

Las abejas *Peponapis* y *Xenoglossa* en Costa Rica y su importancia en la polinización de las *Cucurbita* domésticas*

Alvaro Wille

Museo de Entomología, Escuela de Fitotecnia, Facultad de Agronomía, Universidad de Costa Rica.

(Recibido para su publicación el 23 de octubre de 1984)

Abstract: The squash and gourd bees, endemic to the Americas, are represented by 20 species, five of which are found in Costa Rica: four in the genus *Peponapis* and one in *Xenoglossa*. Since these two genera show a very close relationship, a series of common biological and morphological characters are given. According to the studies of Hurd and Linsley the majority of species (16) are found in Mexico, where the maximum development of *Cucurbita* occurs. This fact suggests that both plants and bees had their origin in Mexico, from where they migrated South and North. Keys are presented for identification of both sexes of the Costa Rican species. Additional information includes synonymical bibliographies and references. The squash and gourd bees virtually derive their entire economy from *Cucurbita*. Adaptive evolution between these bees and the flowers of *Cucurbita* is also shown, making the closely related genera *Peponapis* and *Xenoglossa* the best pollinators for the domestic or cultivated *Cucurbita*. *Peponapis limitaris* seems to be the best pollinator in Costa Rica, due to its wide distribution and abundance in this country, while *Peponapis apiculata* appears the better pollinator of *Cucurbita ficifolia* (chiverre), which is cultivated at altitudes above 1000 meters.

El propósito de este trabajo es dar a conocer las especies de abejas que se han adaptado específicamente a la polinización de las *Cucurbita* domésticas (ayote, zapallo, chiverre, etc.), y proporcionar claves e información adecuada para la determinación de las especies de abejas del ayote de Costa Rica, las cuales se agrupan en dos géneros íntimamente relacionados: *Peponapis* y *Xenoglossa*, pertenecientes a la familia Anthophoridae y a la tribu Eucerini.

Este estudio, que sirve de base para cualquier investigación futura sobre la biología de estas abejas y su polinización de las *Cucurbita* domésticas, es parte de otro más amplio sobre las cucurbitáceas y su relación con las abejas, cuyo primer informe trató de la polinización del chayote (Wille y Orozco, 1983).

Se conocen 20 especies de abejas del ayote en el continente Americano, del cual son oriundas. Sólo en México se encuentran 16 especies,

11 de las cuales han emigrado a los Estados Unidos, donde además existe una especie propia (*Xenoglossa kansensis* Cockerell). De estas 17 especies, 10 son de *Peponapis* y 7 de *Xenoglossa*. En América del Sur se han descrito sólo tres especies de *Peponapis*, confinadas a esa región; sin embargo, todas ellas presentan una relación estrecha con las especies del norte y es obvio que se derivan de ancestros comunes. Por ejemplo, *Peponapis citrullina* (Cockerell), de la parte norte de Suramérica, está íntimamente emparentada con *Peponapis limitaris* (Cockerell), especie que se extiende desde la parte sur de Texas hasta Panamá.

En Costa Rica hemos encontrado cuatro especies de *Peponapis* (*limitaris*, *apiculata*, *crassidentata* y *utahensis*) y sólo una especie de *Xenoglossa* (*gabbii*), confinada a la región de Guanacaste y zonas adyacentes de Puntarenas.

Según estudios de Hurd y Linsley (1970) todas las especies de *Peponapis* y *Xenoglossa* dependen del polen y néctar del género *Cucurbita*. En opinión de esos investigadores (1966; 1967a; 1967b; 1970; 1971) las abejas del ayote y las plantas de *Cucurbita* tuvieron su origen en México y el sur de los Estados Unidos

* Este trabajo se presenta en memoria del desaparecido Dr. Paul D. Hurd Jr., de la Universidad de California, especialista mundial en la evolución y taxonomía de las abejas del ayote, en agradecimiento por el estímulo y ayuda que me otorgó en los comienzos de los años sesenta.

