos atrayentes, la efectividad de estos métodos de recolecta los convierte en objetos muy apropiados para cursos de campo y para la investigación en biología tropical.

Dentro de los factores que pueden influir en la composición específica de las abejas de la Reserva Biológica de San Ramón se encuentran, lógicamente, la altitud y la posición geográfica.

Considerando los dos grupos más diversos de Apidae, Euglossinae y Meliponinae, se puede afirmar que en Costa Rica la mayor diversidad de especies se encuentra en las regiones bajas y húmedas del litoral Atlántico y Pacífico Sur. Sin embargo, la mayor parte de estas especies poseen rangos de distribución desde los 0 hasta los 900-1000 m de altitud. Lógicamente estos rangos dependen de las condiciones climáticas locales (particularmente la precipitación y temperatura), así como del grado de deforestación local.

En lo que se refiere la distribución regional, la mayor parte de las especies de abejas se pueden encontrar en todas las regiones del territorio costarricense, con importantes excepciones. Por ejemplo, en la subfamilia Meliponinae, *Trigona ferricauda*, *Trigona pallens*, *Oxytrigona daemioniacae* y *Aparatrigona* sp. sólo se han recolectado en la subregión SE del litoral Atlántico, como un ejemplo de especies con su límite Norte de distribución en los bosques húmedos de la Vertiente Caribe de Costa Rica, aisladas del Pacífico Sur por la Cordillera de Talamanca. También restringidas a la Vertiente Norte y Atlántica se encuentran *Partamona testacea* y *Trigona necrophaga*, esta última un notable ejemplo de una abeja especializada en la recolecta de carroña y con el límite Norte de su distribución posiblemente en Costa Rica. Sólo en el Pacífico Sur se encuentran, dentro de Costa Rica, *Nogueirapis mirandula* y *Ptilotrigona lurida*, especies con una distribución muy dispersa ya que sólo vuelven a aparecer en el sur de Panamá y América del Sur. En el Pacífico Seco de Costa Rica *Melipona beechei* encuentra el límite sur de su distribución, uno de los pocos melipónidos con distribución restringida al norte de América Central y México. Un posible caso semejante está representado por *Melipona yucatanica*, que se ha recolectado en el bosque seco de la cuenca del Térraba.

Por último, tenemos las especies

endémicas del bosque nuboso y montano bajo y alto de Costa Rica y oeste de Panamá: *Meliwillea bivea* y *Partamona grandipennis* (Roubik, Lobo y Camargo, en prensa)

La Reserva Biológica de San Ramón "Alberto Ml Brenes" es una extensión de 8000 Ha compuesta principalmente por bosque primario, localizada en la pendiente Atlántica de la cordillera de Tilarán. La altura máxima dentro del área de la Reserva es de 1500 m (Fila del Volcán Muerto, (Cerro Jabonal) y la mínima de 600 m, al NE de la Reserva. La mayor parte del área está dominada por un relieve muy abrupto, con pendientes que oscilan entre los 25° y los 30°, determinado por las cuencas de los ríos San Lorencito, Jamaical y Palmichal, afluentes del río San Lorenzo (Vargas 1991). Debido a estas condiciones recibe una fuerte descarga de humedad de los vientos alisios del NE durante casi todo el año. Los niveles de precipitación oscilan entre los 100 mm a 500 mm mensuales, con un promedio anual próximo a los 4000 mm, aunque buena parte de la descarga de humedad ocurre por lloviznas y nieblas (Vargas 1991). Dentro de las categorías de vegetación definidas por Gómez (1986) para Costa Rica, la vegetación de la Reserva estaría dentro de lo que se denomina como vegetación de la zona intermedia, que encuentra su delimitación altitudinal entre los 500 m y 1500 m en la Vertiente Caribe. Es una de las zonas con mayor diversidad de vegetación (de 100-160 spp arbóreas /Ha) con cobertura de 90-100 %, y una amplia diversidad de plantas epífitas y helechos (Gómez 1986). Sin embargo, en los picos de las filas montañosas dentro de la reserva, el tipo de vegetación cambia hacia uno propio de zonas más frías, de tipo submontano o montano bajo (Vargas 1991)

