
*Tropical and
Subtropical
Agroecosystems*

REVISION [REVIEW]

ABEJAS SILVESTRES (HYMENOPTERA: APOIDEA) COMO
BIOINDICADORES EN EL NEOTRÓPICO
[WILD BEES (HYMENOPTERA: APOIDEA) AS BIOINDICATORS IN THE
NEOTROPICS]

Enrique Reyes-Novelo^{1*}, Virginia Meléndez Ramírez^{1††},
Hugo Delfín González^{1†††} and Ricardo Ayala²

¹Departamento de Zoología, Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias,
Universidad Autónoma de Yucatán. A. P. 4-116 Col. Itzimmá, 97100.

Mérida, Yucatán, México. E-mail: [†]trigonopeltastes@yahoo.com.mx

^{††}virmelen@uady.mx, ^{†††}gdelfin@uady.mx

²Estación de Biología Chamela, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de
México. A. P. 21, San Patricio, Jalisco, 48980, México.

E-mail: barajas@servidor.unam.mx

*Corresponding author

RESUMEN

Este trabajo es una revisión sobre el potencial de las abejas silvestres como grupo indicador en estudios de diversidad y fragmentación de hábitat. Se describen los criterios utilizados para seleccionar grupos de organismos como bioindicadores y se discute la información disponible para evaluar si las abejas pueden ser consideradas idóneas. La información disponible sugiere que las abejas silvestres cumplen con los criterios requeridos para considerarlas un grupo indicador y se recomienda su uso en diferentes ecosistemas del Neotrópico.

Palabras Clave: Apoidea, abejas silvestres, bioindicadores, comunidades, polinizadores

INTRODUCCIÓN

Actualmente una problemática relevante para la sociedad es la pérdida de biodiversidad por efecto de las actividades humanas (Barlow *et al.*, 2007; Brosi *et al.*, 2008). Esto ha generado la llamada crisis de la biodiversidad (Gaston, 1996; Peña y Neyra, 1998; Martín-Piera, 2000). La cual ha resultado en una mayor atención al estudio de la diversidad biológica, de los efectos de las actividades humanas sobre ésta, en la búsqueda de predictores de su pérdida y alternativas para su conservación y manejo. Entre las herramientas disponibles se encuentra el uso de organismos como bioindicadores (a los cuales se hace referencia en este trabajo como "indicadores"), para el estudio, monitoreo, y manejo de la diversidad, así como la generación de información útil para los tomadores de decisiones. Entre los diversos

SUMMARY

The present is a review about the use of wild bees as an indicator group in biodiversity and fragmentation studies. It describes the criteria used for the selection of bioindicator groups and it discusses the available information to evaluate if wild bees meet this criteria. The reviewed information suggests that wild bees comply with the requirements for a suitable bioindicator group. Its use is recommended for Neotropical ecosystems.

Key Words: Apoidea, wild bees, bioindicadores, communities, pollinators

organismos que se han propuesto como indicadores, figuran varios grupos de insectos (McGeoch, 1998) como, escarabajos (Favila y Halfter, 1997; Morón, 1997), hormigas y mariposas (Villareal *et al.*, 2006), entre otros. Evaluar a las abejas como potenciales indicadores resulta esencial, dada su importancia en el mantenimiento de las comunidades naturales y en el proceso de recuperación de áreas perturbadas, ya que intervienen en la reproducción de más del 50% de las plantas superiores (Angiospermas), al actuar como vectores de polen (polinizadores).

El término indicador se ha definido como una medida indirecta de algo, es decir, una variable asociada a lo que realmente se quiere medir, pero que por diferentes razones se dificulta o imposibilita su medición directa (Ribera y Foster, 1997). Desde hace décadas se ha utilizado este concepto en el estudio de sistemas

ecológicos y específicamente en la medición del efecto de cambios naturales o inducidos en los ecosistemas y la posibilidad de detectarlos mediante métodos de medición indirectos (McGeoch, 1998; Feinsinger, 2001; Hall, 2001; Lawton y Gaston, 2001). Esta es la base conceptual del término indicador, el cual ha sido definido bajo distintas ópticas (véase Noss, 1990; Favila y Halffter, 1997; Delfín-González y Burgos, 2000; Halffter y Moreno, 2005; New, 2005). En esta revisión se utilizará como referencia la definición de Delfín-González y Burgos (2000) que establece que un grupo indicador es un grupo de especies que permite medir y monitorear algunas características del ecosistema en distintas escalas de tiempo y espacio. Es de notarse que no se considera el empleo de una sola especie como indicadora, pues para el estudio de la biodiversidad es necesario aproximarse desde la perspectiva de paisaje, puesto que, es en las comunidades y los ensambles de especies donde se pueden medir o estimar los cambios (Noss, 1990; Halffter y Moreno, 2005; Villareal *et al.*, 2006). Aunque se ha planteado teóricamente la viabilidad de inventariar todas las especies que habitan en un ecosistema o en alguna región específica, esto aún no es posible (Feinsinger, 2001). Así, los grupos indicadores, representan una simplificación de la naturaleza y pueden servir para conocer el estado de la diversidad de un ecosistema o paisaje, y sus cambios en respuesta a las actividades humanas; incluyendo aquellas para su conservación y manejo (McGeoch, 1998; Basset *et al.*, 2004; Halffter y Moreno, 2005; New, 2005).

De acuerdo con Halffter y Moreno (2005) los grupos indicadores pueden ser empleados para: 1) Tener una medida de campo que permita examinar la riqueza total de especies en el paisaje y 2) Como un referente que permita comparar distintos sitios en diferentes momentos en el tiempo, con el fin de evaluar los efectos de las perturbaciones de origen antrópico y su efecto en los cambios en los ecosistemas.

Las diferentes propuestas para seleccionar los grupos indicadores se basan en las características que permitan el análisis de la información obtenida mediante el monitoreo, para identificar cambios en la estructura de las comunidades, cambios ambientales o en la biodiversidad. Estas características han sido discutidas en diferentes trabajos (véase Noss, 1990; Pearson y Cassola, 1992; Brown, 1997; Morón, 1997; Favila y Halffter, 1997; McGeoch, 1998; Spector y Forsyth, 1998; Delfín-González y Burgos, 2000; Feinsinger, 2001; Halffter *et al.*, 2001; New, 2005) y en el presente trabajo no se pretende ahondar en esta discusión, sino tomar los criterios que se consideran importantes para determinar si las abejas silvestres son idóneas como grupo indicador en el Neotrópico. Los criterios que permiten reconocer un grupo como indicador se pueden ordenar en tres grupos generales:

- El reconocimiento de un grupo de organismos y su respuesta a una variable o conjunto de variables, las cuales pueden ser ambientales (físicas), contaminación o alteración del hábitat en el que están presentes, de lo cual se derivan cambios o alteraciones reconocibles en su dinámica ecológica, y que sirven para mostrar atributos ya sea de su ambiente o de los mismos organismos (v.g. Spector y Forsyth, 1998; Pineda *et al.*, 2005).
- El uso de modelos o procedimientos matemáticos que pueden aplicarse a los datos de grupos de organismos (no a un taxón específico) y que se apoyan en aspectos biológicos o ecológicos para sustentar los resultados (v.g. Dufrene y Legendre, 1997; Kerr *et al.*, 2001; Kati *et al.*, 2004).
- La selección de grupos taxonómicos o funcionales con base en la información que se ha generado sobre éstos y que involucra la experiencia de quienes los conocen y estudian (v.g. Morón, 1997; Favila y Halffter, 1997; Delfín-González y Burgos, 2000; Basset *et al.*, 2004, entre otros).

En este último grupo de criterios se centra el presente trabajo por lo que a continuación se analiza la información relativa a las abejas silvestres y su uso potencial como indicadoras.

