

# Abejas silvestres y polinización

Guiomar Nates-Parra<sup>1</sup>

**RESUMEN.** Un tercio de los alimentos que consumimos está disponible gracias a la polinización, y aproximadamente la mitad de los animales que polinizan las plantas tropicales son abejas. Se considera que en el Neotrópico hay casi 6000 especies de abejas —3000 especies de lengua larga (Apidae y Megachilidae) y 3000 de lengua corta (Colletidae, Andrenidae y Halictidae)— que con sus visitas frecuentes a las flores se convierten en polinizadores eficientes, a diferencia de otros animales, que solo las visitan ocasionalmente. Para Colombia se estiman aproximadamente 1000 especies de abejas, agrupadas en 90 géneros y cinco familias. Este artículo versa sobre las abejas no-*Apis* y su relación con las plantas. Las abejas silvestres no-*Apis* conforman aproximadamente el 90% del total de las abejas del mundo, son muy variadas, y su biología y sus relaciones con el ser humano son poco conocidas.

**Palabras clave:** abejas no-*Apis*, polinizadores, diversidad, producción, abejas sin aguijón.

**ABSTRACT. Wild bees and pollination.** One third of the food consumed by humans today is available to us thanks to pollination, and about half of the animals pollinating tropical plants are bees. It is thought that there are almost 6000 species of bees in the Neotropics —3000 long-tongue species (Apidae and Megachilidae), and 3000 short-tongue species (Colletidae, Andrenidae and Halictidae)— which, through frequent visits to flowers, become efficient pollinators. In Colombia there are approximately 1000 bee species, grouped into 90 genera and five families. This paper focuses on non-*Apis* bees and their relationship with plants. Non-*Apis* bees make up nearly 90% of all bees, are extremely varied, and their biology and relations with human beings are little known.

**Key words:** non-*Apis* bees, pollinators, diversity, production.

## Introducción

La calidad de nuestra vida está directamente relacionada con la salud de nuestro planeta, puesto que la población humana depende de gran cantidad de otras especies animales y vegetales para su supervivencia. Un tercio de los alimentos que consumimos está disponible gracias a la polinización, y aproximadamente la mitad de los animales que polinizan las plantas tropicales son abejas (O'Toole 1993; el resto conforma un grupo extremadamente variado). Las abejas son, probablemente, el grupo de insectos mejor adaptado a la visita floral y, debido al gran número de especies y a la abundancia de algunas de estas, se

convierten en un grupo esencial para la polinización y por tanto para la reproducción sexual de la mayoría de las plantas con flores, en especial para muchas plantas de interés agrícola (Michener 2000). Se considera que en el Neotrópico hay casi 6000 especies de abejas —3000 especies de lengua larga (Apidae y Megachilidae) y 3000 de lengua corta (Colletidae, Andrenidae, Halictidae)— que con sus visitas frecuentes a las flores se convierten en polinizadores eficientes, a diferencia de otros animales, que solo las visitan ocasionalmente (Roubik 1995). Para Colombia se estiman aproximadamente 1000 especies de abejas, agrupadas en 90 géneros y cinco familias.

<sup>1</sup> Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. mgnatesp@unal.edu.co

### ¿Qué es una abeja?

Según Michener (1974), “Las abejas son un grupo de avispa visitantes de flores que abandonaron sus hábitos de avispa de aprovisionar sus nidos con insectos o arañas y en cambio alimentan a sus larvas con polen y néctar recolectado de flores o con secreciones glandulares, finalmente derivadas de la mismas fuente”. Las abejas son uno de los grupos más comunes de insectos, de gran importancia ecológica y económica gracias a sus hábitos alimenticios. La visita a las flores en busca de néctar y polen tiene como consecuencia la polinización de un gran número de plantas de interés para otros organismos.

Al igual que muchos grupos de insectos, la fauna Apoidea de Colombia ha permanecido desconocida, debido principalmente a la ausencia de trabajos sistemáticos de investigación. Se cuenta con algunos trabajos, muy específicos, que han contribuido al conocimiento de las abejas de nuestro país, así como de sus relaciones con la vegetación local (Vergara y Villa 1982, Moreno y Devia 1982, Nates-Parra y Cepeda 1983, Nates-Parra 1983, Parra 1984, Fernández y Nates-Parra, 1985, Nates-Parra et al. 1989, Bonilla 1991, Pardo y Nates-Parra 1994, Giron 1996, González y Nates-Parra 1999, Liévano et al. 1999, Smith 1999, Nates-Parra y González 2000). En su serie de monografías sobre meliponinos tropicales, Pedro y Camargo (2003) y Camargo y Pedro (2003) incluyen discusiones sobre especies colombianas de *Partamona*, *Ptilotrigona* y *Paratrigona*.

### ¿Cómo reconocer una abeja?

En general, las abejas son más robustas y peludas que las avispa, aunque algunas de ellas presenten un fenotipo vespoideo (cuerpo delgado, largo y con poca pilosidad; p. ej. *Hylaeus*, nómadas y en general abejas parasíticas). Algunas características morfológicas ayudan a diferenciarlas (Michener et al. 1994):

1. Presencia de pelos plumosos o ramificados en varias partes del cuerpo y de las patas, aunque algunas veces están restringidos a pocas áreas, p. ej. el propodeo.
2. El basitarso posterior es más ancho que los segmentos siguientes del tarso y generalmente es aplanado. Los esfeciformes (una de las divisiones de Apoidea que agrupa a las avispa esfecoideas) tienen el primer y segundo segmentos tarsales similares en ancho y junto con el espolón tibial forman un órgano limpiador de antenas (*strigil*).

3. Ausencia de pelos dorados o plateados en la parte inferior de la cara. Esta característica es especialmente importante cuando se trata de separar abejas con fenotipo vespoideo de muchas avispa esfecoideas: éstas presentan pelos dorados o plateados que, a la luz, les confieren brillo en la cara.

Actualmente se reconocen siete familias de abejas en el mundo: cinco de lengua corta (*Stenotritidae*, *Colletidae*, *Andrenidae*, *Halictidae*, *Melittidae*) y dos de lengua larga (*Megachilidae* y *Apidae*) (Michener 2000). El comportamiento social, primitivo o avanzado, se presenta en menos del 10% de las especies, originado independientemente en dos familias: *Halictidae* y *Apidae* (Snelling 1981).

Hasta hace algún tiempo, la abeja más conocida en el Neotrópico era *Apis mellifera*, introducida con la llegada de los conquistadores a estos territorios. Desde esa época la especie se adaptó a las nuevas condiciones y hoy en día se considera naturalizada, con poblaciones silvestres establecidas en todo el territorio, y otras poblaciones criadas bajo condiciones de explotación comercial.

También se consideran abejas silvestres aquellas diferentes de *A. mellifera* (abejas no-*Apis*) que no han sido sometidas a domesticación, en su mayoría de hábitos solitarios (una hembra cava, aprovisiona y pone huevos en un nido y generalmente no está presente cuando nace su descendencia) que construyen nidos en suelo, paredes y troncos; no producen miel ni forman grandes colonias. Los únicos grupos muy sociales pertenecen a las tribus *Apini* y *Meliponini*, donde una hembra (reina) vive en un nido muy complejo, con panales de cría y celdas o potes para almacenamiento de reservas alimenticias; existe una casta de obreras que generalmente no pone huevos y se dedica a las labores de mantenimiento del nido total.

Este artículo versa sobre las abejas no-*Apis* y su relación con las plantas. Las abejas silvestres no-*Apis* conforman aproximadamente el 90% del total de las abejas del mundo, son muy variadas, su biología es poco conocida y sus relaciones con el ser humano mucho menos.

### Abejas silvestres en Colombia

En Colombia hay cinco familias de abejas y solo una de ellas agrupa a las abejas sociales:

#### **Colletidae**

Abejas solitarias que construyen nidos en el suelo, en huecos en la madera o tallos de plantas. Recubren el

interior de las celdas con la secreción de una glándula ubicada en el abdomen, llamada *glándula de Dufour*, que en contacto con el aire toma la apariencia de una bolsa transparente, impermeable al agua y a microorganismos. Existen dos formas generales: grandes, con pilosidad abundante, y pequeñas, con pilosidad escasa y esparcida. La mayor parte de las especies se encuentran en el hemisferio sur, especialmente en Australia. Algunos autores las consideran como “abejas fabricantes de poliéster” (Batra 1985).

