

## ACTIVIDAD POLINIZADORA Y ASPECTOS CONDUCTUALES DE LA ABEJA *XYLOCOPA CUBAECOLA* LUCAS (HYMENOPTERA:APOIDEA) EN CONDICIONES NATURALES

Isbel Díaz Torres<sup>1</sup> y Ángel Vale González<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Instituto de Investigaciones de Sanidad Vegetal. Gaveta 634 CP 11300, Playa, La Habana

<sup>2</sup> Facultad de Biología de la Universidad de La Habana. Calle 25 esq. a J, Plaza, La Habana

### RESUMEN

La abeja carpintera *Xylocopa cubaecola* Lucas es una especie endémica de Cuba. Estudios conductuales en esta especie han sido llevados a cabo en condiciones antropizadas, pero su comportamiento en hábitats naturales no ha sido estudiado antes. Mediante observaciones directas e indirectas, la actividad polinizadora de la abeja se evaluó quincenalmente durante 1997 y 1998 en una población natural de la orquídea *Encyclia phoenicea* (Lindl.) Neum., donde resultó ser el polinizador obligado de la planta. Producto a la ausencia de néctar u otro tipo de recompensa en las flores, la frecuencia de visitas de *X. cubaecola* fue baja, lo que condujo a una producción de frutos de un 0,6 y 0,1% para el primer y segundo años de estudio respectivamente, mientras que plantas que fueron polinizadas de modo artificial tuvieron una producción de 74,4%. No obstante, la conducta de la abeja en el vuelo (visitas intermitentes) y durante su permanencia en la flor (colecta por zumbido) son una garantía para la polinización. Además, la eficiencia del polinizador fue alta, pues durante las observaciones realizadas las visitas del insecto resultaron siempre en polinizaciones efectivas.

Palabras claves: abeja, conducta, polinizador, producción de frutos, *Xylocopa cubaecola*.

### ABSTRACT

The bee *Xylocopa cubaecola* Lucas is an endemic species of Cuba. Studies of the conduct in this species have been carried out in unnatural conditions but its behavior in natural habitats has not been studied yet. The pollinator activity of this bee was biweekly evaluated during 1997 and 1998 in a natural population of the orchid *Encyclia phoenicea* (Lindl.) Neum. by means of direct and indirect observations where it turns out to be the unique pollinator of the plant. Due to the lack of nectar or another reward in the flowers the frequency of visits was lower, what led to a fruit set of a 0.6 and 0.1% for the first and second years of study respectively, while plants artificially pollinated had a fruit set of 74.4%. Nevertheless, the behavior of the bee in the flight (intermittent visits) and during its permanency in the flower (buzzing collect) is a guarantee for pollination. Furthermore, during observations the visits of the insect always resulted in effective pollinations.

Key words: bee, behavior, fruit set, pollinator, *Xylocopa cubaecola*.

### INTRODUCCIÓN

La presencia de insectos capaces de llevar a cabo la polinización es una garantía para la polinización cruzada, de modo que se proporcione un aumento del flujo de genes entre las plantas, diversificándolas con resultados notablemente importantes. Aproximadamente el 80% de los vegetales superiores de interés económico por sus frutos o semillas, fibras y otros productos, dependen casi exclusivamente de los insectos para la polinización [Dos Santos y Nogueira, 1990].

Existen cerca de 20 000 especies de abejas que varían considerablemente entre sí [Parra-Canto, 1999]. Muchas de estas son los polinizadores principales, y a menudo los únicos en numerosos agroecosistemas [Delaplane *et al.*, 1994; Crane y Walker, 1983; Free, 1970].

De modo general, las abejas solitarias suelen estar entre los polinizadores más importantes en muchos ecosistemas [Waser *et al.*, 1996]. Un ejemplo es *Xylocopa cubaecola* Lucas, especie endémica de Cuba, considerada el más robusto y mayor representante de la familia Apidae y el único de su género en el país [Zayas, 1981]. Esta especie, conocida como abeja carpintera, visita una gran cantidad de flores, por lo que se califica como poliléctica [Michener *et al.*, 1994], además de que ha sido utilizada exitosamente para la polinización del maracuyá [Nogueira, 1996; Zapata, 1987] y de cultivos de cucurbitáceas [Sihag, 1993a,b,c].