LAS ABEJAS SILVESTRES COMO GRUPO INDICADOR

Los criterios que se toman en cuenta han sido discutidos en diferentes trabajos y varían entre autores (Pearson y Cassola, 1992; Brown, 1997; Morón, 1997; Favila y Halffter, 1997; McGeoch, 1998; Spector y Forsyth, 1998; Delfín-González y Burgos, 2000; Feinsinger, 2001; Halffter *et al.*, 2001; New, 2005). Sin embargo, hay siete criterios en los que coinciden la mayoría de los autores y son los siguientes:

1. La taxonomía del grupo debe ser bien conocida y estable, de modo que las especies puedan ser identificadas de manera confiable.

La obra sobre las abejas del mundo de Michener (2007), muestra que es uno de los grupos de insectos taxonómicamente mejor estudiados; describe ampliamente el conocimiento actual de los Apoideos a nivel mundial, y estima la existencia de más de 20000 especies incluidas en 425 géneros y siete familias. En la actualidad existe material bibliográfico suficiente para determinar géneros y subgéneros (machos y hembras) para todo el Neotrópico (Michener *et al.*, 1994 y Michener, 2000 y 2007).

A nivel específico, se dispone de revisiones de muchos de los géneros de abejas Neotropicales (Ayala *et al.*, 1993, 1996; Michener, 2007). En este sentido destaca la obra de Moure *et al.* (2007) en la que se reúne la información taxonómica de las especies presentes en el Neotrópico. Dentro de los grupos sin revisiones taxonómicas y que aún no es posible identificar plenamente hasta especie se puede mencionar *Lassioglossum* (Halictidae); algunos subgéneros de *Megachile* (Megachilidae), *Hylaeus* (Colletidae) y *Ceratina* (Apidae) (Ayala, 2004). Aunque en el caso de estos géneros se pueden separar los individuos a nivel de morfoespecie (Mayr y Ahslock, 1991), lo cual permite establecer entidades taxonómicamente reconocibles y útiles para estudios de biodiversidad (Delfín-González y Burgos, 2000; Basset *et al.*, 2004).

2. La biología y formas de vida deben ser bien conocidas.

Las formas de vida de las abejas reconocidas actualmente son tres, basadas en sus estrategias de anidación, reproducción y comportamiento: social, solitaria y cleptoparásita.

Descripciones detalladas del comportamiento social y la clasificación de los distintos niveles de socialidad se pueden encontrar en Michener (1974) y Wilson (1979). En general, las abejas sociales se divide en dos subgrupos: eusociales y parasociales. El primero está conformado por géneros que construyen nidos complejos y tienen estructura de castas en la colonia con diferenciación genética y reproducción haplodiploide (v.g. *Cephalotrigona*, *Melipona*, *Nannotrigona*, *Plebeia*, *Trigona* y *Trigonisca*) (Ayala, 2004; Roubik, 2006). El segundo subgrupo incluye aquellas abejas que presentan algún grado de socialidad pero con menos complejidad que las eusociales, normalmente sin castas genéticamente definidas (v.g. *Augochlora*, *Centris*, *Ceratina*, *Eulaema*, *Euglossa* y *Peponapis*) (Wille, 1983; Roubik, 1989).

Las abejas solitarias son aquellas en las cuales una hembra construye un nido solitario, usualmente con varias celdas de cría, según la especie; pueden encontrarse en el suelo, en galerías dentro de troncos en descomposición o en agujeros dentro de la madera. Ejemplo de éstas son las especies del género *Megachile* (Megachilidae), *Ancyloscelis apiformis*, *Monoeca mexicana* y *Tetrapedia maura* (Apidae), *Colletes* y *Ptyloglossa* (Colletidae), *Calliopsis hondurasica* y *Pseudopanurgus crenulatus* (Andrenidae) (Ayala, 2004; Novelo-Rincón *et al.*, 2003; Roubik, 1989).

Las abejas cleptoparásitas en general tienen forma de vida solitaria, sin embargo hay algunas sociales. Las

solitarias depositan sus huevos en los nidos de otras abejas para que sus larvas se alimenten del aprovisionamiento del nido hospedero. Entre las cleptoparásitas solitarias están especies como las pertenecientes al género *Exaerete* que parasitan los nidos de *Eulaema* y *Eufriesea* (Roubik y Hanson, 2004). Se sabe que las especies de *Coelioxys* parasitan a las especies de *Megachile*; *Doeringiella* a muchas especies de Eucerini y otros Ápidos; *Ctenioschelus* parasita a *Centris*; *Rhathymus* a *Epicharis*; *Mesoplia* y *Mesocheira* a *Centris*; *Osiris* a *Triepeolus*, *Hoplostelis* y *Stelis* a los Anthidiini y por último *Temnosoma*, *Sphcodes* y *Nomada* a los Augochlorini y Halictini (Rozen, 1991; Ayala, 2004).

Existen especies que parasitan colonias de abejas sociales, parasociales y otras solitarias. Entre éstas se pueden encontrar las especies del género *Lestrimelitta* las cuales son cleptoparásitas sociales que roban los recursos de las colonias de otras abejas sociales como *Nannotrigona* y *Trigona* (Ayala, 1999 y 2004).

La alimentación básica de las abejas adultas es el néctar de las flores y el polen. Las hembras preparan una provisión de polen o polen y néctar sobre la que depositan los huevos, la larva al emerger consume la provisión y puede completar su desarrollo hasta pupa (Michener, 2007).

Existen publicaciones sobre la biología de especies Neotropicales, en ambientes manejados y cultivados (v.g. Tupac-Otero, 1996; Paxton *et al.*, 1999; Stone *et al.*, 1999; Cauich *et al.*, 2004; Moo-Valle *et al.*, 2004; Wcislo *et al.*, 2004; Wenseleers *et al.*, 2004; Camillo, 2005; Can *et al.*, 2005; Thiele, 2005; Cauich *et al.*, 2006; Quezada-Euan *et al.*, 2007, entre otros). De manera general, la historia natural mejor conocida es la de las abejas sociales y de las solitarias importantes en la polinización de plantas cultivadas o de interés por su valor comercial (Roubik, 1980, 1989, 2006; Kevan, 1991, 1993a y b, 1999; Nieh *et al.*, 2004; Cameron, 2004; Quezada-Euán, 2005; Eardley *et al.*, 2006 entre otros). Un ejemplo de este avanzado nivel de conocimiento son los géneros *Melipona*, *Nannotrigona* y *Trigona* (Roubik, 1989, 1995; Heard, 1999; Nieh *et al.*, 2004; Quezada-Euán, 2005; Villanueva *et al.*, 2005). Las especies solitarias más estudiadas por su manejo en la polinización de cultivos tropicales son especies de los géneros *Centris* y *Xylocopa* (Roubik, 1995; Quezada-Euán, 2005; Palma *et al.*, 2008).

En el caso de muchas especies solitarias, principalmente cleptoparásitas, no se conoce específicamente su biología o sus preferencias alimenticias. Sin embargo, en las obras de Roubik (1989) y Michener (2007), se puede encontrar información general para los géneros. La biología de

una cantidad importante de especies (con aspectos de anidación) ha sido estudiada por J. G. Rozen Jr. (ver Engel y Rightmyer, 2003), incluyendo abejas cleptoparásitas (Rozen, 1991, 2000, 2003; Roig-Alsina y Rozen, 1994; entre otros).

3. El grupo debe estar integrado por un gremio trófico rico, bien definido y debe ser importante en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas.