desde el Terciario Inferior, estableciéndose desde el comienzo una coevolución estrecha entre esas plantas y abejas. De acuerdo con los mismos autores, los aborígenes cultivaron e introdujeron las *Cucurbita* domésticas de México a otros lugares; en esta forma, estas plantas y sus abejas polinizadoras, lograron extenderse hacia el norte, hasta llegar al borde sureste del Canadá, como es el caso de *Peponapis pruinosa* (Say). En su expansión hacia el sur, tres formas de *Peponapis* lograron ocupar América del Sur, donde evolucionaron independientemente hasta formar tres especies diferentes (*Peponapis citrullina*, *P. fervens* y *P. melonis*) al núcleo mexicano, gracias quizás al aislamiento geológico desde el Eoceno Inferior al Plioceno Superior. Los autores citados mencionan que todas las *Cucurbita* suramericanas fueron introducidas por el hombre con excepción de dos especies silvestres (*Cucurbita andreana* y *C. ecuadorensis*); también proponen que por lo menos hace más de 25.000 años las *Cucurbita* domésticas fueron introducidas (posiblemente por medios naturales o por aborígenes nómadas y recolectores) y así las tres especies de *Peponapis* habrían tenido la oportunidad de evolucionar adaptándose a las nuevas *Cucurbita*. Además se ha confirmado que los aborígenes usaban las semillas de ayote (*Cucurbita moschata* y *C. mixta*) desde 8.000 a.C.

En otras palabras, los estudios arqueológicos indican la asociación del hombre con esas plantas desde hace 10.000 años, en Oaxaca, México. En Perú, el uso de estas plantas es más tardío, 2.500 a.C. (Whitaker y Cutler, 1965; Linares y Ranere, 1980).

En la parte norte de nuestro continente (EE.UU. y México) se conocen alrededor de 25 especies silvestres de *Cucurbita* que llegan hasta San Salvador (Whitaker y Bemis, 1965). Además se conocen cinco especies cultivadas en todo el continente.

Estas especies domésticas se distinguen por la forma del pedúnculo del fruto y son las siguientes: *Cucurbita moschata* Duch. ex Poir: El pedúnculo tiene cinco costillas longitudinales bien marcadas, dejando surcos profundos; en el extremo distal, contiguo al fruto, se expande en forma de disco. Se conocen varios cultivares, algunos con fruto en forma de botella y el cuello recto o curvo; a todos ellos se les da el nombre de ayote o zapallo. *C. pepo* L., como la especie anterior, tiene el pedúnculo con cinco

costillas, pero las arcas intercostales son poco profundas y carece de expansión distal discoide. Se le conoce también con el nombre de ayote y zapallo; sin embargo, algunos de los cultivares son mejor conocidos como pipián y zucchini. *Cucurbita mixta* Pang., es de pedúnculo ancho y corchoso, expandido cerca del fruto con cinco costillas poco pronunciadas; generalmente se le llama ayote y zapallo; ha sido confundida con *C. moschata* y *C. pepo* por tener varios caracteres en común con esas dos especies; sin embargo, se ha probado que es genéticamente diferente (León, 1968). *C. maxima* Duch., tiene el pedúnculo cilíndrico y corchoso; algunos autores (Millan, 1945) consideran esta especie como una derivación de la *C. andreana*, una de las dos especies silvestres suramericanas. En Costa Rica, por lo general, se le denomina zapallo, y a uno de los cultivares, por su forma peculiar, se le conoce como turbante. *C. ficifolia* Bouché, tiene un pedúnculo con cinco costillas que se expande hacia la base; esta especie se conoce como chiverre en nuestro país y se cultiva en las tierras altas, arriba de los 1.000 metros.

Según León (1968), el nombre americano ayote se deriva del nahuatl y el zapallo del quechua. El nombre de calabazo es el término castizo para el ayote y zapallo; los costarricenses reservamos ese vocablo para otra cucurbitácea (*Lagenaria siceraria*) cuyo fruto en forma de botella sirve para llevar agua.

MATERIAL Y METODOS

Desde la década de los sesenta se ha estado recolectando abejas que llegan a obtener polen y néctar en las flores de las *Cucurbita* domésticas en varios lugares del país. Las *Peponapis* y *Xenoglossa* se enviaron a Hurd y Linsley, quienes determinaron las especies e informaron sobre ellas en varios trabajos (1966; 1967a; 1967b y 1970). Por este motivo no hubo necesidad de examinar holotipos y paratipos.

Durante el año 1984 se recolectó en forma intensa en varias regiones del país, sobre todo en aquellas zonas que no se habían investigado en los sesentas. Sin embargo, la posibilidad de encontrar alguna especie nueva para Costa Rica es muy remota, por las razones que se ofrecen en la discusión y en las conclusiones.