El estudio de la ecología de la polinización es un aspecto que ha de venir a la vanguardia de la investigación en la agricultura [Buchmann y Nabhan, 1996], por lo

que el presente trabajo, teniendo el precedente de *X. cubaecola* como polinizadora en plantas cultivadas de *Encyclia phoenicea* (Lindl.) Neum., se propone como objetivos:

1. Estudiar la entomofauna, que junto a *X. cubaecola* visita las flores de una población natural de la orquídea *Encyclia phoenicea* y que resulta competidora posible de la abeja en el área de estudio.
2. Describir aspectos morfológico-conductuales de *X. cubaecola* que contribuyen a la función de polinización.
3. Determinar la producción de frutos obtenidos como consecuencia de la actividad polinizadora de *X. cubaecola*, así como las causas que la condicionan.

## MATERIALES Y MÉTODOS

La población sobre la que se evalúa la actividad de *X. cubaecola* se encuentra ubicada en las cercanías del puente de Bacunayagua (23°08'N, 81°41'O), localidad de la costa norte de la isla, limítrofe entre las provincias de La Habana y Matanzas.

El estudio de la fauna visitadora de la orquídea, eventual competidora de *X. cubaecola*, se realizó en 1997 mediante observaciones en un grupo de tres plantas por un período de 12 horas, distribuidas en mañanas y tardes durante dos días consecutivos (13 y 14 de julio), de modo que se abarcaran todas las horas diurnas (7:00-19:30). Después de la concurrencia de algún posible polinizador, las flores eran chequeadas para determinar la efectividad de la visita. En estas observaciones la conducta de *X. cubaecola*, tanto en el vuelo como durante su permanencia en las flores, así como el mecanismo de polinización, fueron registrados.

Se visitó quincenalmente la población de *Encyclia phoenicea* durante 1997 y 1998. En 1997 fueron marcadas y numeradas todas las plantas encontradas, para un total de 98, mientras que en el segundo año se incorporaron nuevos ejemplares hasta un total de 164 plantas.

La frecuencia de visitas efectivas de *X. cubaecola* en todo el período de estudio se determinó mediante el método aplicado por Rodríguez-Robles *et al.* (1992) y Ackerman *et al.* (1997), quienes asumen como visita efectiva cualquiera de los siguientes casos: remoción de polinios, polinización o ambos.

Para lograr determinar la tasa de producción de frutos (número total de flores/número total de frutos maduros) que resulta de la actividad polinizadora, en cada visita se registró el número de flores una vez ocurrida la apertura de estas (antesis), anotando si conservaban sus polinios o no, y si habían sido polinizadas, así como el número de frutos producidos y el número que alcanzan la madurez.

En 1998 se realizaron polinizaciones artificiales suplementarias en un grupo de cuatro plantas de experimentación que no mostraban evidencias de haber sido

polinizadas aún, para comparar la tasa de producción de frutos entre las flores (39) de estas y las de control (1 514), para lo que se utilizó un fino palillo de madera. A todas las flores se les removieron los polinios y fueron polinizadas con los provenientes de otra planta. A partir de ese momento en cada visita se registraron las flores que lograron engrosar el pedicelo, formar el fruto y llegar a la madurez y dehiscencia.

El efecto de la superproducción de frutos, lograda artificialmente en el posterior desarrollo de la planta, se midió analizando la fertilidad de las semillas, tanto del grupo de experimentación como del de control. Fue tomada una pequeña muestra de cada planta, y a cada una se le determinó el porcentaje de viabilidad. Para ello fueron observadas al microscopio óptico (aumento 160X) después de ser disueltas en agua glicerínada (1:3). Se consideraron como semillas viables aquellas que portaban el embrión y que no estuvieran dañadas [Ackerman y Montalvo, 1990]. Los datos fueron transformados a través de la  $\sqrt{x}$  para lograr normalidad, y los porcentajes resultantes para ambos grupos fueron comparados con el objetivo de verificar si existían diferencias estadísticamente significativas, para lo que se utilizó la *t* de Student.