En una región de altitud intermedia, como en la que se encuentra la Reserva Biológica de San Ramón, es de esperar que muchas especies de insectos propios de las zonas bajas de las Vertientes Norte y Caribe de Costa Rica, encuentren su límite superior altitudinal en las cuencas superiores de los afluentes de los principales ríos que irrigan estas vertientes, como los que cruzan la Reserva de San Ramón. Gómez (1986) expone como, para el caso de elementos de la vegetación, las cuencas de ríos han sido un accidente geográfico muy importante para la migración de especies de áreas bajas hacia valles intermontanos. En las zonas más altas de la

Reserva se podrían encontrar grupos propios de estas altitudes, como en el caso de las abejas y algunos géneros de melipónidos o abejorros.

Este trabajo tiene como objetivo iniciar una revisión de las especies de abejas existentes dentro de la Reserva Biológica de San Ramón, incluyendo descripciones de algunos aspectos de su historia natural. Dentro de las posibilidades de movilización y de recolecta, este muestreo incluyó recolectas a diferentes altitudes y subregiones dentro de la Reserva, con el propósito de caracterizar mejor las influencias de diferentes factores climáticos y biológicos en la diversidad de abejas de la Reserva Biológica de San Ramón.

## METODOS

Para la observación y recolecta de abejas se utilizaron diferentes atrayentes, colocados durante diferentes días en diferentes puntos dentro de la Reserva. Para Melipónidos, *Apis mellifera* y *Bombus* spp. se utilizó una dilución de miel común en agua 1:1 atomizada sobre la vegetación en parches de aproximadamente 3 m de diámetro. Cada media hora se recolectaba una muestra de las especies atraídas para identificación taxonómica, así como se realizaba un conteo del número total de individuos por especie o género. Esta recolecta fue realizada durante varias visitas a la Reserva en estaciones lluviosas de 1994 y 1995.

En el caso de Euglossinae fueron utilizados tres compuestos atractivos para machos de este grupo: salicilato de metilo, acetato de bencilo y cineol.

Tres bolas de algodón y gasa, saturadas con cada uno de estos compuestos, eran colgadas de una cuerda a una altura de aprox. 1.5 m, dejando una distancia de 10 a 15 metros entre cada atrayente. Al igual que en el caso anterior, se recolectaron y anotaron las abejas atraídas durante un espacio de 5 horas a 6 horas por día, desde las 7 a.m. hasta las 1 p.m., durante 7 días continuos en julio de 1995.

Los puntos de muestreo fueron los siguientes:

- 1- Diferentes puntos a la orilla del río San Lorenzo frente a la Estación. Altitud 900 m.
- 2- Fila del Volcán Muerto (1300-1400 m.).
- 3- 400 m de la Estación en el sendero de acceso

(900-950 m.).

4- Sendero al norte de la Estación, área más alta (900 m.).

5- Colonia Palmareña, río San Lorencito (600 m.)

6- Río San Lorenzo (800 m.).

Para complementar esta información, fueron revisadas las colecciones de abejas en el Museo de Insectos de la UCR y del Instituto de Biodiversidad (INBIO), con el objetivo de revisar las especies recolectadas en la región de San Carlos y altitudes intermedias de la Vertiente Norte de Costa Rica.

## RESULTADOS Y DISCUSION

La tabla 1 muestra el total de especies de abejas atraídas a la miel en diferentes puntos de recolecta dentro de la Reserva de San Ramón. La tabla excluye las abejas Halictidae y numerosas especies de Vespidae que fueron también observadas, aunque no en tanta abundancia como las especies listadas. Algunas especies fueron muy abundantes en todos los sitios, como *P. cupira* y *A. mellifera*. Otras estuvieron restringidas a la zona más baja dentro de los puntos de colecta (Colonia Palmareña). La presencia de *M. fuliginosa* (jicote congo) es notable ya que se trata de la especie más grande entre los Melipónidos, y una de las más raras y cada vez más difíciles de recolectar en Costa Rica. Es típica de bosques primarios y aparentemente es más factible encontrarla en regiones de altitud intermedia.