Para los datos sobre morfología y biología se hizo uso de la literatura existente en esta materia y se complementó con la observación personal en el campo y en el laboratorio.

RESULTADOS

Las abejas del ayote de los géneros *Peponapis* y *Xenoglossa* están tan íntimamente relacionadas que Cockerell (1906; 1912) consideró *Peponapis* como subgénero de *Xenoglossa*. No obstante, los autores recientes los mantienen separados, no sólo por deferencia al uso establecido, sino también por la posibilidad de convergencia.

Los dos grupos se caracterizan por los siguientes rasgos comunes tanto biológicos como morfológicos: 1- Habilidad para volar en bajas temperaturas y con poca luz; en general la actividad de estas abejas comienza muy temprano, antes o poco después de la salida del sol. Estas abejas están muy sincronizadas con la antesis floral. 2- Los adultos y larvas se alimentan en forma exclusiva del néctar y el polen de las flores de las *Cucurbita* domésticas en Costa Rica, en donde no existen dichas plantas en forma silvestre. 3- Los machos tienden a pasar la noche dentro de las flores de *Cucurbita*; lo mismo sucede con las hembras cuando no están anidando. 4- Los nidos son construidos por las hembras en forma individual, casi siempre cerca de los cultivos de *Cucurbita*. La entrada del nido joven tiene siempre un túmulo de tierra alre-

dedor del agujero; en nidos más viejos, la entrada es en forma de embudo debido al tráfico de la abeja. El nido consiste de grupos de cuatro a cinco celdas verticales; en la parte superior del canal de entrada se encuentra por lo común un divertículo corto, que sirve como antecámara donde reposa la abeja. Las celdas no tienen constricciones pronunciadas en la parte anterior como en la mayoría de los antofóridos, y son aprovisionadas de polen y néctar, cubriendo sólo una cuarta o una quinta parte de la celda. El huevo flota literalmente sobre una capa delgada de néctar (Michelbacher *et al.*, 1968). La profundidad de los nidos varía de 12 a 22 cm. en *Peponapis* y hasta 70 cm en *Xenoglossa*. 5- La escopa cubre tanto las tibias posteriores como los basitarsos y está compuesta de pelos gruesos y holgados, sin presentar la densidad usual de las demás abejas. 6- El arreglo de los pelos de la superficie interna del basitarso posterior es peculiar: la superficie está provista con una banda angosta de pelos densos a lo largo del margen anterior, lo cual contrasta con el área ancha posterior, compuesta de relativamente pocos pelos. En esto se diferencian de las otras abejas eucerinas, las cuales tienen siempre la superficie uniformemente cubierta de pelos densos.

Clave para separar los géneros *Peponapis* y *Xenoglossa*

1. Machos con antenas de 13 segmentos; abdomen (metasoma) compuesto de siete segmentos visibles 2
Hembras con antenas de 12 segmentos; abdomen (metasoma) compuesto de seis segmentos visibles 3
2. Antenas cortas, en reposo no sobrepasan tégula *Xenoglossa*
Antenas largas, en reposo sobrepasan tégula *Peponapis*
3. Las mandíbulas con un diente subbasal prominente en la margen superior *Xenoglossa*
Las mandíbulas sin un diente subbasal prominente en la margen superior *Peponapis*

Género *Peponapis* Robertson

(Del griego *pepon* = un melón o ayote y del latín *apis* = una abeja)

Peponapis Robertson, 1902, Canadian Entomol., 34: 324.

Genotipo: *Macrocera pruinosus* Say, 1837 (Boston J. Nat. Hist., 1: 405, monobásico y designación original).

Las abejas de este género son aproximadamente del tamaño de la abeja doméstica (*Apis mellifera* L.) (11-17 mm). El integumento de la

mayoría es oscuro, pero las antenas, mandíbulas, tégula, patas y la superficie ventral generalmente son de coloración rojiza o ferruginosa. La pubescencia, más densa en el tórax, es pálida, con la excepción de *P. apiculata* (Cresson), en la cual su coloración es oscura. Los tergos basales del abdomen de la mayoría de las especies poseen una y algunas veces dos bandas transversales de pubescencia pálida. El patrón de contraste que causa estas bandas sobre los tergos abdominales constituye una de las características taxonómicas más obvias y útiles para el reconocimiento de las hembras; su naturaleza específica es más evidente en la parte posterior.