### **Andrenidae**

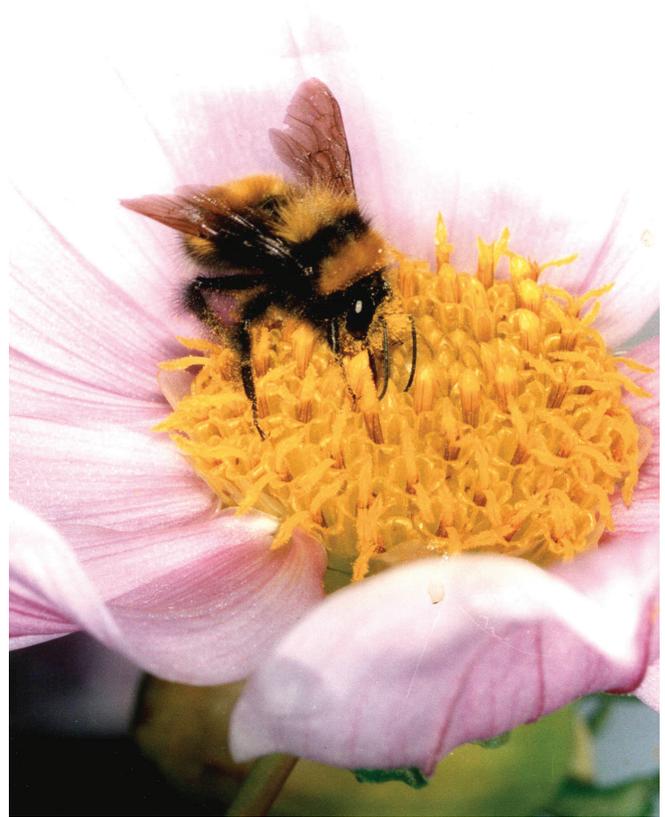
Abejas solitarias. Se encuentran en todos los continentes excepto Australia. Nidifican en agujeros en el suelo. Son oligolécticas (restringen la recolecta de polen a especies vegetales particulares o grupos especiales de flores). En esta familia se incluyen las abejas del género *Oxaea*, abejas grandes, solitarias, de vuelo rápido, que nidifican en el piso y que fueron clasificadas en el nivel de subfamilia (Oxaeinae) por Alexander y Michener (1995).

### **Halictidae**

Abejas solitarias-parasociales (constituyen colonias pequeñas con adultos de una sola generación), primitivamente eusociales (pequeñas colonias en las que la reina y las obreras son muy parecidas morfológicamente; hay división de trabajo; la reina o hembra fundadora puede vivir sola). Es un grupo con muchas especies. Suelen ser llamadas “abejitas del sudor” (*sweat bees*) porque en climas cálidos frecuentemente se les ve lamiendo el producto de la transpiración sobre la piel. Hacen nidos en el suelo y en troncos de madera. Muchos grupos exhiben coloración metálica, verde, azul, roja, amarilla o negra.

### **Megachilidae**

Abejas solitarias, con algunas pocas especies comunales: dos o más hembras comparten un nido pero cada una construye, aprovisiona y oviposita su propia celda (Silveira et al. 2002). La familia contiene algunos géneros que son parásitos de nidos de otras abejas. Es un grupo con muchas especies, ampliamente distribuido. Se caracterizan porque transportan el polen en la escopa esternal (parche de pelos plumosos localizado en los últimos esternos abdominales), y porque hacen sus nidos con pedazos de hojas, resinas, ceras y otros materiales removidos de las plantas. Por esto se les conoce como “abejas cortadoras de hojas”.



*Bombus atratus* visitando una flor de *Dalia* sp. en los Andes colombianos (G. Nates-Parra).

### **Apidae**

Después de Roig-Alsina y Michener (1993), quedó convertida en una familia extremadamente diversa con muchas especies; agrupa las subfamilias Nomadinae, Xylocopinae y Apinae, con abejas tanto solitarias como eusociales. Se pueden encontrar desde especies parásitas en nidos de otras abejas hasta formas cuasi-sociales; esto es, pequeñas colonias en las que dos o más hembras construyen, aprovisionan y ovipositan las celdas cooperativamente; generalmente son de la misma edad y la misma generación o comunales. Nidifican en el suelo, en troncos de madera y paredes. En esta familia se encuentran las abejas de mayor tamaño, que pertenecen al género *Xylocopa* y nidifican en madera; también están las abejas sociales con cuatro tribus, dos altamente sociales: Apini (que incluye el género *Apis*) y Meliponini (llamadas “abejas sin aguijón”). Las otras dos tribus son: Bombini (abejorros del páramo, primitivamente sociales, género *Bombus*) y Euglossini (abejas de las orquídeas, solitarias y con algunas especies cuasisociales; géneros *Euglossa*, *Eulaema*, *Eufriesea*, *Aglae* y *Exaerete*). Meliponini, Bombini y Euglossini presentan algunos géneros que son parásitos de otras abejas.

## ¿Para qué sirven las abejas?

Uno de los compromisos de los representantes de todos los continentes que asistieron a la reunión de Río de Janeiro es mantener la diversidad de la vida. Y el grupo de organismos llamados por Buchmann y Nabham (1996) “polinizadores olvidados” está necesitando urgentemente que se tomen medidas para protegerlos. ¿Por qué hacerlo? Porque la supervivencia del resto del mundo depende de ellos. Con la agricultura masiva, la deforestación, el desarrollo urbano en regiones antes silvestres, los polinizadores han visto disminuidas sus poblaciones al no encontrar recursos alimenticios, sitios de nidificación y recursos para hacer sus nidos. Con la disminución de los polinizadores naturales, causada por el aumento en la destrucción del ambiente, se da la disminución de las especies de plantas a las cuales polinizan.

Los principales polinizadores están agrupados en cuatro órdenes de insectos: Hymenoptera (abejas, avispas, hormigas), Diptera (moscas, mosquitos), Lepidoptera (polillas y mariposas) y Coleoptera (abejones, cucarrones); entre ellos, las abejas desempeñan un papel preponderante en varios aspectos que se mencionan a continuación:

### Producción de miel, polen y otros productos

Además de *A. mellifera*, las abejas sin aguijón (Meliponini) producen pequeñas pero importantes cantidades de miel. En Colombia hay aproximadamente 100 especies de esta subfamilia y tan solo 17 son utilizadas para producción de miel, cera, polen o resinas. De ellas, solamente 11 se explotan, ya sea en forma rústica o semidomesticada, para obtención de miel. Las abejas del género *Melipona* (*M. favosa*, *M. gr. fasciata*, *M. interrupta*, *M. compressipes*) y especialmente *Trigona* (*Tetragonisca*) *angustula* son frecuentemente objeto de búsqueda para obtención de miel de excelente calidad y a la cual la medicina popular le asigna propiedades terapéuticas. El polen es obtenido en menor proporción y aún menos la cera o las resinas. En épocas precolombinas, los pobladores indígenas utilizaban en diversas formas los productos de las abejas (Nates-Parra 1996); hay relatos de cronistas que evidencian la obtención de cera, polen y miel por parte de los muiscas, tayronas, tunebos, etc. (Cabrera y Nates-Parra 1997). En Centroamérica se mantiene esta tradición, pero en Colombia se ha perdido. Existen estudios etnozoológicos en los que se demuestra que los insectos, especialmente las abejas, son parte importante de la estructura social de ciertas

comunidades indígenas y, además, se percibe un alto grado de conocimiento sobre la vida de las abejas sin aguijón. Los indios kayapo de la Amazonía brasileña (Posey y Camargo 1985), los andoke de la Amazonía Colombiana (Jara 1996), los nukak del noroeste Amazónico (Cabrera y Nates-Parra 1999) y los uwa de la Sierra Nevada del Cocuy en la Cordillera Oriental de Colombia (Falchetti 1997, Falchetti y Nates-Parra 2002) son algunos de los pueblos en los que se ha investigado este aspecto.

### Polinización y mantenimiento de la diversidad de los recursos vegetales

Las abejas se alimentan casi exclusivamente de polen y néctar y necesitan visitar grandes cantidades de flores diariamente para satisfacer sus requerimientos individuales, los de la cría y de la colonia. Este trabajo de visita a las flores hace de las abejas los principales agentes polinizadores de las plantas.

La eficiencia polinizadora de cualquier visitante floral está íntimamente relacionada con la biología floral de la planta y el comportamiento de forrajeo del animal. Durante millones de años las flores desarrollaron mecanismos con pétalos de colores, olores y recompensas de néctar, polen, esencias y aceites para atraer otros organismos y obtener la polinización. Sin embargo, no todo visitante floral es un polinizador eficiente. Para que una especie animal cualquiera pueda ser catalogada como buen polinizador de una especie vegetal particular, tiene que cumplir ciertos requisitos (Freitas 1998a):

- Ser atraída en forma natural por las flores de esa especie.
- Ser fiel a la especie.
- Poseer el tamaño y comportamiento adecuados para remover el polen de los estambres y depositarlos en los estigmas.
- Transportar en su cuerpo grandes cantidades de polen viable y compatible.
- Visitar las flores cuando los estigmas tengan buena receptividad y antes del inicio de la degeneración de los óvulos.

Las abejas cumplen con estos requisitos dado que son atraídas naturalmente a las flores por sus colores y olores y muchas de ellas mantienen su constancia floral. Hay abejas de tamaños diversos y con adaptaciones morfológicas (presencia de escopas o corbículas y pelos plumosos o ramificados en diferentes partes del cuerpo) y de comportamiento (forrajeo por zumbido: las abejas utilizan los músculos indirectos del vuelo,

localizados en el tórax, para hacer vibrar su cuerpo y de esta manera transmitir el movimiento a las antenas de plantas que expulsan el polen a través de un poro apical) que les permiten estar en contacto con el polen, removerlo y traspasarlo de una flor a otra, facilitando así el proceso de polinización.