Otro elemento importante dentro de la Tabla 1 es *Plebeia* sp.A, ya que posiblemente represente una especie no descrita de este género. No se encuentra otra especie semejante en las especies de Costa Rica y Panamá, pero su descripción definitiva debe esperar a una revisión más exhaustiva de otras colecciones. Se caracteriza por ser de un tamaño grande dentro del rango de este género, y por poseer patrones amarillos en su cara muy diferentes a los presentados por otras especies del género

Las dos especies del género *Bombus* son las que han sido observadas más frecuentemente en bosques húmedos intermedios o bajos. *Bombus volucelloides* es una de las abejas más frecuentes

en inflorescencias próximas a la Estación. Un nido de *Bombus pullatus* fue encontrado entre las raíces de una palmera en uno de los senderos, siendo un caso donde abejas sociales aprovechan las cavidades formadas entre las raíces aéreas como sostén del resto de la estructura del nido. Este comportamiento no ha sido observado en nidos de melipónidos (Wille y Michener 1971).

Las abejas africanizadas mostraron una presencia abundante en casi todos los sitios de recolecta. Este es un hecho interesante ya que la literatura ha informado de su ausencia al interior de los bosques lluviosos (Roubik, 1989), debido a una supuesta falta de adaptación a diferentes condiciones ambientales dentro de regiones no alteradas, como alta humedad, ausencia de luz en el sotobosque o competencia con otras abejas. Algunos de los sitios donde llegaron abejas melíferas se encontraban a 1.5 kms en línea recta del borde la Reserva, donde se inician los potreros y charrales. Posiblemente los nidos de estas abejas se encontraban cerca del sitio de estudio, ya que el inicio del forrajeo masivo ocurrió poco después de la dispersión de la miel. Un estudio más detallado de la distribución de estas abejas dentro de la reserva podría ayudar a definir si dentro de la Reserva de San Ramón las abejas africanizadas han sido capaces de colonizar amplias áreas de bosque primario.

Las observaciones en los sitios de recolecta (fig. 1) mostraron el patrón característico que se observa en recurso de tipo abundante y muy localizado: la existencia de unas pocas especies dominantes y mayoritarias, con numerosas obreras forrajeando durante casi todo el período de observación y que numéricamente excede en mucho la cantidad de las otras especies; la presencia de una serie de especies que aunque llegan a reclutar numerosas obreras nunca llegan a convertirse en grupo dominante, y finalmente la visita esporádica de abejas de forrajeo solitario. Las primeras consiguen localizar rápidamente la miel y reclutan más obreras con eficiencia y rapidez. Los otros grupos de especies se caracterizan por un forrajeo solitario o con bajo reclutamiento (Johnson y Hubbell 1977), como es el caso de las especies de *Melipona*, *T. fulviventris*, etc.

Otra especie que se comportó de la misma manera fue *T. silvestriana*, la especie más grande de este género. Sin embargo, esta especie puede llegar también a forrajear masivamente y desplazar a otras abejas según observaciones realizadas en la Reserva anteriormente, lo que debe depender de la proximidad de un nido

*P. cupira* fue la especie más abundante en estos parches de miel. Es la primera especie que aparece en el inicio de las mañanas en forma de unas pocas obreras exploradoras. El establecimiento de un forrajeo masivo con más obreras reclutadas por las exploradoras depende de las condiciones del tiempo, y puede demorar hasta la mitad de la mañana si es frío y húmedo, como ocurrió en el sendero Norte (fig 1). Otro factor que podría contribuir a su dominancia en los parches de miel podría ser su mayor densidad poblacional, tanto por el tamaño de sus nidos como por la abundancia de estos dentro de la Reserva. Su especie congénere, *P. testacea*, llega a ser dominante en parches de miel en regiones más bajas de la Vertiente Atlántica. Como se dijo anteriormente, en Costa Rica esta es una especie típica de la Vertiente Caribe y Norte, por lo que su presencia en la Reserva de San Ramón está relacionado claramente con su posición geográfica.