Estos insectos son vectores de polen de muchas plantas con flores, tanto silvestres como cultivadas, por lo que juegan un papel determinante en la polinización y en la regeneración e integridad de los ecosistemas, lo que las convierte en un grupo clave para el funcionamiento de los ecosistemas tropicales (Kevan, 1999; Cane y Tepedino, 2001; Williams *et al.*, 2001; Potts, 2005; Michener, 2007). En este sentido, las abejas interactúan con las angiospermas de muchas maneras diferentes. Algunas plantas (comúnmente emparentadas filogenéticamente) tienen especies o grupos particulares de abejas que las polinizan, como las orquídeas y los euglossinos (Kerr *et al.*, 2001; Roubik y Hanson, 2004; Cameron, 2004; Fontaine *et al.*, 2006); también hay géneros o especies de abejas que visitan específicamente algunas especies de plantas de una misma familia (Ayala, 2004; Minckley y Roulston, 2006). Esto es notable ya que se sabe que entre 60 y 80% de las plantas con flores requieren de la polinización por animales (Kearns *et al.*, 1998) y aproximadamente el 35% de los alimentos que consumen los humanos, son producto de la polinización por abejas (Klein *et al.*, 2007).

Igualmente importante es la relación que se ha observado entre las abejas y el hábitat, ya que la modificación de éste, genera cambios en la estructura de las comunidades de abejas. Esto ha sido abordado en varios estudios (Allen-Wardell *et al.*, 1998; Cane, 2001; Brown y Albrecht, 2001; Williams *et al.*, 2001; Goverde *et al.*, 2002; Klein *et al.*, 2002; Santos-Leal *et al.*, 2006; Winfree *et al.*, 2007; Brosi *et al.*, 2008; Ricketts *et al.*, 2008; Steffan-Dewenter y Westphal, 2008). También se ha encontrado que la baja eficiencia en la producción de frutos o semillas de muchos cultivos está relacionada con la escasez de polinizadores silvestres, ya sea por efecto de disturbios ambientales de origen antrópico, el uso de pesticidas, la presencia de parásitos, etc. (Kremen *et al.*, 2002; Eardley *et al.*, 2006).

4. Los organismos deben ser fácilmente capturables y de manipulación y observación sencilla; el estudio del grupo no debe poner en peligro su conservación.

Los métodos más usados para recolectar abejas son: red entomológica aérea, trampas de Malaise, trampas de agua de distintos colores, trampas de luz blanca o

negra, atrayentes químicos (feromonas o esencias) y nidos trampa.

Red entomológica. La mayoría de los estudios hechos con abejas, especialmente los de tipo faunístico, utilizan este método para la captura de los individuos adultos (v.g. Ayala, 1988; Thorp *et al.*, 1994; Nates, 2001; Santos *et al.*, 2004; entre muchos otros). Este método tiene ventajas sobre otros ya que permite identificar las plantas visitadas o las más visitadas por las abejas (que pueden ser importantes en la alimentación tanto de las crías como de los adultos), puede proveer información sobre los sitios de anidación, los cuales pueden ser observados durante la búsqueda de adultos y también es posible obtener los horarios de vuelo, o los horarios en los que visitan diferentes especies de plantas. Sin embargo, este método tiene la dificultad de que las muestras pueden sufrir sesgos (Delfín-González y Manrique-Saide, 2004) por las diferencias en la habilidad para capturar los ejemplares entre los colectores, lo cual en parte se puede contrarrestar estableciendo unidades fijas de muestreo o lo más estándares posibles, estableciendo tiempo y espacio de recolecta por persona, así como emplear colectores entrenados (Cane, 2001), aunque estas consideraciones se realizan normalmente en trabajos de corte más ecológico (v.g. Meléndez-Ramírez *et al.*, 2002; Novelo-Rincón *et al.*, 2003).

Trampas de agua de distintos colores. Su utilidad puede variar en función del color, de la ubicación, del tamaño y de la altura del suelo a la que son ubicadas (Williams *et al.*, 2001).

Trampas de Malaise. Ampliamente usadas para la colecta pasiva de Hymenoptera. En general, cuando se utilizan para recolectar abejas los resultados obtenidos con estas trampas subestiman la abundancia y la diversidad, pero permiten la captura de especies raras o cleptoparásitas que no son frecuentes de observar sobre flores.

Trampas de luz blanca o negra. Usadas en muestreo nocturno para la captura de otros grupos de insectos, pero que también atraen algunos apoideos (Wolda y Roubik, 1986), como es el caso de especies con hábitos crepusculares o nocturnos de los géneros *Ptiloglossa* y *Megalopta*.

Atrayentes químicos. Estos atrayentes, usualmente sustancias aromáticas como, eugenol, eucaliptol, escatón o vainilla, se limita a atraer individuos de machos euglossinos (por ejemplo ver Roubik y Hanson, 2004; Sandino, 2004).

Nidos trampa. Los nidos trampa son dispositivos en los que se imita los espacios que usan las abejas que anidan en cavidades o túneles. Estos son elaborados con distintos materiales, como bloques de madera,

popotes de papel o ramas secas. Generalmente se colocan en el campo y posteriormente se revisan para caracterizar la fauna de abejas que anidó en éstos (Roubik, 1995; Steffan-Dewenter, 2002; Aguiar *et al.*, 2005; Camillo, 2005; Klein *et al.*, 2006; Loyola y Martins, 2006; Tylianakis *et al.*, 2006). Este método es eficiente para el estudio de la fauna de abejas solitarias o para el estudio de la biología de algunas especies, además de que ha sido ampliamente usado en el manejo de especies que polinizan cultivos agrícolas.

Una variante de este método es la colecta directa de nidos, que en el caso de los grupos eusociales como los Meliponini es relativamente fácil; para las especies solitarias se requieren grandes y cuidadosas excavaciones y sólo en el caso del género *Xylocopa* es posible su transporte y manejo (Roubik, 1995).

De manera general, las abejas son fáciles de capturar y permiten hacer observaciones directas sobre los nidos, las flores y también video grabación (v.g. Pinkus-Rendón *et al.*, 2005). Ninguno de estos métodos parece poner en riesgo las poblaciones de abejas, ya que el número de individuos en las colonias de especies sociales van de cientos a miles por nido, mientras que las especies solitarias son también abundantes. De acuerdo a las preguntas que se deseen contestar, se puede usar uno o varios de estos métodos de captura, procurando siempre seguir un planteamiento estandarizado y sistemático para la toma de la muestras (Cane, 2001; Williams *et al.*, 2001; Delfín-González y Manrique-Saide, 2004).

5. La distribución geográfica del grupo debe ser amplia y comprender diferentes hábitats, de modo que permita una amplia variedad de diseños experimentales y comparaciones.

Las abejas tienen amplia distribución mundial, sin embargo existen regiones geográficas en las que se encuentra mayor riqueza de especies. Después del trabajo clásico de Michener (1979) en el que establece los patrones generales de distribución para las abejas, se han publicado aspectos particulares de distribución para algunos grupos, mismos que son retomados por el propio Michener (2000 y 2007). Una generalización aceptada en la literatura, es que las abejas son más diversas en las regiones xéricas del mundo, en especial las de América del Norte (Michener, 1979; Ayala *et al.*, 1993, 1996, 1998), sin embargo es probable que esto se deba a que las zonas tropicales han sido menos estudiadas (Michener, 2007).

Para las áreas tropicales existe mayor diversidad de antofóridos, megaquílidos y ápidos (muy notoriamente los meliponinos); en el caso de los halictidos, la subfamilia Halictinae está más diversificada en los trópicos americanos y la Nomiinae en los trópicos del

viejo mundo. En las zonas áridas hay más diversidad de andrénidos (Roubik, 1989).