La especie de abeja más utilizada por el ser humano en polinización, aunque no la única, es *Apis mellifera*, principalmente por sus hábitos generalistas de forrajeo y su facilidad de manejo. Por su producción de miel, esta especie, de origen africano y sudeuropeo, fue domesticada e introducida en casi todo el mundo. Se cree, erróneamente, que es el polinizador más eficiente, pero este concepto no ha sido probado para todas las especies de plantas. Algunos autores han mostrado que en muchas ocasiones *A. mellifera* es un visitante frecuente pero un polinizador pobre, especialmente cuando se compara con abejas silvestres (Raw 1979, Tepedino 1981, Westerkamp 1991, Freitas 1998b). Por otro lado, *A. mellifera* es un polinizador costoso: el mantenimiento de las colonias (incluyendo los caros tratamientos para mantenerlas libres de enfermedades) y su transporte a los sitios donde se requieren los servicios de polinización suben los costos del mantenimiento y producción del cultivo. Una de las primeras reacciones de los agricultores cuando tienen problemas de polinización es incrementar el número de colmenas de *A. mellifera* por área; esto conduce a una saturación del cultivo, más de las que el cultivo puede sostener, dando lugar a colmenas hambrientas (Westerkamp y Gottsberger 2002). Otras veces, los cultivos no suplen completamente los requerimientos nutritivos de las abejas y es necesario adicionar suplementos a las colonias, para evitar que vayan a explorar otros recursos (Westerkamp y Gottsberger 2002).

Las abejas silvestres (no-*Apis*) también cumplen una función polinizadora y, en muchos casos, con mayor eficiencia, visitando flores que son inaccesibles para *Apis* y a un menor costo. Tanto es así que en algunos países ya se tiene una tecnología establecida para la cría y uso de abejas silvestres en polinización de cultivos (Sihag 1995, Camilo 1996, Freitas y Oliveira 2001). Ante la diversidad de flores es apenas obvio que exista también una gran diversidad de polinizadores. Muchas flores en la naturaleza son melitófilas, es decir, adaptadas a la polinización por abejas, pero abeja no es sinónimo de *Apis mellifera*. La selección del polinizador adecuado depende de los requerimientos particulares de las especies vegetales por ser polinizadas. Algunos ejemplos son:

### ***Abejas sin aguijón***

La idea de mantener abejas sin aguijón para polinización en campo abierto es relativamente nueva. En Brasil, mediante la aplicación de la meliponicultura migratoria se ha observado que algunas especies de *Melipona* recolectan y polinizan flores de naranja (Barros 1994). *Trigona corvina* y *Trigona cupira* fueron registradas como dos de los polinizadores primarios más importantes de *Sechium edule* (guatilla, chayote) en Costa Rica (Wille et al. 1983).

También han sido utilizadas con éxito en invernaderos. En 1992, Maeta et al. importaron *Nannotrigona perilampoides* desde Brasil hasta Japón, donde fue utilizada exitosamente en la polinización de fresa; colonias pequeñas de *Plebeia* del sur de Brasil, algunas *Melipona* de México y *Lepidotrigona* de Taiwán han sido llevadas a climas subtropicales, donde se han adaptado bien. En Costa Rica, *T. angustula* y *Nannotrigona testaceicornis* fueron efectivas para polinizar *Salvia farinacea* en invernaderos (Slaa et al. 2000). En México, *Partamona bilineata* para polinizar cucurbitáceas (Aguilar 2001). En invernaderos de tomates, *N. perilampoides* puede ser una alternativa al uso de *A. mellifera* y *Bombus* spp. (Cauich et al. 2004), y en Australia se han utilizado especies de *Trigona* para polinizar macadamia (Aguilar 2001).

Si bien algunas especies no son muy apropiadas para polinización (tienen colonias pequeñas, son muy agresivas, tienen hábitos de nidificación restringidos, cortan, perforan, muerden flores, frutos, tallos de plantas, p. ej. *Trigona s. str.*) es posible encontrar otras que si se adaptan muy bien y pueden ser susceptibles de ser manejadas como polinizadores efectivos (tienen colonias grandes, son dóciles, adaptables a domicilios artificiales y especialmente, pueden ser mantenidas en los mismos nidos originales en los que se encuentren, Roubik 1995). *Trigona angustula* (angelita) y especies de los géneros *Melipona*, *Nannotrigona*, *Scaptotrigona* y *Cephalotrigona* son algunas de las que se podrían utilizar como polinizadores.

Sin embargo, hasta ahora no hay muchos estudios referentes a la importancia de las abejas sin aguijón en cultivos: Heard (1999) hizo una revisión del efecto polinizador de los meliponinos en el que muestra que si bien son polinizadores efectivos para aproximadamente unas 10 especies de plantas y se han visto como visitantes de unas 60 más, no hay suficientes datos que permitan aclarar el papel de tan abundante recurso. Castro (2005) menciona varios frutales tropicales y nativos del nordeste Brasileño para los cuales

las abejas sin aguijón son polinizadores potenciales: *Spondia tuberosa*, *Psidium guajava*, *Eugenia aquea*, *Eugenia uniflora*, *Talisia esculenta*. Afortunadamente ya hay varios investigadores que están abordando este tema y comienzan a surgir estudios importantes, no solo sobre la utilización de los meliponinos en polinización de diversos cultivos, sino también en el conocimiento de las plantas que ofrecen recursos alimenticios a las abejas (Venturieri et al. 2003, Nates-Parra 2005).

*T. angustula*, en particular, es una abeja generalista y poliléctica; esto es, visita muchas especies vegetales de donde obtiene el polen para su consumo. Sin embargo muestra una gran constancia floral, ya que al analizar sus cargas polínicas se pudo evidenciar que aproximadamente el 60% de las muestras analizadas (104) presentan entre el 90 y 99,9% de un tipo de polen dominante (Nates-Parra, datos sin publicar.). En este mismo estudio se identificaron 59 especies de plantas, de las cuales esa especie recoge polen y probablemente néctar. Sin embargo, a pesar del comportamiento generalista de *T. angustula*, se observó que uno de los tipos polínicos más comunes en las muestras corresponde al género *Solanum*. Es de presumir que en este caso las obreras de *T. angustula* actúan como oportunistas, puesto que las especies vegetales del género tienen anteras poricidas que hacen necesario un mecanismo especial (vibración) para extraer el polen; así, las obreras de *T. angustula* recogen el polen que queda sobre los pétalos u hojas, después de la acción de polinizadores más grandes (*Bombus*, *Centris*, *Eulaema*, *Melipona*, *Xylocopa*), que por vibración de los músculos torácicos hacen que las anteras liberen el polen (Buchmann 1983); este polen es muy apetecido porque se considera muy rico en proteínas (Roubik 1989).

El conocer los hábitos de nidificación de los meliponinos, sus hábitats naturales, ámbito de vuelo y comportamiento de forrajeo, son aspectos que permitirán definir más claramente su potencial como polinizadores y de esta forma aprovechar estos insectos no solo en polinización de cultivos sino en el mantenimiento de los bosques que aún nos quedan.

### **Megachilidae**

La abeja cortadora de hoja, *Megachile rotundata*, fue introducida accidentalmente en la parte este de los Estados Unidos en los años 30 y desde entonces se ha diseminado por todo el país. Desde la década de los 50, los productores de semilla de alfalfa (*Medicago sativa*)

de los EUA se dieron cuenta de la importancia de ese insecto en este cultivo. Generalmente, basta con una hembra por cada 4,175 m<sup>2</sup> para lograr una buena polinización (Richards 1993).

La especie también fue introducida en Canadá en 1961 y desde esa época la industria de la producción comercial de abejas corta hojas se desarrolló junto con la producción de semilla de alfalfa (Richards 1984). Además de polinizar alfalfa, los megaquílidos pueden visitar legumbres forrajeras (mentas, crucíferas) y trébol dulce (*Trifolium repens*). Los productores han diseñado varios tipos de nidos artificiales con el fin de atraer y mantener las abejas en los cultivos que quieren polinizar, como tubos de papel colocados en cajoncitos de madera y bloques de madera con túneles donde se almacenan los pitillos.

Los megaquílidos se pueden conseguir durante la época en que las larvas están en fase de hibernación, cuando pueden ser trasladadas a los nidos artificiales (Sihag 1983, 1995). Además, existe la metodología para adaptar la época de emergencia de las abejas con la época de la floración del cultivo respectivo (Stephens 1981). Una vez adquirida la especie, las abejas se pueden reproducir dentro del cultivo, dando excedentes de abejas que pueden ser vendidas a otros productores (Westerkamp y Gottsberger 2002).