También se midieron las longitudes de los frutos del grupo de control y de cuatro de los frutos de cada una de las plantas del grupo de experimentación tomados al azar, para compararlos entre sí. Las mediciones se realizaron con un pie de rey de 0,01 cm de error. En la realización de las comparaciones se empleó el estadístico *t* de Student.

Para el análisis de los datos se utilizó el programa STATISTICA for Windows Release 5.1, 1996.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se registró un total de 12 agentes que visitaron las flores de *E. phoenicea* (Tabla 1). Casi la totalidad de los visitantes fueron insectos, con excepción del zunzún *Chlorostilbon ricardii*, que en dos ocasiones visitó las flores en observación.

Es notorio el predominio de los himenópteros, representados básicamente por la abeja común *Apis mellifera* (L.), en mayor proporción (aproximadamente 46%), y *Xylocopa cubaecola*. Esto se corresponde con lo esperado si se atiende al síndrome de polinización por abejas [Van der Pijl y Dodson, 1966], del cual sobresalen cuatro caracteres bastante conspicuos en *E. phoenicea*: las flores zigomórficas con una prominente plataforma de aterrizaje, el color púrpura del labelo, las líneas guías en este y los olores frescos y dulces. No obstante, la única especie observada efectuando la polinización fue la hembra de *X. cubaecola*, correspondiéndose con las observaciones previas en ejemplares cultivados de esta planta. En la Tabla 1 también es notable la eficiencia de esta abeja, pues las tres ocasiones en que fue observada la especie mientras visitaba las flores resultaron en polinizaciones efectivas.

Tabla 1. Organismos que visitaron las inflorescencias de *Encyclia phoenicea*

Orden	Especies	Frecuencia	
		Visitas	Removieron polinios
Hymenoptera	<i>Apis mellifera</i>	26	0
	<i>Xylocopa cubaecola</i>	3	3
	<i>Agapostemon/Augochlora</i> spp.	1	0
	Indeterminada	1	0
Lepidoptera	<i>Cymaenes tripunctus</i>	8	0
	Indeterminada	4	0
	Indeterminada	4	0
	<i>Achlyodes thraso papinianus</i>	2	0
	<i>Eurema nice nice</i>	1	0
Diptera	Indeterminada	4	0
	Indeterminada	1	0
Apodiformes (aves)	<i>Chlorostilbon ricordii</i>	2	1

En estas observaciones directas, al registrarse la conducta de la abeja se pudo determinar que para lograr la polinización, *X. cubaecola* debe, al posarse en la flor, caminar sobre el labelo o pétalo principal orientándose por las líneas guías. Así, cabeza y tórax quedarán bajo las estructuras sexuales de la flor por el tiempo que requiera el insecto para percatarse de la ausencia de néctar. La remoción del polinario ocurre cuando la abeja se retira, caminando hacia atrás, de modo que desprende el viscidio de la columna y este se adhiere a la cabeza del insecto. Por esto el tamaño del animal juega un papel decisivo en la eficiencia de la polinización. Se requiere de un lapso para efectuar la polinización, pues la caudícula del polinario ha de deshidratarse y adoptar la posición óptima que garantice la deposición de los polinios en el estigma de otra flor. Este tiempo es una garantía para la polinización cruzada, pues evita que se polinice otra de las flores de la misma inflorescencia, proceso denominado *geitonogamia*.

La estrategia de esta especie de abeja para coleccionar polen también favorece a la mayoría de las plantas que comúnmente no poseen polinios, pues en *X. cubaecola* se verifica lo que Roubik (1992) denomina *colecta por zumbido*. Esta conducta se refiere al movimiento del cuerpo del animal que permite la adhesión de los granos de polen y la dispersión de estos, con lo que logra la polinización en gran cantidad de flores en un espacio limitado, además de conducir en algunos casos, como en el tomate, a la autopolinización.

