

# HABITOS DE NIDIFICACION EN ABEJAS CARPINTERAS DEL GENERO XYLOCOPA (HYMENOPTERA: ANTHOPHORIDAE)

Fernando Fernández<sup>1</sup>  
Giomar Nates Parra<sup>2</sup>

## INTRODUCCION

Entre los insectos más interesantes se encuentran los himenópteros que agrupan formas tan conocidas como las hormigas, las avispas y las abejas. Estas últimas constituyen la superfamilia Apoidea (Roth, 1973), cuyo número de especies pasa de 20.000 (Michener, 1979) agrupadas en 10 familias (Michener, 1969, 1974; Batra, 1984). Las abejas se encuentran distribuidas en todo el mundo y las limitaciones para su distribución se dan sólo por la disponibilidad de flora (Michener, 1979). Aunque es común considerar a todas las abejas como insectos sociales, resulta que más del 80% de éstas son solitarias (Batra, 1984).

Las familias Colletidae, Oxacidae, Andrenidae, Ctenoplectridae, Melittidae y Fidelidae comprenden especies de distribución restringida, en general solitarias y, excepto Fidelidae, de lengua corta, que los determina como visitantes de flores abiertas y planas, primitivas dentro de las Angiospermas. La familia Halictidae está ampliamente distribuida y comprende formas que alcanzan el grado social más primitivo (Michener, 1969); la familia Megachilidae, que incluye las abejas cortadoras de hojas, es de amplia distribución y comprende formas solitarias; la familia Anthophoridae es cosmopolita y abarca un extenso número de especies solitarias, semisociales y parásitas (Linsley, 1958). La familia Apidae comprende a los abejorros principal-

mente de las regiones templadas, a los euglosinos (neotropicales), a las abejas sin aguijón (pantropicales) y a la abeja melífera (diseminada en todo el mundo por el hombre); esta familia comprende formas prosociales (abejorros y euglosinos) y formas altamente sociales (Michener, 1974). Las familias Fidelidae, Megachilidae, Anthophoridae y Apidae poseen lengua larga y por lo tanto están adaptadas para tular flores de forma tubular, más evolucionadas dentro de las Angiospermas (Eickwort y Ginsberg, 1980; Kevan y Baker, 1983).

Los himenópteros superiores (Suborden Clistogastra) se derivaron probablemente de un grupo parásito de plantas, parecido a las actuales moscas-sierra (Chalastogastra); este grupo parásito, que provenía de himenópteros primitivos comedores de plantas, constituyó la vía que condujo a los Clisto-

gastra (= Aculeata) que comprenden formas libres, parasitoideas y colectoras de polen (Lanham, 1951; Michener, 1974). Las abejas, a su vez, se derivaron de un grupo de avispas esfeicoideas, considerándose a éstas como parafiléticas con respecto a las abejas (Lomholdt, 1982). Desde muy temprano, la dependencia de las abejas de néctar y polen suministrados por flores de plantas superiores, inició una compleja evolución dependiente entre abejas y Angiospermas (Baker y Hurd, 1968; Kevan y Baker, 1983).

La existencia de diversos grados de sociabilidad entre las abejas hacen de éstas un grupo ideal para estudios de biología social comparada, de incalculables beneficios para la biología y genética del comportamiento (Michener, 1969). Los diferentes niveles sociales en las abejas se relacionan en la Tabla 1.

TABLA 1. Niveles de sociabilidad entre las abejas (Michener, 1969).

NIVEL	Castas y división Laboral	Colonias matrificiales	Trabajo cooperativo en celdas	Hembras estructuralmente	Alimentación progresiva
Solitario	-	No	-	+	-
Subsocial	-	-	-	+	
Parasocial:					
Comunal	-	-	-	+	-
Cuasocial	-	+/-	+	+	+/-
Semisocial	+	-	+	+	+/-
Eusocial:					
Primitivamente Social	-	+	+	+	+/-
Altamente Social	+	+	+	-	+/-

1 Estudiante, Depto. de Biología, Univ. Nal. de Colombia, Bogotá.

2 Profesora, Depto. de Biología, Univ. Nal. de Colombia, A.A. 23227, Bogotá D.E.

Las abejas carpinteras comprenden especies de las Tribus Xylocopini y Ceratinini, Subfamilia Xylocopinae, Familia Anthophoridae. Las abejas del género *Xylocopa* se caracterizan por nidificar preferentemente en la madera. El género *Proxylocopa*, limitado a las zonas áridas del suroccidente de la región paleártica, nidifica en la tierra, considerándose el más primitivo de la Tribu Xylocopini, y el género *Lestis* está limitado al oriente australiano.