### **Xylocopa**

Abejas carpinteras. La polinización de Pasifloraceae (maracuyá, badea, granadilla, gulupa) por abejas del género *Xylocopa* es un ejemplo clásico de la interrelación entre abeja y planta mediante la polinización. En Colombia, *Xylocopa frontalis*, *Xylocopa fimbriata* y *Xylocopa aenipennis* son las especies que suelen polinizar estos cultivos. El gran tamaño de la flor hace necesarias abejas del porte de *Xylocopa* (2 a 3 cm de longitud) para una polinización eficiente, Las abejas no recolectan polen sino néctar (Mardan 1995); sin embargo, en la tarea de recolección de néctar llevan granos de polen adheridos al dorso, que son transferidos a otras flores y, de esta forma, se promueve la polinización cruzada. Las técnicas para criar estas abejas van desde el simple traslado de los troncos en los que anidan hasta la elaboración de sofisticados cajones de madera. Ya se ha demostrado que la introducción de nidos de *Xylocopa* en cultivos de maracuyá incrementa en un 25% el porcentaje de fructificación (Camilo 1996).

En Colombia, Caicedo et al. (1993) determinaron que el sustrato preferido por *Xylocopa* en

un cultivo de maracuyá en el Valle del Cauca era siempre madera muerta y por observaciones personales se determinó que los troncos viejos de *Theobroma cacao* (cacao) son usados por esos insectos para hacer sus nidos. Según Peláez (2004), *Cedrella montana* (cedro), *Psidium guajava* (guayabo) e *Inga edulis* (guamo) son los sustratos preferidos de *X. frontalis*, y *Gliricidia sepium* (mataratón) de *X. aenipennis* en Viterbo (Caldas, Colombia).

### **Euglossini**

Abejorros de las orquídeas. Estas abejas desempeñan un papel muy importante en los sistemas de polinización neotropicales. Los machos polinizan cientos de especies de orquídeas en la región neotropical (Dodson 1967, Dressler 1982) mientras que las hembras rara vez lo hacen. Más de 600 especies de orquídeas dependen de los machos euglosinos para su polinización (Ackerman 1986) y más de 200 especies de abejas pueden actuar como visitantes. Este sistema de polinización está restringido a las tierras bajas del Trópico y bosques montanos.

Los machos de *Euglossa*, *Eulaema* y *Eufriesea* son atraídos por las fragancias emitidas por las orquídeas, y a menudo los polinios se adhieren a sus cuerpos, que dejan en la siguiente flor que visitan, promoviendo la polinización cruzada entre las orquídeas. La *Vainilla* es polinizada por *Eulaema polychroma*, *E. speciosa*, *E. cingulata* y *E. nigrita*. Las hembras euglosinas visitan varios tipos de flores en busca de néctar y polen, incluyendo algunas de corolas cortas (Michener 2000). Según Roubik (1989), los euglosinos visitan por lo menos 23 fami-

lias vegetales para obtener néctar, nueve para polen y tres para resinas.

Otros tipos de flores son polinizadas por los dos sexos de las abejas euglosinas y ofrecen néctar como recompensa. Entre ellas están miembros de las familias Lecythidaceae, Gesneriaceae, Costaceae y Orchidaceae (Gerlach y Schill 1991).

Gilbert (1980) considera a los euglosinos como especies claves en la polinización de los bosques tropicales debido a su estrategia de forrajeo, conocida como *trap-lining*: muchas plantas presentan pocas flores, pero estas persisten por varios días e incluso semanas y, según Janzen (1971), son visitadas por abejas específicas que tienen un ámbito de vuelo bastante amplio y pueden viajar en búsqueda de recursos por largas distancias, de forma que cubren áreas relativamente grandes (Roubik 1989).

### **Bombus**

Abejorros. Son polinizadores eficientes de muchas plantas cultivadas, debido a su gran tamaño (especialmente las reinas), al uso del sistema de vibración sobre las flores (“polinización por zumbido”) y a su capacidad de forrajear a bajas temperaturas; gracias a esta última particularidad es uno de los mejores polinizadores de la flora de las regiones alto andinas.

*Trifolium pratense* es una especie vegetal muy utilizada como forraje para ganado, cuyas flores tienen una corola muy profunda que es solamente accesible para abejas de lengua larga; las especies de *Bombus* de lengua larga (p. ej., *B. atratus*) son los polinizadores más eficaces de *T. pratense*, ya que son los únicos abejorros que alcanzan el néctar almacenado



*Bombus transversalis* visitando una flor de *Miconia serrulata* en la Amazonía colombiana (M. Cadavid).

en las profundas corolas de esas plantas. Únicamente después de la importación de esas abejas a Nueva Zelanda se logró producir masivamente este forraje para el ganado (Roubik 1995). *A. mellifera* visita pero no poliniza esta planta.

El kiwi (*Actinidia deliciosa*) puede ser polinizado por *A. mellifera* o por *Bombus*; en Nueva Zelanda y en Europa están utilizando *Bombus* porque su eficiencia polinizadora es superior a la de la abeja melífera (Macfarlane 1995). Las solanáceas son las plantas que más se benefician con la visita de *Bombus*. Sus flores tienen anteras largas, con dehiscencia poricida que hace necesario un manejo especial del polinizador para obtener su polen. *Bombus*, *Eufriesea*, *Eulaema*, *Euglossa*, *Melipona* y algunas abejas solitarias utilizan los músculos indirectos de vuelo para que su cuerpo vibre y así transmitir este movimiento a las anteras, de forma tal que el polen es expulsado y las abejas lo recogen rápidamente. Este sistema de polinización se conoce como *buzz pollination* (polinización por zumbido). Si bien las solanáceas producen poco o ningún néctar, sí ofrecen un polen abundante y rico en proteínas (Buchmann 1995).

Curiosamente, *A. mellifera* y otras abejas sin aguijón no recogen polen de esta manera, sino utilizando otros métodos que no siempre son los más eficientes. *Solanum quitoense* (lulo ó naranjilla) se cultiva mucho en Ecuador y Costa Rica; *Bombus* y quizás *Eulaema* son sus polinizadores principales. Los frutos producto de su polinización son muchísimo más pesados que los polinizados por *A. mellifera*. Se necesitan de ocho a 10 colonias de abejorros por hectárea de cultivo en un invernadero (Macfarlane 1995). Otras plantas para las cuales *Bombus* es polinizador eficiente son girasol (*Helianthus annuus*), calabacita italiana, zucchini (*Cucurbita pepo*) y feijoa (*Feijoa sellowiana*) (Freitas 1998b). Por observaciones personales, confirmadas por Roubik (1995), se sabe que *Bombus* también es polinizador muy eficiente de tomate de árbol (*Cyphomandra betacea*).

En Colombia existen nueve especies de *Bombus* con potencial para la polinización, pero para que se puedan establecer programas de polinización dirigida es necesario conocer la biología de las especies (hábitos de nidificación, ciclos de desarrollo, ciclos estacionales), adaptarlas a nidos artificiales y seleccionar las especies apropiadas para cada cultivo teniendo en cuenta sus características morfológicas, particularmente la longitud de su lengua, y de comportamiento, especialmente el defensivo. Estudios preliminares

indican que *B. atratus* es una especie muy defensiva, que debería ser tratada con sumo cuidado si se quiere utilizar en polinización de cultivos (Mejía 1999). Actualmente se están popularizando los invernaderos para cultivo de tomate en algunas regiones de Colombia, por lo que se hace necesario un trabajo intensivo con estos abejorros para lograr su introducción como polinizadores de este y otros cultivos.

### **Otras abejas y otros cultivos**

Otros cultivos comerciales son visitados por otras especies sociales y solitarias. Este es el caso de *C. pepo*, polinizada por *A. mellifera*, *Bombus morio*, *Ptiloglossa pretiosa*, *Trigona spinipes* y *Xylocopa griseescens* en cultivos comerciales en Brasil (Ávila et al. 1989). La polinización incrementa tanto el número de frutos por planta como el de semillas por fruto. Investigaciones hechas en cultivos comerciales de la misma planta en los Estados Unidos mostraron que *Peponapis pruinosa* y *Xenoglossa* (Anthophoridae) son las abejas especializadas en la polinización de estos cultivos. *P. pruinosa* es superior a *A. mellifera* en la polinización de *C. pepo*. Para estas abejas, las plantas del género *Cucurbita* son las únicas o principales fuentes de néctar y polen. *C. melo*, *C. sativus* y *C. anguria* (melón) producen néctar y polen muy atractivos para muchas especies de abejas (Roubik 1995). El tiempo diurno de vuelo de estas abejas está sincronizado con la apertura y oferta de recursos por parte de la planta (Tepedino 1981). Los polinizadores de *F. sellowiana* son *Bombus*, *Xylocopa* y halictidos pequeños; se ha demostrado que los frutos productos de polinización son de 200 a 300% más pesados que los producidos por autopolinización y que la maduración se reduce en 10 días.

Además de *Xylocopa*, pasifloráceas como badea, maracuyá y granadilla también son polinizadas por otros abejorros grandes como los de los géneros *Centris*, *Eulaema* y *Ptiloglossa*. El girasol (*H. annuus*) es autoincompatible y la polinización cruzada es obligatoria. Entre sus polinizadores se cuentan especies de Megachilidae, *Bombus* y otras abejas solitarias grandes. Algunos autores sostienen que *A. mellifera* visita por néctar pero que no es un polinizador efectivo (Hurd et al. 1980). *Solanum melongena* (berenjena) es polinizada por *Exomalopsis*, y *Malpighia glabra* (acerola) proporciona aceites como atrayentes para abejas recolectoras de aceites como las del género *Centris* (Westerkamp y Gottsberger 2002).