Esta distribución de la riqueza de abejas está relacionada posiblemente con la anidación, ya que la limitante más importante asociada con la anidación de las abejas solitarias en el trópico es la alta humedad en el suelo (Roubik, 1989; Michener, 2007). Los grupos mejor representados en los trópicos son aquellos que anidan en los árboles o en madera en descomposición, debido a que los nidos en el suelo no son lo suficientemente impermeables para repeler la acción de los hongos o de la inundación sobre la provisión de alimento. En ambientes xéricos, el suelo permanece seco la mayor parte del año y esto favorece el establecimiento de los nidos (Roubik, 1989; Michener, 2007).

A pesar de esto, los trópicos albergan un amplio número de especies (Ayala, *et al.* 1993, 1996, 1998; Moure *et al.*, 2007), como se puede observar en distintos trabajos faunísticos realizados en regiones como Colombia (Nates-Parra, 2001; Vélez y Pulido-Barrios, 2005; Smith-Pardo y González, 2007), México (Godínez-García, 1991; Roubik *et al.*, 1991; Hinojosa-Díaz, 1996 y 2003; Vergara y Ayala, 2002; López-Mendoza, 2003; Novelo-Rincón *et al.*, 2003; Godínez-García *et al.*, 2004; Cairns *et al.*, 2005; la región mejor estudiada es Jalisco con los siguientes trabajos: Ayala, 1988 y 2004; Estrada, 1992; Fierros-López, 1996; Rodríguez-Palafox y Corona, 2002), Ecuador (Rasmussen, 2004), Panamá (Michener, 1954), Cuba (Genaro, 2004; Portuondo-Ferrer y Fernández-Triana, 2004), Nicaragua (Maes, 1993) y en especial Brasil, donde existen muchos trabajos sobre la diversidad de abejas (Alves dos Santos, 1999a y 1999b; Zanella, 2000; Brito y Rêgo, 2001; Viana *et al.*, 2001; Viana y Alves dos Santos, 2002; Aguiar y Martins, 2003; Santos *et al.*, 2004; Aguiar y Zanella, 2005; Almeida-Anacleto y Marchini, 2005; Gonçalves y Melo, 2005; Souza *et al.*, 2005).

Respecto a la posibilidad de establecer diseños experimentales adecuados para su estudio, hay diferentes propuestas dependiendo de la escala y el periodo durante el cual se pretenda trabajar (Halffter y Moreno, 2005). La mayoría de los trabajos de corte faunístico referidos en esta revisión son a escala local y rara vez sobrepasan un año de muestreo, pocos trabajos se han realizado a largo plazo y en éstos destaca el de Roubik (2001).

6. Las especies deben tender a especializarse en un hábitat particular, de modo que sean sensibles a la degradación y a la regeneración del hábitat.

Las comunidades de abejas son sensibles a la disponibilidad de alimento (recursos florales) y sitios

de anidación; en sitios donde hay abundantes flores atractivas para las abejas, no necesariamente existen sitios óptimos para la anidación y viceversa, por tanto tienen que moverse entre sitios con alimento y sitios con condiciones para anidar (Cane, 2001; Williams *et al.*, 2001). Hay abejas que anidan en cavidades preexistentes de ramas o troncos muertos o vivos, en el suelo, inclusive en madrigueras y termiteros abandonados (Stephen *et al.*, 1969; Roubik, 1989, 2006; entre muchos otros).

Cuando se presentan procesos de degradación que modifican la disponibilidad de recursos importantes para las abejas (alimento y sustratos para anidar), las poblaciones pueden verse afectadas. Winfree *et al.* (2007) encontraron que algunos ambientes con alteración y manejo antropogénico resultaron ser más diversos que los sitios forestados. Pero Brown y Albrecht (2001) encontraron que en sitios deforestados hay un efecto adverso sobre las poblaciones de especies de *Melipona*. De acuerdo con Cane (2001) cuando la vegetación es talada la estructura de la comunidad de abejas cambia, desaparecen algunas especies, se modifica la dominancia y decrece la abundancia de las especies representativas de dicha comunidad, mientras que a mediano o largo plazo las comunidades ya modificadas se robustecen debido a la integración de recursos florales provenientes de plantas pioneras o características de la vegetación secundaria, así como aquellas que hayan sido introducidas. En estudios a largo plazo, Roubik (2001) encontró que no aparecen ni desaparecen especies. Muchas de estas “desapariciones” en estudios de corto plazo se deben a especies demográficamente raras y no a extinciones locales, siempre y cuando esto suceda dentro de hábitats fragmentados en los que el sistema de parches remanentes de vegetación conserven su conectividad.

La variación de la composición de las comunidades de abejas también se da en el tiempo. En los ambientes tropicales, las abejas eusociales (meliponinos) se pueden observar todo el año, mientras muchas de las abejas solitarias están presentes durante periodos más cortos con una marcada estacionalidad (Roubik, 1989, 2006; Novelo-Rincón *et al.*, 2003; Ayala, 2004). Considerando que la floración de muchas especies de plantas es estacional, sobre todo en el trópico subhúmedo y seco, la relación entre la presencia de adultos voladores y la mayor floración es alta, de esta forma las especies dominantes, son cruciales para el mantenimiento y reproducción de la estructura vegetal (Parra-Tabla y Bullock, 2002).

7. El grupo debe tener especies con importancia económica potencial.

El importante papel que tienen las abejas en la transferencia de polen en los sistemas naturales,

también es relevante para la producción de alimentos, ya que muchos cultivos requieren de polinización entomófila, para obtener buenos rendimientos por unidad de superficie cultivada (Kevan, 1999). En poco más de 100 especies de cultivos que proporcionan el 90% del suministro de alimentos para 146 países, el 71% son polinizados por abejas (casi todas silvestres) (Roubik, 1995; FAO, 2005). Existe información sobre el uso de abejas como polinizadores de cultivos como el achiote, aguacate criollo, café, calabaza, chayote, chile habanero, mango, pepino, sandía y tomate (v.g. Meléndez-Ramírez *et al.*, 2002; De Marco y Coelho, 2004; Pinkus-Rendón *et al.*, 2005; Cauich *et al.*, 2004, 2006; Can *et al.*, 2005; Slaa *et al.*, 2006 y literatura citada en estos trabajos). A pesar del trabajo realizado hasta la fecha, aún falta mucho por investigar sobre el manejo de polinizadores nativos e inducidos.

Otro aspecto económico es la producción de miel y los subproductos que se obtienen de especies como las abejas sin aguijón (*Meliponini*), y que desde tiempos prehispánicos han sido aprovechadas. Ejemplo de esto es el manejo histórico de *Melipona beecheii* en México y de otros meliponinos en el resto de América tropical (Quezada-Euán *et al.*, 2001 y Quezada-Euán, 2005; Villanueva *et al.*, 2005).

CONCLUSIONES

Por lo anterior se puede aseverar que es posible usar a las abejas silvestres como grupo indicador, ya que cumple con los criterios establecidos. Con los elementos aquí presentados se pretende alentar estudios sobre abejas en todos los aspectos, con lo cual se puede validar su uso como grupo indicador.

Es importante recalcar que es necesario considerar 1) la participación o colaboración de taxónomos de abejas en los estudios; 2) elegir correctamente la escala de estudio con su respectiva caracterización y subdivisión (teniendo en cuenta la delimitación del paisaje y sus unidades) y 3) establecer la metodología de muestreo acorde con el propósito del estudio, contemplando la estandarización de las muestras y la selección de los métodos de colecta, que permitan futuras comparaciones.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo recibió financiamiento por el proyecto CONACYT – SEMARNAT – 2004 - C01 – 180/A - 1, otorgado a Virginia Meléndez Ramírez. Enrique Reyes Novelo recibió una beca de posgrado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (clave: 171289).