También la conducta del polinizador en su vuelo asegura la polinización cruzada. En las observaciones rea-

lizadas se registró el comportamiento de *X. cubaecola* (Fig. 1) quien, en cada visita a la inflorescencia no inspeccionó más de tres flores. En un vuelo aparentemente errático, la abeja carpintera visita varias inflorescencias, para lograr así la deshidratación de la caudícula. Además, este comportamiento garantiza un elevado número de visitas en un período de tiempo corto.

Las visitas de *X. cubaecola* fueron infrecuentes en la población analizada, pues no asistió al 79,4 y el 85,7% de las flores en 1997 y 1998 respectivamente. La producción de frutos resultante fue de 0,6 y 0,1% en cada año (Tabla 2), lo que demuestra cuán determinante es la actividad del insecto en el desarrollo de la población. Cuando se compara la producción natural de frutos en 1998 (Tabla 2) con el resultado de las polinizaciones artificiales realizadas, en el grupo de plantas de experimentación la diferencia es muy marcada: la producción final de frutos como consecuencia de las polinizaciones manuales fue de un 74,4%.

El comportamiento de los polinizadores en las especies vegetales sin recompensa (néctar, resinas, aceites esenciales, polen) está poco documentado, pero se predice que en ausencia de alimento las visitas a las flores sean pocas y breves. Esto puede resultar, según Dressler (1981), en una limitante a la *geitonogamia* y a la dispersión a gran distancia del polen. Las flores de la población donde forrajea *X. cubaecola* carecen de néctar, por lo que es bastante probable que la ausencia de recompensa sea una causa de la baja actividad polinizadora del insecto.

Tabla 1. Organismos que visitaron las inflorescencias de *Encyclia phoenicea*

Orden	Especies	Frecuencia	
		Visitas	Removieron polinios
Hymenoptera	<i>Apis mellifera</i>	26	0
	<i>Xylocopa cubaeicola</i>	3	3
	<i>Agapostemon/Augochlora</i> spp.	1	0
	Indeterminada	1	0
Lepidoptera	<i>Cymaenes tripunctus</i>	8	0
	Indeterminada	4	0
	Indeterminada	4	0
	<i>Achlyodes thraso papinianus</i>	2	0
	<i>Eurema nice nice</i>	1	0
Diptera	Indeterminada	4	0
	Indeterminada	1	0
Apodiformes (aves)	<i>Chlorostilbon ricordii</i>	2	1

En estas observaciones directas, al registrarse la conducta de la abeja se pudo determinar que para lograr la polinización, *X. cubaeicola* debe, al posarse en la flor, caminar sobre el labelo o pétalo principal orientándose por las líneas guías. Así, cabeza y tórax quedarán bajo las estructuras sexuales de la flor por el tiempo que requiera el insecto para percataarse de la ausencia de néctar. La remoción del polinario ocurre cuando la abeja se retira, caminando hacia atrás, de modo que desprende el viscidio de la columna y este se adhiere a la cabeza del insecto. Por esto el tamaño del animal juega un papel decisivo en la eficiencia de la polinización. Se requiere de un lapso para efectuar la polinización, pues la caudícula del polinario ha de deshidratarse y adoptar la posición óptima que garantice la deposición de los polinios en el estigma de otra flor. Este tiempo es una garantía para la polinización cruzada, pues evita que se polinicen otra de las flores de la misma inflorescencia, proceso denominado *geitonogamia*.

La estrategia de esta especie de abeja para coleccionar polen también favorece a la mayoría de las plantas que comúnmente no poseen polinios, pues en *X. cubaeicola* se verifica lo que Roubík (1992) denomina *colecta por zumbido*. Esta conducta se refiere al movimiento del cuerpo del animal que permite la adhesión de los granos de polen y la dispersión de estos, con lo que logra la polinización en gran cantidad de flores en un espacio limitado, además de conducir en algunos casos, como en el tomate, a la autopolinización.

También la conducta del polinizador en su vuelo asegura la polinización cruzada. En las observaciones rea-

lizadas se registró el comportamiento de *X. cubaeicola* (Fig. 1) quien, en cada visita a la inflorescencia no inspeccionó más de tres flores. En un vuelo aparentemente errático, la abeja carpintera visita varias inflorescencias, para lograr así la deshidratación de la caudícula. Además, este comportamiento garantiza un elevado número de visitas en un período de tiempo corto.