Antes de iniciar un cultivo de abejas con fines de polinización y producción es necesario considerar los siguientes aspectos:

- Identificación de los polinizadores naturales de la especie vegetal seleccionada.
- Estudio detallado de la historia natural de la especie polinizadora candidata.
- Los datos obtenidos en trabajo de campo o de laboratorio, sumados a la información existente, se usarán para desarrollar métodos exitosos de nidificación, supervivencia de los inmaduros, control de parásitos y programas de reproducción y mejoramiento de la especie.
- Estudio del comportamiento del forrajeo de la especie candidata.
- Análisis de la eficiencia de la polinización en un cultivo de prueba.
- Mantenimiento de una población estable y adecuada del polinizador en el cultivo.

#### **Indicadores de calidad de hábitat**

Para que un grupo de organismos pueda ser utilizado como indicador es necesario que se cumplan ciertos requisitos, a saber: que su taxonomía sea relativamente bien conocida, tenga alta diversificación ecológica y taxonómica, fidelidad ecológica, sea especie endémica, abundante, fácil de encontrar en el campo, funcionalmente importante en los ecosistemas, sensible a perturbaciones, de respuesta rápida y predecible y, finalmente, asociada con otras especies y recursos específicos (Brown 1991). En el caso de las abejas (Hymenoptera: Apoidea), se conoce relativamente bien la taxonomía y distribución geográfica de algunos grupos, lo cual salva el primer obstáculo (Bonilla y Nates-Parra 1992, Cruz 1996, Nates-Parra 1996, 2001, Ospina 1999, González 2000, Hernández 2004).

Por otro lado, las abejas mantienen una relación estrecha con las plantas, que les sirven como fuente de alimento, sitios de nidificación y apareamiento. Las visitas constantes a las flores hacen de las abejas los organismos polinizadores por excelencia de plantas silvestres y cultivadas.

Sus hábitos de nidificación son bastante diversos; es posible encontrar abejas que hacen nidos en el suelo, dentro de cavidades (rocas, árboles, recipientes), nidos expuestos, apoyados o colgados de ramas de grandes árboles. Igual que sus hábitos de nidificación, las abejas también presentan gran diversidad en cuanto a su comportamiento y modos de vida. Así, encontramos abejas solitarias y abejas sociales o

con algún nivel de sociabilidad. Grupos particulares como el de las abejas de las orquídeas (Euglossinae), endémicas del Neotrópico, han sido propuestos como indicadores de atributos de la biodiversidad en áreas de conservación (Bonilla 1997).

Las abejas que presentan un comportamiento social y que dependen de condiciones particulares para hacer sus nidos pueden ser indicadoras del deterioro de un hábitat, por la pérdida de sus sitios de nidificación. Las abejas del género *Melipona* son muy susceptibles a las modificaciones ambientales, tanto que comienzan a ser utilizadas como indicadores de alteraciones en el medio ambiente (Brown y Albrecht 2001).

#### **Investigación científica**

En comparación con *A. mellifera*, las abejas silvestres no-*Apis* son desconocidas en nuestro medio. Sus hábitos de nidificación, comportamiento reproductivo, hábitos de forrajeo, defensa y asociación con otros organismos son algunos de los campos en los cuales se deben iniciar trabajos de investigación. Algunos grupos de abejas silvestres producen y utilizan sustancias químicas de muchas formas; por ejemplo, sintetizan compuestos para construir sus nidos, sintetizan alimentos para sus crías y se comunican mediante señales químicas (feromonas). De interés para el ser humano es la regulación del comportamiento social mediante feromonas en abejas y termitas; la producción de seda y miel; la producción de venenos por abejas, avispas y hormigas; y el uso de atrayentes sexuales sintéticos para interrumpir los ciclos reproductivos de especies perjudiciales.

#### **Consideraciones generales**

Generalmente, cuando se habla de la conservación de la biodiversidad se mencionan plantas y animales grandes como felinos, osos, ballenas, focas, reptiles y aves, que han generado importantes campañas para su recuperación, conservación y protección, pero... ¿y los insectos? En relación con los polinizadores vertebrados, hay datos (Allen-Wardel et al. 1998) que indican que 1200 especies podrían encontrarse en riesgo; sin embargo, esta clase de información no existe para los invertebrados.

Exceptuando algunas especies de mariposas, para los demás invertebrados y particularmente los insectos no se han generado campañas de protección. Entre las abejas, *A. mellifera* es la especie más estable, estudiada, con tecnología muy sofisticada para su conservación y explotación y, aun así, las poblaciones

han disminuido drásticamente en países como EUA, donde se lleva un registro razonable del número de colonias existente en el país, y el número de colonias manejadas comercialmente ha disminuido de 5,9 millones en 1940 a 2,7 millones en 1995 (Kearns et al. 1998). Ni qué decir de aquellas especies que no producen miel o muy poca, aquellas que aparentemente no son útiles al ser humano: ni se mencionan en esos programas.

Cerca de 320 especies de abejas sin aguijón están siendo destruidas en Brasil por factores como la quema de bosques, los cazadores de miel, la explotación irracional del bosque y la fragmentación de áreas boscosas (Kerr 1997).

La disminución de estos polinizadores reduce la producción de semillas en una proporción semejante a los efectos de un gen semiletal. Esto ha sido ilustrado por Kerr (1997) en relación con *G. sepium*: con polinización se producen alrededor de 600 semillas por árbol, sin polinización tan solo 10 semillas; Su valor adaptativo cae de 1,0 a 0,017. Además, la polinización garantiza la formación de frutos y semillas fértiles que van a mantener la diversidad genética y garantizan la segunda, tercera y siguientes generaciones. Si las abejas desaparecieran, los bosques modificarían su estructura, pues las plantas polinizadas por abejas disminuirían tanto su capacidad de producir semillas que pronto se acabarían.

Otra consecuencia ecológica importante de la disminución de los polinizadores es el efecto causado sobre otras poblaciones animales. En Brasil, Kerr (1998) registro que a pesar de la prohibición de cacería, las poblaciones de *Cacajao calvus*, mono blanco de la amazonía, disminuyeron drásticamente. ¿La razón? Tres especies de abejas sin aguijón, grandes y buenas productoras de miel (*Melipona seminigra*, *M. rufiventris* y *M. crinita*) son polinizadores de centenas de árboles frutales aprovechados por estos monos. Pero las poblaciones de indígenas y colonos se benefician de la miel de las abejas y no consideran agresión cortar un árbol del tres metros de circunferencia para saquear los nidos de cualquiera de estas especies. Con la disminución de las poblaciones de meliponinos se ha disminuido la oferta de frutos utilizados por los monos para su alimentación, con la consiguiente reducción de sus poblaciones.

Otro caso de "relaciones rotas" se detectó en Costa Rica (Vinson et al. 1993) cuando los abejorros del género *Centris*, recolectores de aceites, fueron disminuyendo en los bosques secos de ese país porque

desaparecieron sus sitios de nidificación debido a quemas de partes del bosque para adaptar tierras a pastoreo. Ahora, árboles que siempre ofrecieron recursos a las abejas y dependían de estas para su polinización están en grave peligro de desaparecer.

Las prácticas de pastoreo también son muy lesivas sobre los sitios de nidificación de muchas abejas solitarias, como registró Sugden (1985) para especies de abejas de los géneros *Anthidium*, *Anthophora*, *Bombus*, *Colletes* y otras más en California.

Las abejas buscan néctar, polen, resinas o aceites, en un conjunto de especies de plantas que difiere para cada especie, de la misma forma, cada especie de planta tiene uno o varios polinizadores (Kerr 1979, Absy et al. 1984). Como demostró Absy en un estudio llevado a cabo en la Amazonía brasileña, de 192 plantas visitadas por abejas sin aguijón el 42% era polinizada por una especie de abeja, el 12% por dos y las restantes 46 por tres o más especies de meliponinos: si desapareciera una especie de abeja en esta región se verían afectadas 80 especies vegetales.

Sandino et al. (1997) analizaron la distribución de abejas euglosinas en un gradiente de deforestación en el Bajo Anchicayá (Colombia) durante dos años y establecieron que en las zonas de bosque intervenido la riqueza y abundancia de estas abejas disminuye, con la consiguiente pérdida de la diversidad genética debida a polinización. La fragmentación de bosques reduce la presencia de las áreas esenciales para la reproducción, fuentes de alimento, abrigo, agua y número de individuos en muchas abejas silvestres.

La variabilidad genética de las plantas se mantiene gracias a la polinización cruzada facilitada por los polinizadores. Al desaparecer estos, las plantas se vuelven endogámicas obligadas, produciendo cultivos inútiles, como la alfalfa (Bohart 1957). Las especies vegetales más vulnerables o que más dependen de los polinizadores son las dioicas, las autoincompatibles, las que poseen un polinizador específico y las que se propagan solamente por semillas (Kearns e Inouye 1993).