REFERENCIAS

Aguiar, A.J.C. and Martins, C.F. 2003. The bee diversity of the Tabuleiro vegetation in the

- Guaribas biological reserve (Mamanguape, Paraíba, Brasil). In: Melo, G.A.R. y Alves dos Santos, I. (eds.), *Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 anos de Jesus Santiago Moure*. UNESCO, Criciúma, Brasil. pp 209-216.
- Aguiar, C.L.M. and Zanella, F.C.V. 2005. Estrutura da Comunidade de Abelhas (Hymenoptera: Apoidea: Apiformis) de uma Área na Margem do Domínio da Caatinga (Itatim, BA). *Neotropical Entomology* 34: 15-24.
- Aguiar, C.L.M., Garófalo, A.C. and Almeida, F.G. 2005. Trap-nesting bees (Hymenoptera, Apoidea) in areas of dry semideciduous forest and caatinga, Bahia, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 2284:1030-1038.
- Allen-Wardell, G., Bernhardt, P., Bitner, R., Burquez, A., Buchmann, S., Cane, J., Allen-Cox, P., Dalton, V., Feinsinger, P., Ingram, M., Inouye, D., Jones, C.E., Kennedy, K., Kevan, P., Koopowitz, H., Medellín, R., Medellín-Morales, S., Nabhan, G.P., Pavlik, B., Tepedino, V., Torchio, P. and Walter, S. 1998. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology* 12: 8-17.
- Almeida-Anacleto, D. and Marchini, L.C. 2005. Análise faunística de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) coletadas no cerrado do estado de São Paulo. *Acta scientiarum. Biological sciences* 27: 277-284.
- Alves dos Santos, I. 1999a. Distribuição vertical de uma comunidade de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) do Rio Grande do Sul. *Revista Brasileira de Entomologia* 43: 225-228.
- Alves dos Santos, I. 1999b. Abelhas e plantas melíferas da mata atlântica, restinga e dunas do litoral norte do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 43: 191-223.
- Ayala, R. 1988. Abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) de Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana* 77: 395-493.
- Ayala, R. 1999. Revisión de las abejas sin aguijón de México (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *Folia Entomológica Mexicana* 106: 1-123.
- Ayala, R. 2004. Fauna de abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea). In: García-Aldrete, A.N. y Ayala, R. (eds.), *Artrópodos de Chamela*. UNAM. México. pp 193-219.
- Ayala, R., Griswold, T. and Bullock, S.H. 1993. The Native Bees of México. In: Ramamoorthy, T.P., Bay, R., Lot, A. and Fa, J. (eds.), *Biological Diversity of México, Origin and Distribution*. Oxford University Press. pp. 179-227.
- Ayala, R., Griswold, T. and Yanega, D. 1996. Apoidea. In: Llorente J., García, A. y González, E. (eds.), *Biodiversidad Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México*. Universidad Nacional Autónoma de México, México. pp. 423-464.
- Ayala, R., Griswold, T.L. and Bullock, S.H. 1998. Las Abejas Nativas de México. In: Ramamoorthy, T.P., Bay, R., Lot, A. y Fa, J. (eds.), *Diversidad biológica de México, Orígenes y Distribución*. Instituto de Biología, UNAM, México. pp. 179-225.
- Barlow, J., Gardner, T.A., Araujo, I.S., Ávila-Pires, T.C., Bonaldo, A.B., Costa, J.E., Esposito, M.C., Ferreira, L.V., Hawes, J., Hernández, M.I.M., Hoogmoed, M.S., Leite, R.N., Lo-Man-Hung, N.F., Malcom, J.R., Martins, M.B., Mestre, L.A.M., Miranda-Santos, R., Nunes-Gutjahr, A.L., Overal, W.L., Parry, L., Peters, S.L., Ribeiro-Junior, M.A., da Silva, M.N.F., da Silva-Motta C. and Peres, C.A. 2007. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary and plantation forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 18555-18560.
- Basset, Y., Mavoungou, J.F., Mikissa, J.B., Missa, O., Millar, S.E., Kitching, R.L. and Alonso, A. 2004. Discriminatory power of different arthropod data sets for biological monitoring and anthropogenic disturbance in tropical forest. *Biodiversity and Conservation* 13: 709-732.
- Brito, C.M.S. and Rêgo, M.M.C. 2001. Community of male Euglossini bees (Hymenoptera: Apidae) in a secondary forest Alcântara, Ma, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 61: 631-638.
- Brosi, B.J., Daily, G.C., Shih, T.M., Oviedo, F. and Duran, G. 2008. The effects of forest fragmentation on bee communities in tropical countryside. *Journal of Applied Ecology* 45: 773-783.
- Brown, K.S. 1997. Diversity, disturbance and sustainable use of Neotropical forests: insects as indicators for conservation monitoring. *Journal of Insect Conservation* 1: 25-42.
- Brown, J.C. and 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.
- Cairns, C.E., Villanueva-Gutiérrez, R., Koptur, S. and Bray, D.B. 2005. Bee populations, forest disturbance, and africanization in Mexico. *Biotropica* 37: 686-692.
- Cameron, S.A. 2004. Phylogeny and biology of Neotropical orchid bees (Euglossini). *Annual Review of Entomology* 49: 377-404.
- Camillo, E. 2005. Nesting biology of four *Tetrapedia* species in trap-nests (Hymenoptera: Apidae: Tetrapediini). *Revista de Biología Tropical (International Journal of Tropical Biology)* 53: 175-186.
- Can, A.C., Quezada-Euán, J.J., Xiu, A.P., Moo-Valle, H., Valdovinos, G.F. and Medina-Peralta, S. 2005. Pollination of "criollo" avocados (*Persea americana*) and the behavior of associated bees in subtropical Mexico. *Journal of Apicultural Research* 44: 3-8.
- Cane, J.H. 2001. Habitat fragmentation and native bees: a premature verdict? *Conservation Ecology* 5(1): 3 [on line] URL: <http://www.consecol.org/vol5/iss1/art3>
- Cane, J.H. and Tepedino, V.J. 2001. Causes and extent of declines among native North American invertebrate pollinators: detection, evidence, and consequences. *Conservation Ecology* 5(1): 1. [on line] URL: <http://www.consecol.org/vol5/iss1/art1/>
- Cauich, O., Quezada-Euán, J.J., Macias, J.O., Reyes, O.V., Medina, P.S. and Parra, T.V. 2004. Behavior and pollination efficiency of *Nannotrigona perilampoides* (Hymenoptera: Meliponini) on greenhouse tomatoes (*Lycopersicon esculentum*) in subtropical Mexico. *Horticultural Entomology* 97: 475-481.
- Cauich, O., Quezada-Euán, J.J., Méndez-Ramírez, V., Valdovinos, N.G.R. and Moo-Valle, H. 2006. Pollination of habanero pepper (*Capsicum chinense*) and production in enclosures using stingless bee *Nannotrigona perilampoides*. *Journal of Apicultural Research* 45: 125-130.
- Delfín-González, H. and Burgos, D. 2000. Los braconídeos (Hymenoptera: Braconidae) como grupo parámetro de biodiversidad en las selvas deciduas del trópico: una discusión acerca de su posible uso. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 79: 43-56.
- Delfín-González, H. and Manrique-Saide, P. 2004. Insectos Terrestres. In: Bautista-Zúñiga, F., Delfín-González, H. y Palacio-Prieto, J.L. (eds.), *Técnicas de muestreo para manejadores de recursos naturales*. UNAM, UADY, CONACyT, INE. México. pp 235-268.
- De Marco, P. and Coelho, F.M. 2004. Services performed by the ecosystems: forest remnants influence agricultural cultures' pollination and production. *Biodiversity and Conservation* 13: 1245-1255.
- Dufrene, M. and Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.
- Eardley, C., Roth, D., Clarke, J., Buchmann, S. and Gemmill, B. 2006. *Pollinators and Pollination, a Resource Book for Policy and Practice*. African Pollinator Initiative. 77 p.
- Engel, M.E. and Rightmyer, M.G. 2003. Jerome G. Rozen Jr.: A biographical sketch and summary of scientific contributions. *Journal of the Kansas Entomological Society* 76: 84-91.
- Estrada, C.M. 1992. Abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) de la Sierra del Tigre, Jalisco. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Guadalajara. 93 p.
- FAO. 2005. Protección a los polinizadores. Departamento de agricultura, bioseguridad, nutrición y protección del consumidor. *Agricultura* 21. [on line] URL: <http://www.fao.org/ag/esp/revista/pdf/0512-1.pdf>
- Favila, M. and Halffter, G. 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 72: 1-25.
- Feinsinger, P. 2001. *Designing field studies for biodiversity conservation*. The Nature Conservancy. Island Press. 212 p.
- Fierros-López, H.E. 1996. Abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) de dos localidades del Volcán de Tequila, Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara. 139 p.
- Fontaine, C., Dajoz, I., Mariguet, J. and Loreau, M. 2006. Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PloS Biology* 4: 129-135.