Las visitas de *X. cubaeicola* fueron infrecuentes en la población analizada, pues no asistió al 79,4 y el 85,7% de las flores en 1997 y 1998 respectivamente. La producción de frutos resultante fue de 0,6 y 0,1% en cada año (Tabla 2), lo que demuestra cuán determinante es la actividad del insecto en el desarrollo de la población. Cuando se compara la producción natural de frutos en 1998 (Tabla 2) con el resultado de las polinizaciones artificiales realizadas, en el grupo de plantas de experimentación la diferencia es muy marcada: la producción final de frutos como consecuencia de las polinizaciones manuales fue de un 74,4%.

El comportamiento de los polinizadores en las especies vegetales sin recompensa (néctar, resinas, aceites esenciales, polen) está poco documentado, pero se predice que en ausencia de alimento las visitas a las flores sean pocas y breves. Esto puede resultar, según Dressler (1981), en una limitante a la *geitonogamia* y a la dispersión a gran distancia del polen. Las flores de la población donde forrajea *X. cubaeicola* carecen de néctar, por lo que es bastante probable que la ausencia de recompensa sea una causa de la baja actividad polinizadora del insecto.

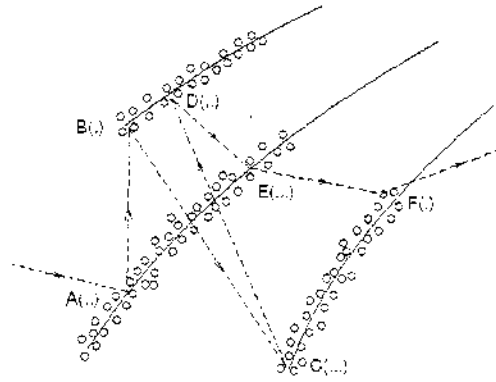


Figura 1. Comportamiento del polinizador *Xylocopa cubaecola*. Se esquematizan tres inflorescencias. Las flechas indican la dirección del movimiento, las letras el orden de las visitas y los puntos (...) el número de flores inspeccionadas en cada visita.

Tabla 2. Producción natural de flores y frutos de *E. phoenicea* durante 1997 y 1998

	1997		1998	
	No.	Por ciento	No.	Por ciento
Flores producidas	520	—	1514	—
Flores visitadas	107	20,6	216	14,3
Flores polinizadas	20	3,8	11	0,7
Frutos formados	8	1,5	8	0,5
Frutos maduros	3	0,6	2	0,1

Es evidente que si se garantiza este proceso mediante un método eficiente, unido a las conductas únicas y apropiadas de las abejas solitarias [Delaplane *et al.*, 1994], la productividad aumentaría drásticamente en el sistema. En este caso se aplicaron polinizaciones manuales, pero nótese que esto no siempre será posible de llevar a cabo, particularmente en cultivos de grandes extensiones. Otro modo de garantizar la polinización sería propiciar un aumento en la densidad poblacional del polinizador. Aunque *X. cubaecola* es una abeja solitaria, también puede aceptar vivir de modo gregario (social facultativa) si se le garantiza un mínimo de condiciones específicas, como pueden ser suministrar nidos con diámetros apropiados, separados unos de otros en dependencia del grado de posible sociabilidad de la especie, o simplemente suministrar los materiales con los que construyen sus nidos [Crane y Walker, 1983].

La alta carga de frutos inducida en este estudio pudiera traducirse en determinados costos en el futuro crecimiento vegetativo y en la reproducción sexual de la planta [Ackerman y Montalvo, 1990; Primack y Hall, 1990], como por ejemplo una disminución en la viabilidad de las semillas o en el tamaño de los frutos, lo cual demostraría una restricción en cuanto a recursos disponibles para la planta. De ser así, no sólo la interacción planta-polinizador sería responsable de los bajos índi-

ces en la producción de frutos, sino que estarían justificados, además, por aspectos fisiológicos exclusivos de la planta. Sin embargo, los resultados expuestos en la Tabla 3 revelan que, respecto a la viabilidad de las semillas, no existieron limitantes en la población en 1998. Los porcentajes son bastante altos en relación con los obtenidos para otras orquídeas: 74,5% en *Epidendrum ciliare* [Ackerman y Montalvo, 1990] y 89,4% en *Calipso bulbosa* [Ackerman, 1981], y no existieron diferencias significativas entre los grupos de control y de experimentación. De este modo se puede potenciar al máximo la actividad polinizadora del insecto sin que esto vaya en detrimento de la adaptabilidad de la planta.