Otro factor que incide en el deterioro de la relación polinizadores-plantas es la introducción de especies foráneas; evento riesgoso, no solo porque simultáneamente se pueden introducir parásitos y enfermedades, sino porque puede afectar las interacciones con las especies animales preexistentes, con los sistemas reproductivos de las plantas o los ecosistemas en general y, además, generar competencia por recursos florales o locales de nidificación (Goulson 2003). Después de la destrucción del hábitat, la introducción de especies es la

segunda causa más importante de la pérdida de diversidad biológica (Vitousek et al. 1997).

En Israel, *Bombus terrestris* resultó invasivo y redujo la población de *A. mellifera* y abejas solitarias, así como el desplazamiento de abejas nativas por depleción de néctar (Dafni y Schmida 1996). En Japón, la misma especie produjo hibridación y desplazamiento de las especies nativas de *Bombus*. No hay diferencias en la eficiencia de la polinización de tomates en comparación con las especies nativas (*B. hipocrita* y *B. ignitus*) (Asada y Ono 1997), pero el desplazamiento de las especies nativas de *Bombus* ha tenido efectos nefastos sobre las poblaciones vegetales beneficiadas por la polinización (Kearns et al. 1998). En Chile, Ruz (2002) comenta que en 1998 introdujeron *B. terrestris* para la polinización de tomates en invernadero. Se ha comprobado su eficiencia en el aumento de la producción de tomates, pero no se ha evaluado su efecto sobre la fauna nativa.

La introducción de *A. mellifera* en el sur de la India trajo consigo el desplazamiento de la especie nativa *Apis cerana*, que producía importantes cosechas de miel. A pesar de que *A. mellifera* se considera como la abeja polinizadora por excelencia, no para todas las especies es igualmente eficiente. Las plantas cuyo sistema de polinización es por zumbido y vibración, como el tomate (*Solanum*) o el achiote (*Bixa orellana*) son polinizadas más eficientemente por abejorros del género *Bombus* (Westerkamp y Gottsberger 2002) y abejas del género *Melipona* (Maues y Venturieri 1995) respectivamente. De la misma forma, cultivos que no atraen mucho a *Apis mellifera* (Bohart 1972, Nogueira-Cuoto 1997, Pardo y Nates 1997) o cultivos mantenidos en invernadero dan mejores resultados cuando se utilizan abejas nativas, p. ej. abejas sin aguijón, que además, por la ausencia del aguijón, se prestan para un manejo más seguro.

De esta forma, antes de introducir una especie de abeja para ser utilizada como polinizador, es necesario estudiar las especies locales, porque muy seguramente entre ellas se encontrarán polinizadores competentes para muchos de nuestros cultivos.

### Perspectivas

Acogiéndonos a la Propuesta Mundial de Rescate de los Polinizadores Olvidados (Buchmann y Nabhan 1996) y teniendo presente que la situación de las abejas es cada vez más crítica, se hace necesario no solamente seguir con el inventario de la fauna apoidea del país, sino también estudiar sus relaciones precisas

con la vegetación. De la conservación de las abejas depende la conservación de los bosques y de ellos las de otros organismos, incluso las mismas abejas. Es un círculo que se debe mantener para garantizar un planeta saludable para las generaciones futuras.

La forma de conservar los polinizadores, y en particular las abejas, ha de ser promoviendo su conocimiento integral. Los siguientes pasos servirán como puntos de partida:

1. Identificación de las especies de abejas silvestres del país.
2. Reconocimiento de las especies con usos potenciales.
3. Identificación de polinizadores naturales para una especie vegetal dada y en regiones particulares.
4. Estudios detallados de la biología, los hábitos de nidificación, el comportamiento de forrajeo, la reproducción, etc.
5. Implementación de nidos artificiales.
6. Establecimiento de las técnicas de manejo.
7. Evaluación de cada uso (producción, polinización, monitoreo de biodiversidad, producción científica).



*Melipona* cf. *fuscipes* forrajeando en flores de *Bixa* sp. (B. Mantilla).

La Conferencia de las Partes para la Conservación y Uso Sostenible de los Polinizadores en el año 2000 (Decisión V/5, sección II) aprobó la creación de la Iniciativa Internacional para la Conservación y Uso Sostenible de los Polinizadores (IPI) (Imperatriz-Fonseca y Díaz 2004). En 2002 se adoptó un plan de acción, con la FAO como facilitadora, donde se desarrollan los objetivos propuestos en la IPI mediante la presentación de actividades, metodologías y cronogramas para cada uno de tales objetivos, que involucran los siete aspectos mencionados en el párrafo anterior. Además de Brasil, otros países han generado sus pro-

pías iniciativas enmarcadas dentro de la estructura de la IPI (Eardley et al. 2004, Partap 2004, Potts 2004, Ruggiero et al. 2004). Dentro de ellas se desarrollan proyectos que se espera contribuyan a minimizar el impacto negativo de los humanos sobre los polinizadores a la vez que se promueve la conservación y diversidad de los mismos, además de conservar y restaurar áreas naturales necesarias para optimizar los servicios de los polinizadores en ecosistemas agrícolas y en otros ecosistemas terrestres.

### Agradecimientos

A la Universidad Nacional de Colombia por el tiempo para la preparación de este trabajo y a los evaluadores anónimos.

### Literatura citada

- Absy, MI; Camargo, JMF; Kerr, WE; Miranda, IPA. 1984. Espécies de plantas visitadas por *Meliponinae* (Hymenoptera: Apoidea), para coleta de pólen na região do Medio Amazonas. Revista Brasileira de Biologia 44(2):227-237.
- Ackerman, JD. 1986. Mechanisms and evolution of food-deceptive pollination systems in orchids. *Lindleyana* 1:108-113.
- Aguilar, I. 2001. ¿Cómo manejar abejas nativas sin aguijón (Apidae: Meliponinae) en sistemas agroforestales? (en línea). *Agroforestería en las Américas* 8(31). Disponible en [http://web.catie.ac.cr/informacion/RAFA/rev31/resumo\\_h2.htm](http://web.catie.ac.cr/informacion/RAFA/rev31/resumo_h2.htm)
- Alexander, B; Michener, C. 1995. Phylogenetic studies of the family of the short-tongued-bees. *University of Kansas Science Bulletin* 55:377-424.
- Allen-Wardel, G; Bernhardt P; Bitner R; Burquez, A; Buchmann, S; Cane, J; Cox, PA; Dalton, V.; Feinsinger, P; Ingram, M; Inouye, D; Jones, CE; Kennedy, K; Kevan, P; Koopowitz, H; Medellín, R; Medellín-Morales, S; Nabhan, GP; Pavlik, B; Tepedino, DV; Torchio, P; Walker, S. 1998. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yield. *Conservation Biology* 12:8-17.
- Ávila, C; Martinho, MR; Campos, JP. 1989. Polinização e polinizadores na produção de frutos e sementes híbridas de abóbora (*Cucurbita pepo*). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 18(1):13-19.
- Barros, JRS. 1994. Genética da capacidade de produção de mel com Abelhas *Melipona scutellaris*, com meliponicultura migratoria e su adaptabilidade no Sudeste do Brasil. Tesis de Maestría. Jaboticabal, BR, UNESP.
- Batra, S. 1985 Polyester-making bees and other innovative insecta chemists. *Journal of Chemistry Educ.* 62:121-124.
- Bohart, GE. 1972. Management of wild bees for pollination of crops. *Annual Review of Entomology* 17:287-312.
- Bohart, GE. 1957. Pollination of alfalfa and red clover. *Annual Review of Entomology* 2:355-380.
- Bonilla, MA. 1997. Uso de las abejas euglosinas para monitoreo de la biodiversidad en áreas de conservación. *Tacayá* 7: 2-7.
- Bonilla, MA; Nates-Parra, G. 1992. Abejas euglosinas de Colombia (Hymenoptera: Apidae: Euglossinae) I Claves ilustradas. *Caldasia* 17:149-172.
- Bonilla-Gómez, A. 1991. Abejas Euglosinas de Colombia. Trabajo de Grado. Bogotá, CO, Universidad Nacional de Colombia. 103 p.
- Brown Jr., K. 1991. Conservation of neotropical environments: Insects as indicators. In Collins, NM; Thomas, JA. eds. *The conservation of insects and their environments*. London, UK, Academic Press. p. 349-404.
- Brown J, Albrecht C. 2001. The effect of tropical deforestation on stingless bees of the genus *Melipona* (insecta: Hymenoptera:Apidae:Meliponini) in Central Rondonia, Brazil. *Journal of Biogeography* 28:623-634.
- Buchmann, SL. 1983. Buzz pollination in angiosperms. In Jones, CE; Liittle, RJ. eds. *Handbook of experimental pollination biology*. New York, US, Van Nostrand Reinhold Company. p. 73-113.
- Buchmann, S. 1995. Pollen, anthers and dehiscence. In Roubik D. ed. *Pollination of cultivated plants in the Tropics*. FAO Agricultural Services Bulletin 118:121-130.
- \_\_\_\_\_; Nabhan, GP. 1996. *The forgotten pollinators*. Washington, DC, US, Island Press. 292 p.
- Cabrera, G; Nates-Parra, G. 1999. Uso de las abejas por comunidades indígenas: Los Nukak y las abejas sin aguijón. Encuentro IUSI Bolivariana (3, 1999, Bogotá). *Memorias*. Bogotá, CO, Universidad Nacional de Colombia y Fondo FEN Colombia. p. 59-70.
- Caicedo, RG; Vargas, GH; Gaviria, H. 1993. Estudio del modelo natural de asentamiento en *Xylocopa* (Hymenoptera: Anthophoridae) para la adaptación de refugios en el cultivo de maracuyá (*Passiflora edulis* var. *flavicarpa*, Degener). *Revista Colombiana de Entomología* 19(2):72-78.
- Camargo, JMF; Pedro, SR. 2003. Meliponini neotropicais: o genero Partamona (Schwarz) (Hymenoptera, Apidae, Apinae). *Revista Brasileira de Entomología* 48(3):353-377.
- Camilo, E. 1996. Utilização de especies de *Xylocopa* (Hymenoptera, Anthophoridae) na Polinização do maracuyá amarelo. Encontro sobre abelhas (2, 1996). *Anais. Ribeirao Preto, BR.* 2:141-146.
- Castro, MS. 2005. As abelhas sem ferrão como importantes polinizadores de culturas agrícolas tropicais. *Mensagem doce* 80:11-12.
- Cauich, O; Quezada-Euan, JJ; Reyes-Oregel, V; Medina-Peralta S; Parra-Tabla, V. 2004. Behavior and pollination efficiency of *Nannotrigona perilampoides* (Hymenoptera: Meliponini) on greenhouse tomatoes (*Lycopersicon esculentum*) in subtropical México. *Horticultural Entomology* 97(2): 475-481.
- Cruz, S. 1996. Abejas carpinteras de Colombia (Hymenoptera: Apidae: Xilocopini). Trabajo de Grado. Bogotá, CO, Universidad Nacional de Bogotá. 239 p.
- Dafni, A; Schmida, A. 1996. The possible ecological implications of the invasion of *Bombus terrestris* (L) (Apidae) at Mt Carmel, Israel. In Matheson, A; Buchmann, SL; O'Toole, C; Westrich, P; Williams, P. eds. *The conservations of bees*. International Bee Research Association y Linnean Society of London.
- Dodson, CH. 1967. Relationships between pollinators and orchid flowers. In Tasei, JN. ed. *Symposium internationale sur la pollinisation* (5, Versailles, FR). p. 61-64.
- Dressler, RL. 1982. Biology of the orchid bees (Euglossini). *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13: 373-394.
- Falchetti, A. 1997. La ofrenda y la semilla: nota sobre el simbolismo del oro entre los Uwa. *Boletín del Museo del Oro* 43:3-37.