Como otro hecho observado, es evidente la presencia en la Colonia Palmareña de cuatro especies pequeñas que ocupan lugares intermediarios en densidad de forrajeo y que están ausentes o muy escasas en otras partes de la Reserva: *S. latitarsis*, *Trigonisca* sp., *T. angustula* y *P. frontalis*. Estas especies forrajean entre los cientos de obreras de *P. cupira* y *A. mellifera*, favorecidas por su pequeño tamaño y por la abundancia del recurso. Su presencia abundante y exclusiva en la Colonia Palmareña indica que existe un cambio drástico en la abundancia de algunas especies de Melipónidos en la transición de la faja de los 700-800 m de altitud a la de los 900-1000 m de altitud, dentro de la cuenca del río San Lorencito.

Este cambio posiblemente sea debido a diferencias microclimáticas que pueden existir con pequeñas variaciones de altitud dentro de la Cordillera de Tilarán. De hecho, con la excepción

de *T. angustula*, estas especies no se encuentran a altitudes mayores a los 1000 m en otros lugares del país. Estas observaciones parecen repetirse con algunas especies de Euglossinae, como veremos más adelante.

La tabla 2 muestra las especies de Euglossinae recolectadas con atrayentes químicos en dos localidades de la Reserva. Los datos se expresan en individuos/hora con el propósito de dar una idea cualitativa de su orden de abundancia corregido por diferencias en el tiempo de observación. Además de las especies listadas en esta tabla, fue recolectada *Euglossa turbinifex*, en el sendero al Norte del Refugio. Así, durante aproximadamente 14 horas de recolecta continua, fue posible observar individuos de 15 especies del género *Euglossa* (de un total de 32 especies para Costa Rica), 2 especies del género *Eulaema* e individuos de una sola especie en los géneros *Eufriesea* y *Exaerete*. En total llegaron a los atrayentes un promedio de 8 a 11 abejas euglossinas por hora de observación. Estos valores son menores a los obtenidos por Janzen *et al* (1982) y por Pearson y Dreesler (1985) en regiones bajas de Costa Rica y Panamá, donde se colectan de 15 a 30 abejas euglossinas por hora. Posiblemente esta comparación, en vez de mostrar menor densidad de abejas en regiones más altas, posiblemente sea un resultado del menor poder atractivo de las esencias en ambientes más húmedos y fríos. Observaciones con control de temperatura y humedad podrían servir para aclarar estas dudas.

El cineol fue con mucho el compuesto más atractivo para las especies de *Euglossa*, mientras que *E. meriana* fue más atraída por el salicilato de metilo y el acetato de bencilo, tendencias que también fueron observadas por Janzen *et al.* (1982) en Santa Rosa y Corcovado

Las especies de de Euglossinae más abundantes en ambos sitios de la Reserva de San Ramón fueron *E. cybelia*, *E. imperialis*, y *E. meriana*. Las dos últimas son especies muy abundantes también en regiones bajas, pero *E. cybelia* es una especie rara en Corcovado y Santa Rosa (Janzen *et al.*, 1982)

Algunas diferencias pudieron apreciarse entre la localidad más baja de Colonia Palmareña

y el resto de la Reserva. Tres abejas grandes y conspicuas de Euglossinae, *E. cingulata*, *E. schmidiana* y *E. frontalis*, fueron observadas solamente en esta localidad, así como *E. ignita* y *E. allostica*. La ausencia de las especies anteriores en las partes más altas de la cuenca del San Lorenzo parece confirmar las observaciones hechas con los Melipónidos, con respecto a la existencia de un abrupto clino altitudinal en la presencia de algunas especies de abejas.