No obstante, sí se encontró un efecto negativo sobre el tamaño (longitud) de los frutos (Tabla 3), por lo que se evidenció cierta limitación de recursos a corto plazo en las plantas. En este caso debe tomarse en cuenta que la polinización manual fue realizada a todas las flores de las plantas de experimentación, lo que es poco probable logre un polinizador como *X. cubaecola* en condiciones naturales.

Estudios previos de León y Sánchez (1998) abordan los hábitos de forrajeo de *X. cubaecola* en la ciudad de La Habana, mientras que Sotolongo *et al.* (1997) realizaron el análisis polínico de las masas de aprovisionamiento de esta, de modo que se pueden reconocer las muchas especies vegetales que comúnmente visita la

abeja en hábitats urbanizados. Los resultados del presente trabajo complementan los estudios sobre este po-

linizador al investigar el comportamiento del insecto en su hábitat natural.

Tabla 3. Viabilidad de las semillas y longitud de los frutos en la población de *Encyclia phoenicea* y en el grupo de experimentación en 1998

	Control	Experimentación	t test
Viabilidad de las semillas (%)	92,04	93,02	0,007 ns
Longitud de los frutos (cm)	3,75	2,80	1,6833*

## CONCLUSIONES

- Un total de 12 agentes visitaron las flores de *E. phoenicea*, pero sólo la hembra de la abeja carpintera *Xylocopa cubaecola* fue observada efectuando la polinización.
- La abeja carpintera *Xylocopa cubaecola* es un eficaz polinizador, lo que viene dado por caracteres de su morfología apropiados para este proceso, como son su cuerpo piloso y su gran tamaño.
- La colecta por zumbido y la forma intermitente de las visitas a las flores son patrones conductuales en *X. cubaecola* muy convenientes para la polinización.
- Las polinizaciones de *X. cubaecola* determinaron un 0,6 y un 0,1% en la producción de frutos en 1997 y 1998 respectivamente.
- En las plantas polinizadas artificialmente la alta producción de frutos (74,4%) y el alto porcentaje de viabilidad de las semillas demuestran que es el proceso de polinización quien más influye en la productividad de la planta.
- La baja productividad en esta especie no está condicionada por la eficiencia del polinizador, sino por la ausencia de recompensa para este en las flores.