Clave para la separación de especies
(machos y hembras) de *Peponapis* de Costa Rica

1. Hembras con antenas cortas, de 12 segmentos, en reposo no sobrepasan tégulas 2
Machos con antenas largas, de 13 segmentos, en reposo sobrepasan tégulas 5
2. Tégula testácea o ferruginosa; pubescencia del tórax de color pálido, algunas veces mezclado con pelos negros (*P. utahensis*); terga apical del abdomen usualmente sin pubescencia rojiza o *fulvus* 3
Tégula negra o muy oscura; pubescencia del tórax negra o muy oscura; terga apical del abdomen con pubescencia rojiza o *fulvus* *apiculata*
3. Palpo maxilar de cinco segmentos 4
Palpo maxilar de seis segmentos *utahensis*
4. Uñas con el ramus interno más de la mitad de largo que el ramus externo; pelos de la escopa no densamente plumosos *limitaris*
Uñas con el ramus interno menos de la mitad de largo que el ramus externo; pelos de la escopa densamente plumosos *crassidentata*
5. Area malar corta, su longitud es mucho menor que el grosor del primer segmento flagelar; sexto tergum metasomal sin un diente fuerte a cada lado 6
Area malar más grande, su longitud es aproximadamente igual al grosor del primer segmento flagelar; sexto tergum metasomal con un fuerte diente a cada lado *crassidentata*
6. Tégula testácea o ferruginosa; pubescencia del tórax de color pálido, algunas veces mezclado con muchos pelos negros (*P. utahensis*); terga apical abdominal usualmente sin pubescencia rojiza 7
Tégula negra o muy oscura; pubescencia del tórax negra o muy oscura, algunas veces mezclada con pelos blancuzcos; terga apical abdominal con pubescencia rojiza *apiculata*
7. Segundo tergum metasomal con dos bandas transversales de pubescencia pálida (subapical y basal), algunas veces incompletas medialmente *limitaris*
Segundo tergum metasomal con sólo una banda transversal de pubescencia pálida (basal), algunas veces visible sólo a los lados *utahensis*

Género *Xenoglossa* Smith

(Del griego *xeno*= un extraño y *glossa*= la lengua)

Xenoglossa Smith, 1854, Catalogue of Hymenopterous in the British Museum, 2: 315.

Genotipo: *Xenoglossa fulva* Smith, 1854, *ibid.*, monobásico.

Las abejas de este género son más grandes y robustas (20-24 mm) que las anteriores. El integumento y la pubescencia de la mayoría de las especies es ferruginosa; sin embargo, en la única especie costarricense, *X. gabbi* (Cresson), la coloración es oscura. La pubescencia de los tergos abdominales no presenta bandas.

Las abejas polinizadoras de *Cucurbita* en Costa Rica
Peponapis limitaris (Cockerell)

Xenoglossa pruinoso limitaris Cockerell, 1906, Ann. Mag. Nat. Hist., 18: 73.

Tetralonia tenuifasciata Friese, 1916, Stettiner Entomol. Zeitung, 77: 295, 332 (Zahlreiche ♂ - ♀ von San José und San Mateo, Costa Rica).

Tetralonia tenuimarginata Friese, 1921, Stettiner Entomol. Zeitung, 82: 75, 78 (Costa Rica).

Peponapis (Peponapis) tenuimarginata, Michener, 1954, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.: 104: 132 (Panamá).

Peponapis limitaris (Cockerell), Hurd y Linsley, 1964, Hilgardia, 35: 468.

Esta especie se describió originalmente como una subespecie de *P. pruinoso* de ejemplares obtenidos al sur de Texas (Cockerell, 1906). Friese (1916), al estudiar las abejas de Costa Rica, le dio el nombre de *Tetralonia tenuifasciata*, que luego cambió por *T. tenuimarginata* (Friese, 1921), término que en 1954 usó Michener en su estudio de las abejas de Panamá, excepto que él la incluyó en el género correcto (*Peponapis*). En 1964, Hurd y Linsley, le dan la posición específica, separándola así de *P. pruinoso*, especie íntimamente emparentada con ella. *Peponapis limitaris* es esencialmente alopatrica con *P. pruinoso* en varios lugares de México, donde nunca presenta intergradación alguna.

Peponapis limitaris se extiende desde Texas hasta Panamá, y en Costa Rica es abundante en todo el país, a excepción de las partes muy altas. En el Valle Central se la encuentra en grandes cantidades en las flores de ayote. Esta abeja en realidad usa el polen de todas las *Cucurbita* domésticas, por lo que la convierte en la especie más importante en la polinización de estas plantas.