Fue posible observar Euglossinae y otras abejas portando polinios de diferentes géneros de orquídeas. Las abejas no Euglossinae con polinios fueron *Bombus volucelloides*, *Partamona cupira* y *Plebeia frontalis*. Es conocido que varias especies de *Bombus* y de Meliponinae transportan polinios de algunos géneros de orquídeas, y se sugiere que estas abejas pueden jugar un papel importante en la polinización de estas plantas (Dressler 1981). *Maxillaria* y *Trigonidium* son citados como géneros posiblemente polinizados por abejas melipónidas (Dressler 1981), lo que concuerda con las observaciones hechas durante la presente recolecta. Los otros géneros de orquídeas, recolectados en abejas euglossinas, forman parte de los grupos de orquídeas polinizados por machos de estas abejas (Dressler 1981), con excepción de *Epidendrum*, que es citado como un grupo de orquídeas polinizado por mariposas nocturnas (Dressler 1981)

Como conclusión preliminar, se puede decir que en las localidades próximas al sector SE de la Reserva de San Ramón, además de un grupo mayoritario de especies de amplia distribución en Costa Rica, habitan una serie de abejas típicas del bosque húmedo de la vertiente Atlántica de Costa Rica, y que ciertas especies de zonas bajas desaparecen rápidamente conforme se sube a lo largo de las cuencas de los principales ríos de la Reserva. Algunos casos de endemismo local o propios del bosque nuboso de Costa Rica son también posibles. Por otro lado, y como un detalle interesante de la historia natural de esta Reserva, más observaciones sobre el transporte de polinios de orquídeas tanto en abejas euglossinas como en otros grupos de abejas, podrían ayudar a entender la dinámica de la polinización de las orquídeas a nivel local.