- Gaston, K. 1996. What is biodiversity? In: Gaston, K. (ed.), Biodiversity. Biology of numbers and difference. Blackwell Science. USA. pp. 1-9.
- Genaro, J.A. 2004. Las abejas de la Isla de la juventud, Cuba (Hymenoptera, Apoidea). Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa 34: 177-179.
- Godínez-García, L.M. 1991. Algunos aspectos de la fenología de abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) de San Gregorio, Guanajuato. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México. pp 50.
- Godínez-García, L.M., Hinojosa-Díaz, I. and Yáñez-Ordóñez, O. 2004. Melitofauna (Insecta: Hymenoptera) de algunos bosques mesófilos de montaña. In: Luna, I., Morrone, J. J. y Espinosa, D. (eds.), Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental. Las Prensas de Ciencias, México D. F. pp 321-337.
- Gonçalves, R.B. and Melo, G.A.R. 2005. A comunidade de abelhas (Hymenoptera, Apidae) em uma área restrita de campo natural no Parque Estadual de Vila Velha, Paraná: diversidade, fenología e fontes florais de alimento. Revista Brasileira de Entomologia 49: 557-571.
- Goverde, M., Schweizer, K., Baur, B. and Erhardt, A. 2002. Small-scale habitat fragmentation effects on pollinator behavior: experimental evidence from the bumblebee *Bombus veteranus* on calcareous grasslands. Biological Conservation 104: 293-299.
- Hall, J.P. 2001. Criteria and Indicators of sustainable forest management. Environmental Monitoring and Assessment, 67: 109-119,
- Halfpeter, G., Moreno, C. and Pineda, E. 2001. Manual para la Evaluación de la Biodiversidad en Reservas de la Biosfera. MyT – Manuales y Tesis SEA, Vol. 2. Zaragoza. 80 p.
- Halfpeter, G. and Moreno, C. 2005. Significado biológico de las diversidades Alfa, Beta y Gama. In: Halfpeter, G., Soberón, J., Koleff, P. y Melic, A. (eds.), Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades Alfa, Beta y Gama. CONABIO, SEA, CONACYT. M3M: Monografías Tercer Milenio, Vol. 4 SEA. Zaragoza. pp 5-18.
- Heard, T.A. 1999. The role of stingless bees in crop pollination. Annual Review of Entomology 44: 183-206.
- Hinojosa-Díaz, I.A. 1996. Estudio faunístico de las abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) del Pedregal de San Ángel, D. F. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. pp 51.
- Hinojosa-Díaz, I.A. 2003. Abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) del declive Sur de la sierra del Chichinautzin, Morelos, México. Folia Entomológica Mexicana 42: 1-20.
- Kati, V., Devillers, P., Dufrene, M., Legakis, A., Vokou, D. and Lebrun, P. 2004. Testing the value of six taxonomic groups as biodiversity indicators at a local scale. Conservation Biology 18: 667-675.
- Kearns, C., Inouye, D. and Waser, N. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. Annual Review of Ecology and Systematics 29: 83-112.
- Kerr, W.E., Carvalho, G.A., da Silva, A.C. and de Assis, M.G.P. 2001. Aspectos pouco mencionados da biodiversidade amazônica. Parcerias Estratégicas 12: 20-41.
- Kevan, P.G. 1991. Pollination: Keystone process in sustainable global productivity. Acta Horticulturae 288: 103-110.
- Kevan, P.G. 1993a. Pollination in modern agriculture: Changing practices, new and hybrid crops. In: Conner, L., Rinderer, T., Sylvester, I., and Wongsiri, S. (eds.), Asian honey bee and bee mites. Cheshire Connecticut, EUA, Wiewas Press. pp 398-409.
- Kevan, P.G. 1993b. Conservation and management of pollinators: An issue in sustainable global productivity. In: Conner, L., Rinderer, T., Sylvester, I., and Wongsiri, S. (eds.), Asian honey bee and bee mites. Cheshire Connecticut, EUA. Wiewas Press. pp 281-288.
- Kevan, P.G. 1999. Pollinators as bioindicators of the state of the environment: species, activity and diversity. Agriculture, Ecosystems and Environment 74: 373-393.
- Klein, A.M., Steffan-Dewenter, I., Buchori, D. and Tschardtke, T. 2002. Effects of land-use intensity in tropical agroforestry systems on coffee flower-visiting and trap-nesting bees and wasps. Conservation Biology 16: 1003-1014.
- Klein, A.M., Steffan-Dewenter, I. and Tschardtke, T. 2006. Rain forest promotes trophic interactions