Peponapis apiculata (Cresson)

Tetralonia apiculata Cresson, 1878, Proc. Acad. Nat. Sci. Phila., 30: 220 (Hab. Costa Rica).

Eucera apiculata Cockerell, Dalla Torre, 1898, Cat. Hymen., 10: 225 (Costa Rica).

Xenoglossa apiculata Cockerell, 1906, Trans. Amer. Entomol. Soc., 32: 82, 102 (Costa Rica).

Tetralonia barbiceps Friese, 1916, Stettiner Entomol. Zeitung, 77: 295, 331 (San José, Costa Rica).

Tetralonia pyropyga Friese, 1916, Stettiner Entomol. Zeitung, 77: 295, 331-2 (San José, Costa Rica).

Tetralonia pyropyga var. *obscurata* Friese, 1925, Stettiner Entomol. Zeitung, 86: 20 (San José, Costa Rica).

Peponapis apiculata (Cresson), Hurd y Linsley, 1966, Ann. Entomol. Soc. Amer., 59: 838.

Como se puede apreciar de la sinonimia bibliográfica, el holotipo fue descrito originalmente por Cresson en 1878 de un ejemplar de Costa Rica. También de Costa Rica se seleccionaron el lectoholotipo y un lectoparatipo (Hurd y Linsley, 1966). La gran lista de sinonimias se debe a las fases de color del abdomen, cuya pubescencia puede ser totalmente oscura (*barbiceps*); parcialmente pálida en coloración (*pyropyga*, *obscurata*), o de pubescencia amarillenta, leonada o *fulvus* (*apiculata*). Según Hurd y Linsley (1966), como no fue posible descubrir diferencia fuera de las fases de color del abdomen, y en vista de que esta variación no es aparentemente segregable geográficamente, llegaron a la conclusión de que las fases de color son simplemente variaciones de la misma especie, *P. apiculata*, por lo que dichos nombres fueron puestos como sinonimias.

Esta especie es más oscura que las demás *Peponapis* de Costa Rica, por lo que es fácil distinguirla. *Peponapis apiculata* parece ser una especie de altura, y se extiende desde el sur de México a Costa Rica. Se considera la principal

polinizadora del chiverre (*C. ficifolia*); sin embargo, ha sido recolectada también en las flores de otras *Cucurbita* domésticas. Nosotros la hemos obtenido de flores del ayote en San Isidro de Coronado.

Peponapis crassidentata (Cockerell)

Xenoglossa pruinoso, Cockerell, 1906, Trans. Amer. Entomol. Soc., 32: 115.

Melissodes crassidentata Cockerell, 1949, Proc. U.S. Natl. Mus., 98: 466 (Honduras: Zamorano).

Peponapis crassidentata, La Berge, 1956, Univ. Kansas Sci. Bull., 37: 1179.

Peponapis crassidentata Cockerell, Hurd y Linsley, 1966, Ann. Entomol. Soc. Amer., 59: 843.

Esta especie se extiende desde el sur de Texas hasta Costa Rica. El autor la encontró por primera vez en Playas del Coco en 1962 (10 machos, VIII-2-62); estos ejemplares fueron informados por Hurd y Linsley en 1964 (Hilgardia 35 [15]: 433). En nuestro país la hemos encontrado en las provincias de San José, Puntarenas y Guanacaste, generalmente asociada en las flores de ayote con la especie *P. utahensis*, que tiene una distribución similar.

Las hembras son muy fáciles de reconocer por poseer la escopa más densamente plumosa que cualquier otra especie del género *Peponapis*.

Peponapis utahensis (Cockerell)

Xenoglossa utahensis Cockerell, 1905, Proc. Biol. Soc. Washington, 18: 182-183.

Peponapis utahensis, Michener, 1951, U.S. Dept. Agri. Monogr., 2: 1221.

Peponapis utahensis (Cockerell), Hurd y Linsley, 1966 Ann. Entomol. Soc. Amer., 59: 851.