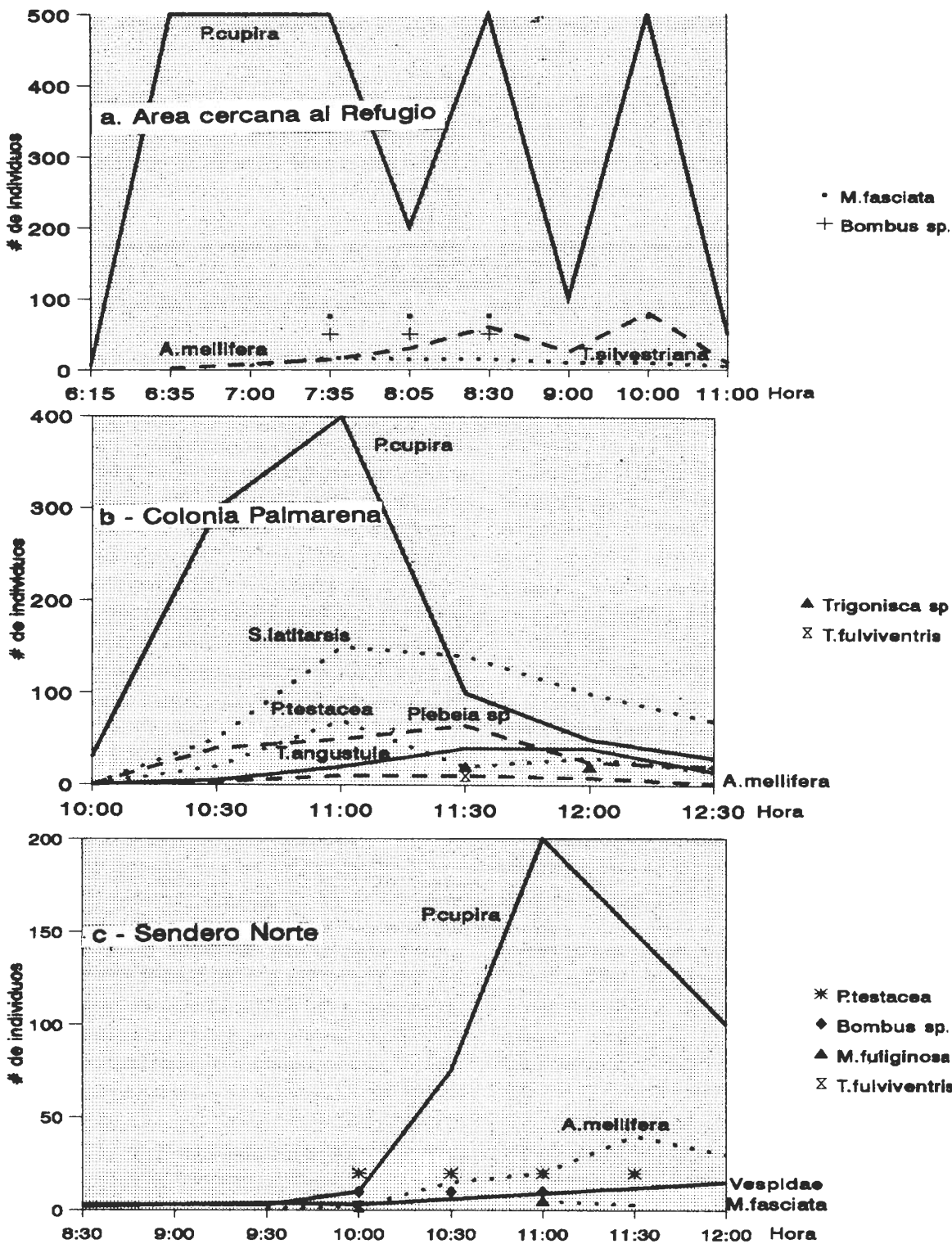


Fig. 1 Abundancia de diferentes especies de abejas durante la mañana en dispersiones de miel diluida en agua, en diferentes localidades dentro de la Reserva Biológica de San Ramón. Los símbolos representan visitas esporádicas de uno o dos individuos de especies minoritarias. Las líneas indican la abundancia de especies mayoritarias según la escala a la izquierda.

**Tabla 1.** Especies de abejas atraídas a la miel en diferentes puntos de muestreo en la Reserva Biológica de San Ramón. Julio 1995

ESPECIE	PUNTOS DE MUESTREO			
	1 y 2	4	5	6
<b>Meliponinae</b>				
<i>Partamona cupira</i>	X	X	X	X
<i>Partamona testacea</i>	X	X	X	X
<i>Trigona silvestriana</i>	X	X		X
<i>Melipona fasciata</i>	X	X	X	
<i>Melipona fuliginosa</i>	X	X		
<i>Trigona fulviventris</i>	X	X	X	
<i>Plebeia frontalis</i>			X	X
<i>Plebeia sp.A</i>	X	X		
<i>Tetragonisca angustula</i>			X	
<i>Scaura latitarsis</i>			X	
<i>Trigonisca sp.</i>			X	
<i>Scaptotrigona mexicana</i>	X			
<b>Bombinae</b>				
<i>Bombus volucelloides</i>	X	X		
<i>Bombus pullatus</i>	X			
<b>Apinae</b>				
<i>Apis mellifera</i>	X	X	X	X

**Tabla 2.** Número aproximado de individuos por hora de recolecta de diferentes especies de Euglossinae atraídos a tres sustancias aromáticas en la Reserva Biológica de San Ramón. Julio 1995.

COMPUESTO ESPECIE	PUNTO DE MUESTREO	
	1 y 2	Colonia Palmareña
<b>Cineol</b>		
<i>Euglossa cybelia</i>	1.3	1.0
<i>Euglossa imperialis</i>	0.6	2.3
<i>Euglossa heterosticta</i>	0.1	-
<i>Euglossa championi</i>	0.2	0.6
<i>Euglossa mixta</i>	0.1	-
<i>Euglossa dressleri</i>	0.1	0.7
<i>Euglossa dodsoni</i>	0.7	1.3
<i>Euglossa despecta</i>	0.1	-
<i>Euglossa tridentata</i>	0.1	1.0
<i>Euglossa allosticta</i>	-	0.6
<i>Euglossa ignita</i>	-	0.3
<i>Euglossa towsendi</i>	-	0.1
<i>Euglossa bursigera</i>	-	0.1
<i>Euglossa igniventris</i>	-	0.2
<i>Eulaema meriana</i>	0.4	-
<i>Eulaema cingulata</i>	-	0.3
<i>Exaerete frontalis</i>	-	0.5
<i>Eufriesea schmidtiana</i>	-	0.3
<b>Salicilato de metilo</b>		
<i>Euglossa championi</i>	0.1	-
<i>Euglossa erythrochlora</i>	0.1	-
<i>Euglossa cybelia</i>	0.1	-
<i>Eulaema meriana</i>	3.0	0.3
<b>Acetato de Bencilo</b>		
<i>Euglossa cybelia</i>	0.1	-
<i>Euglossa dodsoni</i>	0.1	-
<i>Eulaema meriana</i>	1.1	1.3
<b>TOTAL</b>	<b>8.2</b>	<b>11.1</b>