- \_\_\_\_\_; Nates-Parra, G. 2002. Las hijas del sol: Las abejas sin aguijón en el mundo Uwa, Sierra Nevada del Cocuy, Colombia. *In* Rostros Culturales de la Fauna. Colombia, Instituto Colombiano de antropología e historia y Fundación Natura. p. 175-214.
- Fernández, F; Nates-Parra, G. 1985 Hábitos de nidificación en abejas carpinteras del género *Xylocopa*. *Revista Colombiana de Entomología* 11(2):36-41.
- Freitas, B. 1997. Number and distribution of cashew (*Anacardium occidentale*) pollen grains on the bodies of its pollinators, *Apis mellifera* and *Centris tarsata*. *Journal of Apiculture Research* 36(1): 15-22.
- \_\_\_\_\_. 1998a. Avaliação da eficiência de polinizadores potenciais. *In* Congresso Brasileiro de Apicultura (12, 1998). Anais. p. 105-107.
- \_\_\_\_\_. 1998b. A importância relativa de *Apis mellifera* e outras espécies de abelhas na polinização de culturas agrícolas. *In* Encontro sobre abelhas (3, 1998). Anais. Ribeirão Preto, BR. p. 10-20.
- \_\_\_\_\_; De Oliveira Filho, JH. 2001. Criação racional de mamangavas para polinização em áreas agrícolas. Fortaleza, Ceara, BR, Banco del Nordeste. 96 p.
- Gerlach, G; Schill, R. 1991 Composition of orchid Scents attracting Euglossine Bees. *Bot.- Acta* 104:379-391.
- Gilbert, LE. 1980. Food-webs and the conservation of Neotropical diversity. *In* Souleacute, ME; Wilcox, BA. eds. Conservation biology. Massachusetts, US, Sinauer Associates. p. 11-33.
- Giron, M. 1996. Melisopolinología: Recolección de polen y néctar por *Apis mellifera* en algunas especies de plantas silvestres y cultivadas del municipio de Salgar (Antioquia). Colombia, Universidad del Quindío. 84 p.
- González, VH; Nates-Parra, G. 1999. Sinopsis de *Parapartamona* (Hymenoptera: Apidae: Meliponini), un género estrictamente Andino. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 23 (Supl.): 171-180.
- Goulson, D. 2003. Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34:1-26.
- Heard, T. 1999. The role of the stingless bees in crop pollination. *Annual Review of Entomology* 44:183-206.
- Hurd, P; LaBerge, W; Linsley, G. 1980. Principal sunflowers bees of North America with emphasis on the Southwestern United States (Hymenoptera: Apoidea). *Smithsonian Contribution to Zoology* No. 310. 158 p.
- Imperatriz-Fonseca, VL; Dias, BFS. 2004. Brazilian Pollinators Initiative. *In* Freitas, BM; Pereira, JO. eds. Solitary Bees: Conservation, rearing and management for pollination. Fortaleza. Ceará, BR, Universidad Federal de Ceará, Imprensa Universitaria. p. 27-34.
- Janzen, DH. 1971. The ecological significance of an arboreal nest of *Bombus pullatus* in Costa Rica. *Journal of the Kansas Entomological Society* 44(2):210-216.
- Jara, F. 1996. La miel y el aguijón: taxonomía zoológica y etnobiología como elementos en la definición de las nociones de género entre los Andoke (Amazonía Colombiana). *Journal de la Societé des americanistes* 82:209-258.
- Kearns, C; Inuoye, D. 1993. Techniques for pollination biologists. University Press of Colorado. 583 p.
- Kearns, C; Inuoye, D; Waser, N. 1998. Endangered mutualisms: The conservation of plant pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29:83-112.
- Kerr, WE. 1979. Papel das abelhas sociais na Amazônia. *In* Simpósio Internacional da Apimondia sobre Apicultura em clima quente. Anais. Florianópolis, BR. p. 119-129.
- \_\_\_\_\_. 1997. Native Bees: A neglected issue in the conservation and use of genetic resources. *In* Workshop to develop guidelines for the CGIAR. Proceedings. Foz de Iguaçu, BR, International plant genetic resources institute (IPGRI). p. 60-61.
- \_\_\_\_\_. 1998. As abelhas e o meio ambiente. *In* Congresso Brasileiro de Apicultura (12, 1998, Salvador, Bahia, BR). Anais. Confederación Brasileira de Apicultura. p. 27-30.
- Liévano, A; Ospina, R. 1984. Contribución al conocimiento de los abejorros sociales de Cundinamarca. Trabajo de Grado. Bogotá, CO, Universidad Nacional de Colombia. 177 p.
- Liévano, A; Ospina, R; Nates-Parra, G. 1991. Distribución altitudinal del género *Bombus* en Colombia (Hymenoptera: Apidae) *Trianea* 4:541-550.
- Macfarlane, RP. 1995. Applied pollination in temperate areas. Roma, IT, FAO Agricultural Services Bulletin 118:20-39.
- Maeta, Y; Tezuka, T; Nadano, H; Suzuki, K. 1992. Utilization of the Brazilian stingless bee *Nannotrigona perilampoides* as pollinator of strawberries. *Honey Science* 13:71-75.
- Mardan, M. 1995. Varied pollinator for Southeast Asian crops. Roma, IT, FAO Agricultural Services Bulletin 118:142-148.
- Mejía, A. 1999 Revisión de aspectos de nidificación y ciclo de desarrollo en *Bombus atratus* (Hymenoptera: Apoidea) con fines comerciales. Trabajo de Grado. Bogotá, CO, Universidad Nacional de Colombia. 123 p.
- Michener, CD. 1974. The social behavior of the bees. Cambridge, Mass., US, Harvard University Press. 404 p.
- Michener, CD; McGinley, R; Danforth, B. 1994. The Bee Genera of North and Central America (Hymenoptera: Apoidea). Washington, DC, US, Smithsonian Institution Press. 209 p.
- Michener, CD. 2000. The bees of the world. Estados Unidos, The Johns Hopkins University Press. 913 p.
- Moreno, E; Devia, W. 1982. Origen botánico de la miel y el polen almacenados por las abejas *Apis mellifera*, *Melipona eburnea* y *Trigona (Tetragonisca) angustula* en Arbelaez, Cundinamarca. Trabajo de Grado. Bogotá, CO, Universidad Nacional de Colombia. 272 p.
- Nates-Parra, G. 1983. Abejas de Colombia. 1. Lista preliminar de algunas especies de abejas sin aguijón (Hymenoptera: Apidae Meliponinae). *Revista de Biología Tropical* 31(1):155-158.
- \_\_\_\_\_; Cepeda, O. 1983. Comportamiento defensivo en algunas especies de meliponinos colombianos (Hymenoptera: Meliponinae), Universidad Nacional de Colombia, Boletín del Departamento de Biología 1(5):65-82.
- \_\_\_\_\_; Villa, A; Vergara, C. 1989. Ciclo de desarrollo de *Trigona (Tetragonisca) angustula* Lat. 1811 (Hymenoptera: Trigonini). *Acta Biológica Colombiana* 1(5):91-98.
- \_\_\_\_\_; González, VH. 2000. Las abejas silvestres de Colombia: por qué y como conservarlas. *Acta Biológica Colombiana* 5(1):5-37.
- \_\_\_\_\_. 2005. Las abejas silvestres del piedemonte llanero. *In* Congreso Internacional de apicultores de los Andes (1, 2005, San Cristóbal, VE). Resúmenes. Venezuela, Universidad Nacional Experimental del Táchira. p. 21-25.
- Nates-Parra, G. 1996. Abejas sin aguijón (Hymenoptera: Meliponinae) de Colombia. *In* Amat, G; Andrade, G; Fernández, F. eds. Insectos de Colombia: Estudios escogidos. Bogotá, CO, Universidad Javeriana y Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. p. 181-268.