Como se indicara anteriormente, esta especie tiene una distribución en Costa Rica similar a *P. crassidentata*. Según Hurd y Linsley (1966) podría extenderse hasta Panamá. Como dato curioso esta especie nunca se ha encontrado en el estado de Utah. Los autores antes mencionados no pudieron encontrarla al norte de Tempe (Arizona), por lo que han sugerido que, en vista de que fue descrita originalmente en

1905, antes de la admisión de Arizona y Nuevo México a la Unión (1912), y puesto que el tipo está marcado "Utah, Cresson Collection", existe la posibilidad de que el ejemplar haya sido recolectado antes que Utah se separara como un estado aparte (1896).

Xenoglossa gabbi (Cresson)

Tetralonia gabbi Cresson, 1878, Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 181: 220 (Hab. Costa Rica).

Xenoglossa fuliginosa Gribodo, 1882, Smith. Ann. Mus. Ciu. Genova, 18: 273 (Venezuela: Caracas).

Eucera gabbi, Dalla Torre, 1896: 234 (Am.: Brasilia).

Xenoglossa gabbi, Cockerell, 1906, Trans. Amer. Entomol. Soc., 32: 63-116 (Costa Rica).

Xenoglossa gabbi crawfordi Cockerell, 1910, Ann. and Mag. Nat. Hist., 5: 367.

Xenoglossa dugesi Cockerell, 1919, Proc. U.S. Nat. Mus., 55: 194.

Xenoglossa gabbi (Cresson), Hurd y Linsley 1967b, Ann. Entomol. Soc. Amer., 60 (5): 1006.

Como se puede apreciar en la sinonimia, Gribodo en 1882, informó esta especie en Caracas y Dalla Torre en Brasilia en 1896. Según Hurd y Linsley (1967b) esto ha sido un error, además de declarar que *X. fuliginosa* es un sinónimo propio de *X. gabbi*.

Estas abejas son más grandes y robustas (20-24 mm) que las anteriores y su coloración es oscura. La especie se extiende desde la vertiente del Pacífico de Arizona y México, donde se considera una subespecie (*X. g. crawfordi*) diferente a la que se encuentra en la parte sur de México y Centro América (*X. g. gabbi*). En Costa Rica solamente habita la región de Guanacaste y zona adyacente de Puntarenas.

El autor la encontró por primera vez cerca del Parque Nacional de Santa Rosa en 1968 y fue identificada por el Dr. Paul D. Hurd Jr. En 1984 esta especie fue recolectada por los señores Enrique Orozco, Mario Córdoba y Dennis Hine en Colonia San Dimas (5 km sur de Peñas Blancas); Copalchí (10 km sur de Peñas Blancas); La Cruz y Cañas, en la provincia de Guanacaste. También fue recolectada por las mismas personas a 9,6 km norte del Puente de Barranca. Este es el primer registro en la provincia

de Puntarenas. Todos los ejemplares fueron recolectados en *C. pepo*, variedad pipián. La especie comienza su actividad temprano, antes de salir el sol. Esta tendencia tiene su correlación adaptativa en el agrandamiento de ojos y ocelos. Esta abeja se ha recolectado en ayote (*C. moschata*) y en zucchini (*C. pepo*).

DISCUSION Y CONCLUSIONES

De las 20 especies que se conocen de abejas del ayote, México presenta la mayor concentración (16 especies). Por esa razón no es rara la coincidencia del máximo desarrollo del género *Cucurbita* en México: 25 especies silvestres y cinco domésticas; lo que sugiere que el origen y evolución de estas plantas y abejas tuvo lugar en ese país.

Las especies luego emigraron del núcleo central mexicano hacia el sur y el norte. Estas abejas originales quedaron distribuidas así: Estados Unidos 10; México o núcleo central 16; Guatemala 6; Costa Rica 5 y Panamá 1. Las posibilidades de evolución de nuevas especies aparentemente quedaron confinadas básicamente a los extremos de su extensión norte y sur, y a posibles casos de aislamiento geográfico. En América del Sur hay tres nuevas especies de *Peponapis* (*P. citrullina*, *P. melonis* y *P. fervens*) y al norte sólo una de *Xenoglossa* que habita principalmente el centro de los Estados Unidos (*X. kansensis*). Por este patrón de distribución podemos predecir con un alto porcentaje de seguridad, que en Costa Rica no se podría encontrar ninguna nueva especie, y que es muy difícil que en el país se encuentren más de las cinco especies emigradas de México, ya que la sexta que tiene Guatemala (*P. atrata*), vive en partes altas, donde poliniza exclusivamente el chiverre. Esta especie no habita en Nicaragua (tampoco se ha descrito en Honduras y El Salvador), quizás por no tener esos países elevaciones adecuadas. Sí podríamos predecir que Panamá está en la posibilidad de tener más de una especie, quizás dos o tres de las de Costa Rica.