## REFERENCIAS

- Ackerman, J. D.: «Pollination Biology of *Calipso bulbosa* Var. *Ocidentalalis* (Orchidaceae): a Food-Deception System», *Madroño* 28(3): 101-110, 1981.
- Ackerman, J. D.; A. M. Montalvo: «Short and Long-Term Limitations to Fruit Production in a Tropical Orchid», *Ecology* 71(1):623-272, 1990.
- Ackerman, J. D.; E. J. Meléndez-Ackerman; J. Salguero-Farías: «Variation in Pollinator Abundance and Selection of Fragrance Phenotypes in a Epiphytic Orchid», *Amer. J. Bot.* 84(10): 1383-1390, 1997.
- Buchmann, S. L.; G. P. Nabhan: *The Forgotten Pollinators*, Island Press, Washington, 1996.
- Crane, E.; P. Walker: *The Impact of Pest Management on Bees and Pollination*, Tropical Development and Research Institute, Londres, 1983.
- Delaplane, K. S.: «Insecticides, Miticides and Nematocides», *Georgia Pest Control Handbook*, Univ. Georgia Coop. Ext. Svc., Spec. Bull. 28, 1993.
- Delaplane, K. S.; P. A. Thomas; W. J. MacLaurin: «Bee Pollination of Georgia Crop Plants», *Univ. Georgia. Bull.* 1106, 1994.
- Díaz, M. A.: *Las orquídeas de Cuba*, Ed. Científico-Técnica, La Habana, 1996.
- Dos Santos, D. T.; R. H. Nogueira: «A polinização entomófila em soja *Glycine max.* L.», *Apicultura & Polinização* 6(36):27-28, 1990.
- Dressler, R. L.: *The Orchids: Their Classification and Natural History*, Cambridge, Harvard, Univ. Press, 1981.
- Free, J. B.: *Insect Pollination of Crops*, Academic Press, Londres and New York, 1970.
- : «Pollination in the Tropics II», *Beekeeping & Development* 51:6-7, 1999.
- Gross, C. L.; D. Mackay: «Honeybees Reduce Fitness in the Pioneer Shrub *Melastoma affine* (Melastomataceae)», *Biological Conservation* 86:169-178, 1998.
- León, A.; U. Sánchez: «Feeding and Nesting Plants of *Xylocopa cubaecola* (Hymenoptera:Apidae)», *Carib. J. Sci.* 34(1-2): 152-155, 1998.
- Meléndez-Ackerman, E. J.: «Patterns of Color and Nectar Variation Across an *Ipomopsis* (Polemoniaceae) Hybrid Zone», *Amer. J. Bot.* 84(1): 41-47, 1997.
- Michener, C. D.; R. J. McGinley; B. N. Danforth: *The Bee Genera of North and Central America* (Hymenoptera:Apoidea), Smithsonian Inst. Press, Washington DC, 1994.
- Nogueira, R. H.: «Uso de atrativos e repelentes como reguladores da polinização», *Revista Brasileira de Apicultura* 4(13):20-22, 1996.
- O'Toole, C.: «Diversity of Native Bees and Agrosystems», *Hymenoptera Diversity*, CAB International, Wallingford, Inglaterra, 1997, pp. 109-215.
- Primack, R. B.; P. Hall: «Costs of Reproduction in the Pink Lady's Slipper Orchid: a Four Year Experimental Study», *Am. Nat.* 136:638-656, 1990.
- Rodríguez-Robles, J. A.; E. J. Meléndez; J. D. Ackerman: «Effects of Display Size, Flowering Phenologies, and Nectar Availability on Effective Visitation Frequency in *Comparetia falcata* (Orchidaceae)», *Amer. J. Bot.* 79(9): 1009-1017, 1992.
- Roubik, D. H.: *Ecology and Natural History of Tropical Bees*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1992.
- Sihag, R. C.: «Behaviour and Ecology of the Subtropical Carpenter Bee, *Xylocopa fenestrata* F.6 Foraging Dynamics, Crop Host and Pollination», *J. Apic. Res.* 32(2):94-101, 1993a.
- : «Behaviour and Ecology of the Subtropical Carpenter Bee, *Xylocopa fenestrata* F.7 Nest Preferences and Response to Nest Translocation», *J. Apic. Res.* 32(2):102-108, 1993b.
- : «Behaviour and Ecology of the Subtropical Carpenter Bee, *Xylocopa fenestrata* F.8 Life Cycle Mortality, Parasites and Sex Ratio», *J. Apic. Res.* 32(2):109-114, 1993c.
- Sotolongo, L.; S. Machado; A. León: «Análisis polínico de las masas de aprovisionamiento de *Xylocopa cubaecola* (Hymenoptera: Apoidea)», *Cocuyo* 6:11-12, 1997.

Van der Pijl, L.; C. H. Dodson: *Orchid Flower: Their Pollination and Evolution*, Univ. Miami Press, Coral Gables, Florida, E.U., 1966.

Waser, N. M.; L. Chittka; M. U. Price; N. M. Williams; J. Ollerton: «Generalization in Pollination Systems, and Why it Matters», *Ecology* 77(4): 1043-1060, 1996.

Zapata, L. E.: «El manejo precosecha, cosecha y postcosecha de Maracuyá para la exportación», *Tecnología* 27(166):7-33, 1987.

Zayas, R.: *Entomofauna cubana*, Ed. Científico-Técnica, La Habana, 1981.