- and diversity of trap-nesting Hymenoptera in adjacent agroforestry. *Journal of Animal Ecology* 75: 315-323.
- Klein, A.M., Vaissière, B., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C. and Tscharntke, T. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological sciences* 274: 303-313.
- Kremen, C., Williams, N.M. and Thorp, R.W. 2002. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99: 16812-16816.
- Lawton, J.H. and Gaston, K.J. 2001. Indicator species. In: *Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press. UK. Vol. 3: 437-450.
- López-Mendoza, R. 2003. Estudio melitofaunístico de la reserva de la biosfera de Mapimí, Durango. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. 40 p.
- Loyola, D.R. and Martins, P.R. 2006. Traps-Nest Occupation by Solitary wasps and bees (Hymenoptera: Aculeata) in a forest urban remanent. *Neotropical Entomology* 35: 41-48.
- Maes, J.M. 1993. Catalogo de los Apoidea (Hymenoptera) de Nicaragua. *Revista Nicaragüense de Entomología* 26: 11-30.
- Martín-Piera, F. 2000. Introducción. In: *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en iberoamérica: PrIBES-2000*. Martín-Piera, F., Morrone, J. J. and Meliá, A. (eds.), m3m: Monografías tercer milenio. Vol. 1, SEA, Zaragoza. pp 19-31.
- Mayr, E. and Ashlock, P.D. 1991. *Principles of systematic zoology*. McGraw-Hill, New York, USA. 428 p.
- McGeoch, M. 1998. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews* 73: 181-201.
- Meléndez-Ramírez, V., Magaña-Rueda, S., Parra-Tabla, V., Ayala, R. and Navarro, J. 2002. Diversity of native bee visitor of cucurbit crops (Curcubitaceae) in Yucatan, México. *Journal of Insect Conservation* 6: 135-147.
- Michener, C.D. 1954. Bees of Panamá. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 104: 1-176.
- Michener, C.D. 1974. *The Social Behavior of the Bees. A Comparative History*. Harvard University Press. Cambridge Mass. 404 p.
- Michener, C.D. 1979. Biogeography of the bees. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 66: 277-347.
- Michener, C.D. 2000. *The Bees of the World*. The Johns Hopkins University Press. 913 p.
- Michener, C.D. 2007. *The Bees of the World*. 2a. ed. The Johns Hopkins University Press. 992 p.
- Michener, C.D., McGinley, R. J. and Danforth, B. 1994. *The Bee Genera of North and Central America (Hymenoptera: Apoidea)*. Smithsonian Institution Press. Washington, USA. 209 p.
- Minckley, R.L. and Roulston, T.H. 2006. Incidental mutualisms and pollen specialization among bees. In: Waser, N. y Ollerton, J. (eds.), *Plant-Pollinator interactions, from specialization to generalization*. The University of Chicago Press. USA. pp 69-98.
- Morón, M.A. 1997. Inventarios faunísticos de los Coleoptera Melolonthidae Neotropicales con potencial como bioindicadores. *Giornale Italiano di Entomología* 8: 265-274.
- Moo-Valle, H., Quezada-Euán, J.J., Canto-Martín, J. and González Acereto, J. 2004. Caste ontogeny and distribution of reproductive cells on the combs of *Melipona beecheii* (Apidae: Meliponini). *Apidologie* 35: 587-594.
- Moure, J.S., Urban, D. and Melo, G.A.R. 2007. *Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region*. Sociedade Brasileira de Entomologia. Curitiba, Brasil. 1072 p.
- Nates-Parra, G. 2001. Las abejas sin aguijón (Hymenoptera: Apidae: Meliponini) de Colombia. *Biota Colombiana* 2: 233-248.
- New, T.R. 2005. *Invertebrate conservation and agricultural ecosystems*. Cambridge University Press. UK.
- Nieh, J.C., Contrera, F. A. L., Yoon, R. R., Barreto, L. S., and Imperatriz-Fonseca, V. L. 2004. Polarized short odor-trail recruitment communication by a stingless bee, *Trigona spinipes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 56: 435-448.
- Noss, R.F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: A hierarchical approach. *Conservation Biology* 4: 355-364.

- Novelo-Rincón, L.F., Delfín-González, H., Ayala, R. and Contreras-Acosta, H. H. 2003. Community structure of native bees in four vegetation types in the dry tropics of Yucatan, Mexico. *Folia Entomológica Mexicana* 42: 177-190.
- Palma, G., Quezada-Euán, J.J.G., Reyes-Oregel, V., Meléndez, V. and Moo-Valle, H. 2008. Production of greenhouse tomatoes (*Lycopersicon esculentum*) using *Nannotrigona perilampoides*, *Bombus impatiens* and mechanical vibration (Hym.: Apoidea). *Journal of Applied Entomology* 132: 79-85.
- Parra-Tabla, V. and Bullock, S.H. 2002. La polinización en la selva tropical de Chamela. In: Noguera, F.A., Vega-Rivera, J.H., García-Aldrete, A.N. and Quesada-Avedaño, M. (eds.), *Historia Natural de Chamela*. IBUNAM. México. pp 499-515.
- Paxton, R.J., WeiBschuh, N., Engels, W., Hartfelder, K. and Quezada-Euan, J.J. 1999. Not only single mating in stingless bees. *Naturwissenschaften* 86: 143-146.
- Pearson, D.L. and Cassola, F. 1992. World-wide species richness patterns of Tiger Beetles (Coleoptera: Cicindelidae): Indicator taxon for biodiversity and conservation studies. *Conservation Biology* 6: 376-391.
- Peña, A. and Neyra, L. 1998. Capítulo 5, amenazas a la biodiversidad. In: *La diversidad biológica de México, estudio de País*. CONABIO. México. pp 150-180.
- Pineda, E., Moreno, C., Escobar, F. and Halffter, G. 2005. Frog, Bat, and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, Mexico. *Conservation Biology* 19: 400-410.
- Pinkus-Rendón, M.A., Parra-Tabla, V. and Meléndez-Ramírez, V. 2005. Floral resource use and interactions between *Apis mellifera* and native bees in cucurbit crops in Yucatán, México. *Canadian Entomologist* 137: 441-449.
- Portuondo-Ferrer, E. and Fernández-Triana, J.L. 2004. Biodiversidad del Orden Hymenoptera en los macizos montañosos de Cuba Oriental. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 35: 121-136.
- Potts, S.G., Kevan, P. and Boone, J.W. 2005. Conservation in pollination: collecting, surveying and monitoring. In: Dafni, A., Kevan, P. and Husband, B.C. (eds.), *Practical pollination biology*. *Enviroquest*. Canada. pp 401-434.
- Quezada-Euán, J.J. 2005. *Biología y Uso de las Abejas sin Aguijón de la Península de Yucatán, México* (Hymenoptera: Meliponini). Universidad Autónoma de Yucatán, México. 112 p.
- Quezada-Euán, J.J., May-Itzá, W. J. and González-Acereto, J. A. 2001. Meliponiculture in Mexico: problems and perspective for development. *Bee World* 82: 160-167.
- Quezada-Euán, J.J., Paxtón J.R., Palmer, K.A., May-Itzá, W.J., Tek Tay, W. and Oldroyd, B.P. 2007. Morphological and molecular characters reveal differentiation in a Neotropical social bee, *Melipona beecheii* (Apidae: Meliponini). *Apidologie* 38: 247-258.
- Rasmussen, C. 2004. Bees of Southern Ecuador. *Lyonia* 7(2): 29-35.
- Ribera, I. and Foster, G. 1997. El uso de artrópodos como indicadores biológicos. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa (Los artrópodos y el hombre)* 20: 265-276.
- Ricketts, T.H., Regetz, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Bogdanski, A., Gemmill-Herren, B., Greenleaf, S.S., Klein, A.M., Mayfield, M.M., Morandin, L.A., Ochiengâ€ A. and Viana, B.F. 2008. Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? *Ecology Letters* 11: 499-515.
- Rodríguez-Palafox, A. and Corona, A.M.. 2002. Lista de artrópodos de la región de Chamela, Jalisco, México. In: Noguera, F.A., Vega-Rivera, J.H., García-Aldrete, A.N. and Quesada-Avedaño, M. (eds.), *Historia Natural de Chamela*. IBUNAM. México. pp 203-232.
- Roig-Alsina, A. and Rozen, J.G.Jr. 1994. Revision of the cleptoparasitic bee tribe Protepeolini, including biologies and immature stages (Hymenoptera: Apoidea: Apidae). *American Museum Novitates* 3099: 1-27.
- Roubik, D.W. 1980. Foraging behavior of competing Africanized honeybees and stingless bees. *Ecology* 61: 836-845.
- Roubik, D.W. 1989. *Ecology and Natural History of Tropical Bees*. Cambridge Tropical Biology Series. Cambridge University Press, UK. 528 p.