**Tabla 3.** Especies de abejas con polinios de orquídeas y géneros encontrados por especie de abeja

ESPECIE DE ABEJA	GENERO DE ORQUIDEA	LOCALIZACION DEL POLINIO
<b>Euglossinae</b>		
<i>Euglossa cybelia</i>	<i>Kefersteinia</i>	Base de las antenas
<i>Euglossa tridentata</i>	<i>Lycaste</i>	Margen posterior del escutelo
<i>Euglossa dodsoni</i>	<i>Gongora</i>	Margen posterior del escutelo
<i>Eulaema meriana</i>	<i>Houlettia</i>	Parte posterior de la cabeza
<b>Bombinae</b>		
<i>Bombus volucelloides</i>	<i>Epidendrum</i>	Proboscis. maxila
<b>Meliponinae</b>		
<i>Plebeia frontalis</i>	<i>Trigonidium</i>	Margen posterior del escutelo
<i>Partamona cupira</i>	<i>Maxillaria</i>	Margen posterior del escutelo

### BIBLIOGRAFIA

- DRESSLER, R.L. 1981. The orchids: natural history and classification. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- GRISWORLD, T., F.D. PARKER & P.E. HANSON. 1995. The bees (Apidae). p. 650-691. In: Hanson, P.E. y J.D. Gauld (eds.) The Hymenoptera of Costa Rica. Oxford University Press.
- GOMEZ, L.D. 1986. Vegetación de Costa Rica. Vol I. Editorial UNED. San José, Costa Rica.
- JANZEN, D.H., P.J. DE VRIES, M.L. HIGGINS & L.S. KIMSEY. 1982. Seasonal and site variation in Costa Rican euglossine bees at chemical baits in lowland deciduous and evergreen forests. *Ecology*, 63: 66-74.
- JOHNSON, L.K. & S.P. HUBBELL. 1975. Contrasting foraging strategies and coexistence of two bee species on a single resource. *Ecology* 56:1398-1406.
- LOBO, J.A. & H. KRIEGER. 1992. Maximum likelihood estimates of gene frequencies and racial admixture in *Apis mellifera* (Africanized honeybees). *Heredity* 68: 441-448.
- ROUBIK, D.W. 1989. Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge University Press.
- ROUBIK, D.W. & J.D. ACKERMAN. 1987. Long-term ecology of euglossine orchid-bees in Panamá. *Oecologia*, 73:321-33.
- ROUBIK, D.W., J.A. LOBO & J.M.F. CAMARGO. New Endemic Stingless Bee Genus from Central American cloudforests-Biogeography and the Cretaceous Age of Meliponines revisited (Hymenoptera: Apidae; Meliponinae). (en publicación).
- PEARSON, D.L. & R.L. DRESSLER. 1985. Two-year study of male orchid bee (Hymenoptera: Apidae: Euglossini) attraction to chemical baits in lowland southeastern Peru. *J. Trop. Ecol.* 1:37-54.
- VARGAS, G. 1991. Algunas consideraciones geográficas, geológicas y ecológicas de la cuenca del Río San Lorenzo, San Ramón, Alajuela, Costa Rica. p. 17-23. In: R. Ortiz (ed.). Memoria de Investigación, Reserva Forestal de San Ramón. Oficina de Publicaciones de la UCR. San José, Costa Rica.
- WILLE, A. 1962. A technique for collecting stingless bees under jungle conditions. *Insectes Sociaux*, 9: 291-293.
- WILLE, A. & C.D. MICHENER. 1971. The nest architecture of stingless bees with special reference of those of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 21:1-278.