Las abejas del ayote inician sus actividades muy temprano, a veces antes del amanecer, lo que evita la competencia de otros buscadores de polen y néctar de *Cucurbita*, cuyas flores, al contrario de la mayoría polinizadas por abejas, se abren antes del amanecer o en las primeras horas de la mañana, según la especie. El polen puede ser recolectado durante un período muy

corto, ya que las flores por lo general se marchitan y se cierran al subir la temperatura o la intensidad de la luz, o al incidir los rayos directos del sol. Estas características, más las que se mencionan a continuación, muestran el grado coevolutivo entre las abejas del ayote y las *Cucurbita*, y han provisto los parámetros para la evolución de las abejas especializadas de los géneros *Peponapis* y *Xenoglossa*. Los machos tienden a dormir en las flores de *Cucurbita*, pudiendo jugar un papel muy importante en la polinización, pues al salir de las flores estaminadas van cubiertos de polen, y al visitar una flor pistilada para alimentarse de néctar dejan caer los granos de polen. También es habitual en machos y hembras, siempre y cuando estas últimas no estén anidando, el permanecer la mayor parte del día dentro de las flores marchitas y cerradas, por lo que no es de extrañar observar estas abejas forzar su salida de las flores haciendo cortes en los pétalos. No hay duda que el tamaño de las abejas del ayote y sus características morfológicas y biológicas las convierte en las mejores polinizadoras de las *Cucurbita*, debido a que los granos de polen de estas plantas son muy grandes (90-150 μm). Ya en 1879 Patton observó la adaptación biológica de la especie de *Peponapis* para la recolección de polen de *Cucurbita*.

El néctar de las flores estaminadas y pistiladas de *Cucurbita* es atractivo a las abejas del ayote, aunque de vez en cuando también ellas busquen el néctar de otras flores. Otros insectos, incluidos crisomélidos, y abejas tales como la abeja doméstica, las melipónidas, las halíctidas y las *Bombus* visitan a menudo las flores de *Cucurbita* cultivadas. Sin embargo, existen pruebas de que las abejas del ayote están adaptadas para una mayor producción (Michelbacher *et al.*, 1968; 1971). En forma personal experimenté la verdad de esta aseveración: a finales de la década de los años sesenta, sembré una planta de ayote en el patio de mi casa. Durante la floración sólo llegaron abejas de los géneros *Trigona*, *Bombus*, *Apis* y algunas pocas halíctidas; no pude observar una sola *Peponapis*. El resultado de esto fue una producción muy baja de ayotes. El patio de la casa estaba rodeado de tapias altas, lo cual pudo haber sido la causa que evitó la visita de las abejas del ayote.

Las *Cucurbita* domésticas fueron introducidas al viejo continente, donde son polinizadas principalmente por *Apis mellifera*. La pro-

ducción de ayote y afines en Europa es menor que en México y Estados Unidos, por carecer ellos de las abejas del ayote; por esa razón, se ha pensado más de una vez introducir ciertas especies de *Peponapis* y *Xenoglossa* al viejo continente (Michelbacher *et al.*, 1968; 1971).

AGRADECIMIENTOS

El autor desea dar aquí sus más sinceras gracias a los señores Enrique Orozco Bastos y Mario Córdoba Muñoz, asistentes de investigación en el Museo de Entomología, así como al estudiante de Agronomía Dennis Hine Centeno, por su colaboración en el trabajo de campo y recolección de ejemplares. Mi sincero agradecimiento también por la revisión crítica del primer manuscrito a mi esposa Dra. María E. Bozzoli, Ing. Gilbert Fuentes, Dr. Luis A. Fournier, Dr. Carlos Valerio y Dra. Eugenia M. Flores. Este trabajo fue financiado con fondos de la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica.