- Roubik, D.W. 1995. Pollination of Cultivated Plants in the Tropics. FAO. Agricultural Services Bulletin No. 118. 198 p.
- Roubik, D.W. 2001. Ups and downs in pollinator populations: When is there a decline? *Conservation Ecology* 5(1): 2 [online] URL: <http://www.consecol.org/vol5/iss1/art2/>
- Roubik, D.W. 2006. Stingless bee nesting biology. *Apidologie*. 37: 124-143.
- Roubik, D.W. and Hanson, P. E. 2004. Abejas de Orquídeas de la América Tropical. INBio. Santo Domingo, Costa Rica. 370 p.
- Roubik, D.W., Villanueva, R., Cabrera-Cano, E.F. and Colli-Ucán. 1991. Abejas nativas de la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, México. In: Navarro, L.D. and Robinson, J.G. (eds.), *Diversidad Biológica en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, México*. CIQRO, Chetumal, Q.Roo, pp 317-320.
- Rozen, J.G.Jr. 1991. Evolution of cleptoparasitism in Anthophorid bees as revealed by their mode of parasitism and first instars (Hymenoptera: Apoidea). *American Museum Novitates* 3029: 1-36.
- Rozen, J.G.Jr. 2000. Systematic and geographic distributions of Neotropical cleptoparasitic bees, with notes on their modes of parasitism. *Anais do IV encontro sobre abelhas*. Universidade de Sao Paulo; Riberão Preto, Brazil. pp 204-210.
- Rozen, J.G.Jr. 2003. Eggs, ovariole numbers, and mode of parasitism of cleptoparasitic bees, with emphasis on Neotropical species (Hymenoptera: Apoidea). *American Museum Novitates* 3413: 1-36.
- Sandino, J.C. 2004. Are there any agricultural effects on the capture rates of male Euglossinae bees (Apidae: Euglossini)? *Revista de Biología Tropical (International Journal of Tropical Biology)* 52: 115-118.
- Santos, F.M., Carvalho, C.A.L. and Silva, R.F. 2004. Diversidade de abelhas (Hymenoptera: Apoidea) em uma área de transição Cerrado-Amazônia. *Acta Amazonica* 34: 319-328.
- Santos-Leal, A., Meléndez-Ramírez, V., Navarro-Alberto, J. and Quezada-Euán, J. 2006. Sitios de anidación de abejas Apinae (Hymenoptera: Apoidea) en Yucatán, México. In: Estrada, E., Romero-Nápoles, J., Equihua-Martínez, A., Luna-León, C. and Rosas-Acevedo, J.L. *Entomología Mexicana Vol. 5 Tomo 1*. SME. pp. 341-346.
- Slaa, E.J., Sánchez-Chaves, L.A., Malagodi-Braga, K.S. and Hofstede, F.E. 2006. Stingless bees in applied pollination: practice and perspectives. *Apidologie* 37: 293-315.
- Smith-Pardo, A. and González, V.H. 2007. Diversidad de abejas (Hymenoptera: Apoidea) en estados sucesionales del bosque húmedo tropical. *Acta Biológica Colombiana* 12: 43-56.
- Souza, A.K.P., Hernández, M.I.M. and Martins, C.F. 2005. Riqueza, abundância e diversidade de Euglossina (Hymenoptera, Apidae) em três áreas da Reserva Biológica Guaribas, Paraíba, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 22: 320-325.
- Spector, S. and Forsyth, A.B. 1998. Indicator taxa for biodiversity assessment in the vanishing tropics. In: Mace, G.M., Balamford, A. and Ginsberg, J.R. (eds.), *Conservation in a changing world*. Cambridge University Press, London. pp 181-210.
- Steffan-Dewenter, I. 2002. Landscape context affects traps nesting bees, wasps, and their natural enemies. *Ecological Entomology* 27: 631-637.
- Steffan-Dewenter, I. and Westphal, C. 2008. The interplay of pollinator diversity, pollination services and landscape change. *Journal of Applied Ecology* 45: 737-741.
- Stephen, W.P., Bohart, G.E. and Torchio, P.F. 1969. *The Biology and External Morphology of Bees with a Synopsis of the Genera of Northwestern America*. Agricultural Experimental Station, Oregon State University Corvallis, EUA. 140 p.
- Stone, G.N., Gilbert, F., Willmer, P., Potts, S., Semida, F. and Zalut, S. 1999. Windows of opportunity and the temporal structuring of a foraging activity in a desert solitary bee. *Ecological Entomology* 24: 208-221.
- Thiele, R. 2005. Phenology and nest site preferences of wood-nesting bees in a Neotropical lowland rain forest. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 40: 39-48.
- Thorp, R.W., Wenner, A.M. and Barthell, J.F. 1994. Flowers visited by honey bees and native bees on Santa Cruz Island. In: Halvorson, W.L. and Maender, G.J. (eds.). *The Fourth California Islands Symposium: Update on the Status of Resources*. Santa Barbara Museum of Natural History, Santa Barbara, CA. pp. 351-365.

- Tupac-Otero, J. 1996. Biología de *Euglossa nigropilosa* Moure (Apidae: Euglossinae) I: Características de nidificación en la reserva natural La Planada. Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle 4: 1-19.
- Tylianakis, J.M., Klein, A.M., Lozada, T. and Tschardtke, T. 2006. Spatial scale of observation affects alpha, beta and gamma diversity of cavity-nesting bees and wasps across a tropical land-use gradient. *Journal of Biogeography* 33: 1295-1304.
- Vélez, D. and Pulido-Barrios, H. 2005. Observaciones sobre la estratificación vertical de abejas Euglosinas (Apidae, Euglossini) en un bosque ripario de la Oriniquía colombiana. *Caldasia* 27: 267-270.
- Vergara, C.H. and Ayala, R. 2002. Diversity, phenology and biogeography of the bees (Hymenoptera: Apoidea) of Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. *Journal of the Kansas Entomological Society* 75: 16-30.
- Viana, B.F., Silva, F.O. and Kleinert, A.M.P. 2001. Diversidade e Sazonalidade de Abelhas Solitárias (Hymenoptera: Apoidea) em Dunas Litorâneas no Nordeste do Brasil. *Neotropical Entomology* 30: 245-251.
- Viana, B.F. and Alves dos Santos, I. 2002. Bee diversity of the coastal sand dunes of Brazil. En: Kevan, P. and Imperatriz-Fonseca, V.L. (eds.), *Pollinating bees. The conservation link between agriculture and nature*. Ministry of Environment, Brasília. pp135-153.
- Villanueva, R., Roubik, D.W. and Collí-Ucán, W. 2005. Extinction of *Melipona beecheii* and traditional beekeeping in the Yucatán peninsula. *Bee World* 86: 35-41.
- Villarreal H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., Mendoza, H., Ospina, M. and Umaña, A.M. 2006. Inventarios de biodiversidad. In: *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad segunda edición*. Programa de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. pp 19-28.
- Wcislo, W., Arneson, L., Roesch, K., González, V., Smith, A. and Fernández, H. 2004. The evolution of nocturnal behavior in sweat bees, *Megalopta genalis* and *M. ecuadoria* (Hymenoptera: Halictidae): and escape from competitors and enemies? *Biological Journal of the Linnean Society* 83: 377-387.
- Wenseleers, T., Hart, A.G., Ratnieks, F.L.W. and Quezada-Euán, J. J. 2004. Queen execution and caste conflict in the stingless bee *Melipona beecheii*. *Ethology* 110:725-736.
- Wilson. E.O. 1979. *The Insect Societies*. Belknap Press, Harvard. 548 p.
- Wille, A. 1983. Biology of the stingless bees. *Annual Review of Entomology* 28:41-64.
- Williams, N.M., Minckley, R.L., and Silveira, F.A. 2001. Variation in native bee faunas and its implications for detecting community changes. *Conservation Ecology* 5(1): 7 [on line] URL: <http://www.consecol.org/vol5/iss1/art7>
- Winfrey, R., Griswold, T. and Kremen, C. 2007. Effect of human disturbance on bee communities in a forested ecosystem. *Conservation Biology* 21(1): 213-223.
- Wolda, H. and Roubik, D.W. 1986. Nocturnal bee abundance and seasonally bee activity in a Panamanian forest. *Ecology* 67: 426-433
- Zanella, F.C.V. 2000. The bees of the Caatinga (Hymenoptera, Apoidea, Apiformes): a species list and comparing notes regarding their distribution. *Apidologie* 31: 579-592.

Submitted July 29, 2008 – Accepted November 24, 2008
Revised received November 29, 2008