- Nates-Parra, G. 2001. Guía para la cría y manejo de la abeja angelita o virginita *T. (Tetragonisca) angustula* Illiger. Bogotá, CO, Convenio Andrés Bello. 43 p. (Serie Ciencia y Tecnología no. 84).
- Nates-Parra, G. 1996. Abejas sin aguijón y su origen dentro de la mitología Muisca. *Tacaya* 5:3-5.
- Nogueira-Couto, RH. 1997. Insect Pollination and plant guiding in *Galactia striata* (Leguminosae). *Pasturas Tropicales* 19(1):51-54.
- O'Toole, C. 1993. Diversity of native bees and agroecosystems. In LaSalle, J; Gauld, ID. eds. Hymenoptera and Biodiversity. Wallingford, UK, Commonwealth Agricultural Bureau International. p. 169-196.
- Pardo, R; Nates-Parra, G. 1994. Aumento de visitas florales en *Apis mellifera* en cultivos al usar feromona de Nasanov sintética. *Revista Colombiana de Entomología* 20(3):187-192.
- Parra, G. 1984. Censo parcial de las abejas sin aguijón (Apidae: Meliponinae) del Occidente Colombiano. *Cespedesia* 13(4):277-290.
- Partap, U. 2004. An overview of pollinators research and development in Hindu Kush-Himalayan region. In Freitas, BM; Pereira, JOP. eds. Solitary bees: conservation, rearing and management for pollination. Fortaleza, BR, Imprenta Universitaria, Universidad Federal do Ceará. p. 57-66.
- Pedro, SR; Camargo, JMF. 2003. Meliponini neotropicales: o genero *Partamona* (Schwarz, 1939) (Hymenoptera, Apidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 47(supl.1): 1-117.
- Pelaez, JM. 2004. Recursos florales usados por *Xylocopa frontalis* en el Valle del Risaralda, Colombia. Encuentro colombiano sobre abejas silvestres (2, Colombia). *Memorias*. (CD):90-100.
- Posey, D; Camargo, JMF. 1985. Additional notes on the classification and knowledge of stingless bees (Meliponinae, Apidae, Hymenoptera) by the Kayapo Indians of Gorotire, Para, Brasil. *Annals of the Carnegie Museum* 54(8):247-274.
- Potts, S. 2004. European Pollinator Initiative (EPI)-assessing the risks of pollinator lost. In Freitas, BM; Pereira, JOP. eds. Solitary bees: conservation, rearing and management for pollination. Fortaleza, BR, Imprenta Universitaria, Universidad Federal do Ceará. p. 43-55.
- Raw, A. 1979. *Centris dirrhorda* (Anthophoridae), the bee visiting West Indian Cherry flowers (*Malpighia puniceifolia*). *Revista de Biología Tropical* 27(2):283-285.
- Richards, K. 1984. Alfalfa leaf-cutter bee management in Western Canada. Canadá, Agriculture Canada, Publication 1495E.
- \_\_\_\_\_. 1993. Non-*Apis* bees as crop pollinators. *Revue Suisse de Zoologie* 100:807-822.
- Roig-Alsina, A; Michener, C. 1993. Studies of the phylogeny and the classification of long tongued bees. *University of the Kansas Science Bulletin* 55:123-162.
- Roubik, DW. 1989. Ecology and Natural History of tropical Bees. Cambridge, UK, Cambridge University Press. 514 p.
- \_\_\_\_\_. 1995. Pollination of cultivated plants in the tropics. *FAO Agricultural Services Bulletin* 118:1-6.
- Ruggiero, M; Buchmann, S; Adams, L. 2004. The North American Pollinator Initiative. In Freitas, BM; Pereira, JOP. eds. Solitary bees: conservation, rearing and management for pollination. Fortaleza, BR, Imprenta Universitaria, Universidad Federal do Ceará. p. 35-41.
- Ruz, L. 2002. Bee pollinators introduced to Chile: a review. In Kevan, PG; Imperatriz-Fonseca, VL eds. Pollinating bees: The conservation link between agriculture and nature. Brasilia, BR, Ministerio del Medio Ambiente. p. 155, 167, 56.
- Sandino, JC; Otero, JT; Santaella, M. 1997. Dos años de la distribución de machos de las abejas euglosinas (Apidae, Euglossinae) en un gradiente de deforestación, Bajo Anchicayá. In Congreso de Biología de la Conservación (1, Cali, CO). Resúmenes. p. 71.
- Sihag, RC. 1983. Life cycle pattern, seasonal mortality, problem of parasitization and sex ratio pattern in alfalfa pollination megachilid bees. *Sweden Angew Entomol* 96:368-379.
- \_\_\_\_\_. 1995. Management of subtropical solitary bees for pollination. *FAO Agricultural Service Bulletin (Pollination of cultivated plants in the tropics)* 157-159.
- Slaa, EJ; Sánchez, LA; Sandí, M; W. Salazar, W. 2000. A scientific note on the use of stingless bees for commercial pollination in enclosures. *Apidologie* 31:141-142.
- Smith, AH. 1999. Abejas (Hymenoptera: Apoidea) de la zona de influencia del embalse Porce II (Antioquia, Colombia). Tesis Magíster Entomología. Medellín, CO, Universidad Nacional de Colombia. 255 p.
- Snelling, R. 1981. Systematics of Social Hymenoptera. Social Insects. Nueva York, US, Academic Press. v. 2, p. 369-453
- Stephen, WP; Vandenberg, JD; Fichter, BL. 1981. Etiology and epizootiology of chalkbrood in the leafcutting bee, *Megachile rotundata* (Fabricius) with notes on *Ascospaera* species. *Oregon State University, Agric. Exp. Stn. Bull.* 65.
- Sudgen, EA. 1985. pollination of *Astragalus monoensis* Barneby (Fabaceae): new host record; potencial impact of sheep grazing. *Gt basin natur.* 45:299-312.
- Tepedino, VJ. 1981. The pollination efficiency of squash bee (*Peponapis pruinosa*) and the honey bee (*Apis mellifera*) on summer squash (*Cucurbita pepo*). *Journal of Kansas Entomological Society* 54:359-77.
- Venturieri, G; Oliveira, VF; Pereira, ChAB. 2003. Avaliação da introdução de novos sistemas de manejo para *Melipona fasciculata* (Apidae : Meliponina) entre os agricultores de Bragança, PA, Brasil. *Biota Neotrópica* 3(2):1-7.
- Vergara, C; Villa, A. 1982. Algunos aspectos de la biología y comportamiento de *Trigona angustula* (Hymenoptera: Apidae). Trabajo de grado. Bogotá, CO, Universidad Nacional de Colombia. 203 p.
- Vinson, SB; Frankie, GW; Barthell, J. 1993. Threats to diversity of solitary bees in a neotropical dry forest in Central America. In lasalle, J; Gauld, ID. eds. Hymenoptera and biodiversity. p. 53- 82.
- Vitousek, PM; Mooney, HA; Lubchenco, J; Melillo, JM. 1997. Human domination of Earth's Ecosystems. *Science* 277:(494-499).
- Westerkamp, C. 1991. Honeybees are poor pollinators-why? *Plant Systematic and Evolution* 177:71-75.
- \_\_\_\_\_; Gottsberger, G. 2002. The costly crop pollination crisis. In Kevan, PG; Imperatriz-Fonseca, VL. eds. Pollinating bees: The conservation link between agriculture and nature. Brasilia, BR, Ministerio del Medio Ambiente. p. 51-56.
- Wille, A; Orozco, E; Raabe, C. 1983. Polinización del chayote *Sechium edule* (Jacq.) Swartz en Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 31(1):145-154.