RESUMEN

Se exponen los resultados de una investigación que demuestra la existencia de cinco especies de abejas del ayote en Costa Rica, cuatro de ellas pertenecientes al género *Peponapis* y la otra a *Xenoglossa*. Como estos dos géneros están tan íntimamente relacionados, se dan todas las características comunes, tanto biológicas como morfológicas. Se ofrecen claves para la determinación de los géneros y las especies de las hembras y machos de nuestro país. También se incluye datos adicionales para cada especie de Costa Rica, tales como su sinonimia bibliográfica, distribución geográfica, lugares de recolección en nuestro país, flores de *Cucurbita* que polinizan e información de importancia general. Se presentan las conclusiones aportadas por los investigadores Paul D. Hurd Jr. y Gordon E. Linsley, de la Universidad de California, sobre el origen y coevolución de las abejas del ayote y las *Cucurbita*. Finalmente, se muestran las evidencias sobre la gran importancia que tienen estas abejas en la polinización de todas las especies domésticas de *Cucurbita* y sus cultivares. La abeja *Peponapis limitaris* es quizás la más significativa debido su amplia distribución y abundancia en Costa Rica, mientras que la *Peponapis apiculata* es la de más valor en la polinización de los chiverres.

REFERENCIAS

- Cockerell, T.D.A. 1906. The North American bees of the family Anthophoridae. Trans. Amer. Entomol. Soc., 32: 63-116.
- Cockerell, T.D.A. 1912. Names applied to the eucerine bees of North America. Proc. U.S. Natl. Mus., 443: 261-273.
- Cresson, E.T. 1878. Descriptions of new species of North American bees. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. pp. 181-221.
- Friese, H. 1916. Zur Bienenfauna von Costa Rica (Hym). Stettiner Entomol. Zeitg., 77: 287-324.
- Friese, H. 1921. Nachtrag zur Bienenfauna von Costa Rica. Stettiner Entomol. Zeitg., 82: 74-98.
- Hurd, P.D., Jr., & E.G. Linsley. 1964. The squash and gourd bees—genera *Peponapis* and *Xenoglossa* Smith—inhabiting America North of Mexico (Hymenoptera: Apoidea). Hilgardia, 35: 375-477.
- Hurd, P.D., Jr., & E.G. Linsley. 1966. The Mexican squash and gourd bees of the genus *Peponapis* (Hymenoptera: Apoidea). Ann. Entomol. Soc. Amer., 59: 835-851.
- Hurd, P.D., Jr., & E.G. Linsley. 1967a. South American squash and gourd bees of the genus *Peponapis* (Hymenoptera: Apoidea). Ann. Entomol. Soc. Amer., 60: 647-661.
- Hurd, P.D., Jr., & E.G. Linsley. 1967b. Squash and gourd bees of the genus *Xenoglossa* (Hymenoptera: Apoidea). Ann. Entomol. Soc. Amer., 60: 988-1007.
- Hurd, P.D., Jr., & E.G. Linsley. 1970. A classification of the squash and gourd bees (*Peponapis* and *Xenoglossa*). Univ. Calif. Publ. Entomol., 62: 1-39.
- Hurd, P.D., Jr., E.G. Linsley & T.W. Whitaker. 1971. Squash and gourd bees (*Peponapis*, *Xenoglossa*) and the origin of the cultivated *Cucurbita*. Evolution, 25: 218-234.
- León, J. 1968. Fundamentos botánicos de los cultivos tropicales. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, Textos y Materiales de Enseñanza No. 18. San José, Costa Rica, 487 p.
- Linares, O., & A. Ranere. 1980. Adaptive radiations in prehistoric Panamá. Peabody Museum Monographs. No. 5, Harvard University.
- Michelbacher, A.E., P.D. Hurd, Jr., & E.G. Linsley. 1968. The feasibility of introducing squash bees (*Peponapis* and *Xenoglossa*) into the Old World. Bee World, 49: 159-167.
- Michelbacher, A.E., P.D. Hurd, Jr. & E.G. Linsley. 1971. Experimental introduction of squash bees (*Peponapis*) to improve yields of squash, gourds and pumpkins. Bee World, 52: 156-166.
- Millan, R. 1945. Variaciones del zapallito amargo "*Cucurbita andreana*" y el origen de *Cucurbita maxima*. Revista Argentina de Agronomía, 12: 86-93.
- Whitaker, T.W., & H.C. Cutler, 1965. Cucurbits and cultures in the Americas. Econ. Bot., 119: 344-349.
- Whitaker, T.W., & W.P. Bemis, 1965. Evolution in the genus *Cucurbita*. Evolution, 18: 553-559.
- Wille, A., & E. Orozco. 1983. Polinización del chayote *Sechium edule* (Jacq.) Swartz en Costa Rica. Rev. Biol. Trop., 31: 145-154.