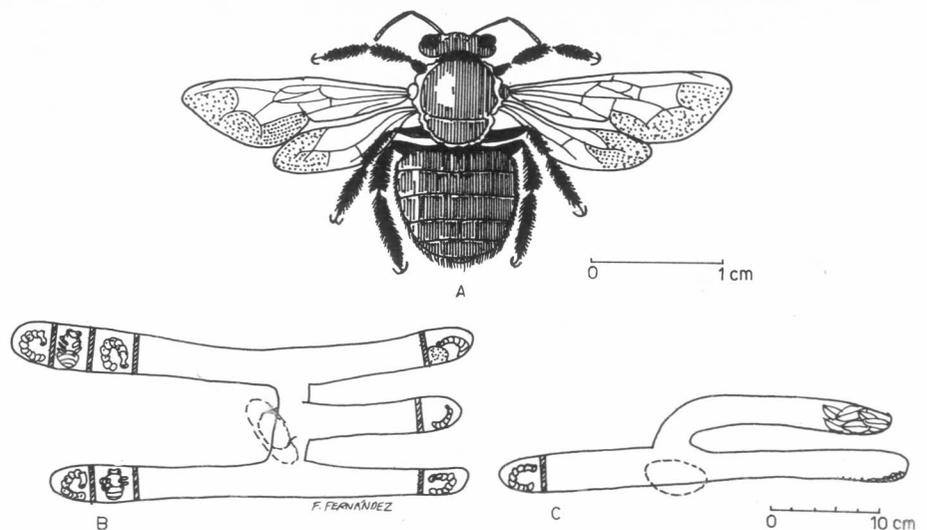
El género *Xylocopa* es el más representativo de la tribu Xylocopini; se encuentra en todo el mundo, principalmente en los trópicos; en el Viejo Mundo se han descrito especies agrupadas en 32 subgéneros y en el Nuevo Mundo especies de 17 subgéneros (Hurd y Moure, 1963). Las abejas carpinteras construyen nidos dentro de la madera, haciendo galerías en diferentes direcciones a partir de una entrada común; para tratar la madera utilizan secreciones de sus glándulas mandibulares. En las galerías construyen celdas que aprovisionan de alimento; una vez colocado un huevo, sellan la celda con un tabique de aserrín y saliva (Batra, 1984). Entre estas abejas parece haber cuasisociabilidad (Tabla 1) teniendo en cuenta datos sobre xylocopas del Viejo Mundo (Michener, 1972) y resultados de este trabajo.

Según Hurd y Moure (1963), el factor más importante en la evolución de este grupo ha sido la disponibilidad de sustrato para nidificar, más que la disponibilidad de fuentes florales. Las abejas carpinteras son generalmente polilécticas (Linsley, 1958, 1961), polinizadores principales de algunas plantas como maracuyá y té (Hurd y Moure, 1963), y plagas, al dañar flores no adaptadas para estos insectos y al utilizar madera de construcciones para nidificar (Linsley, 1958; Hurd y Moure, 1963; Kevan y Baker, 1983).

El parasitismo ejercido por avispas de la familia Sapygidae (Hurd y Moure, 1961) y por coleópteros meloideos (L.C. Pardo. Comunicación personal) puede afectar el crecimiento de sus poblaciones (Watmough, 1983).

#### MATERIALES Y METODOS

El trabajo de campo se llevó a cabo en la Reserva Natural Nacional de "La Macarena", la cual se encuentra en el departamento del Meta; está limitada



**FIGURA 1.** A. Hembra de *Xylocopa* sp. 1. B. Primer nido, con cinco galerías y ocho celdas selladas. C. Segundo nido con tres galerías.

por la serranía del mismo nombre y por los ríos Güejar y Ariari al nor-oriental y Guayabero al sur. Su riqueza en flora y fauna se evidenció desde las primeras expediciones (Philipson, Doncaster e Idrobo, 1951); riqueza que, en parte, se explica por los pasados cambios climáticos (Vuilleumier, 1971).

Los trabajos de reconocimiento de la apifauna y observación de nidos se efectuaron en la región del río Güejar, próxima a la desembocadura del río en el Ariari, en la vereda "Caño Alfa", municipio de Puerto Rico. El paisaje característico está formado por suaves elevaciones y extensas llanuras de vegetación abierta de escasa cobertura, no inundable en ninguna época del año; esta zona recibe el nombre local de "banqueta". La vegetación ribereña (selva de inundación) se conoce como "bajo" (Vargas, Rivera y Mendoza, en imprenta). El trabajo se efectuó en Enero de 1985, época seca de la región, con escasa humedad y altas temperaturas. Los nidos se buscaron en el "bajo" y en la "banqueta".

En la descripción de cada nido se tiene en cuenta: 1. Localización: en qué tipo de zona se encuentra el nido y cómo se halla dispuesto. 2. Características generales: tamaño y forma del nido, materiales con que está construido y estado en el momento de la observación. 3. Estructura interna del nido. 4. Población: huevos, larvas, pupas, preadultos, adultos prereproductivos, adultos, parásitos. 5. Comporta-

miento y nivel social.

Los nidos cuya arquitectura interna se describe fueron retirados del lugar donde se encontraban con todas sus entradas tapadas para ser trasladados al campamento, donde se seccionaron. Los adultos se eliminaron con cianuro de potasio; las formas larvales y pupas se dejaron en alcohol y el polen se conservó en ácido acético.

#### RESULTADOS

En total se encontraron seis nidos de tres especies de *Xylocopa*. En el "bajo", en una viga de madera, se encontraron dos nidos de *Xylocopa* sp. 1; en la "banqueta", en un árbol muerto, se encontraron cuatro nidos, uno de *Xylocopa* sp. 2 y los demás de *Xylocopa* sp. 3.

*Xylocopa* sp. 1. Dos nidos en el interior de una viga de madera de 170 cm de altura y 12 cm de diámetro. El primer nido (Fig. 1B) con una sola entrada, a 100 cm de altura, poseía 8 celdas selladas, seis de ellas con larvas en diferentes estados de desarrollo y dos con dos pupas hembra. En el momento de las observaciones se capturaron dos hembras adultas (Fig. 1A). El segundo nido (Fig. 1C) localizado a 21 cm del primero (altura de la entrada: 121 cm) contenía una sola celda con una larva, en una galería; en la segunda galería hojas secas y en la tercera tierra. No se capturó ningún adulto.

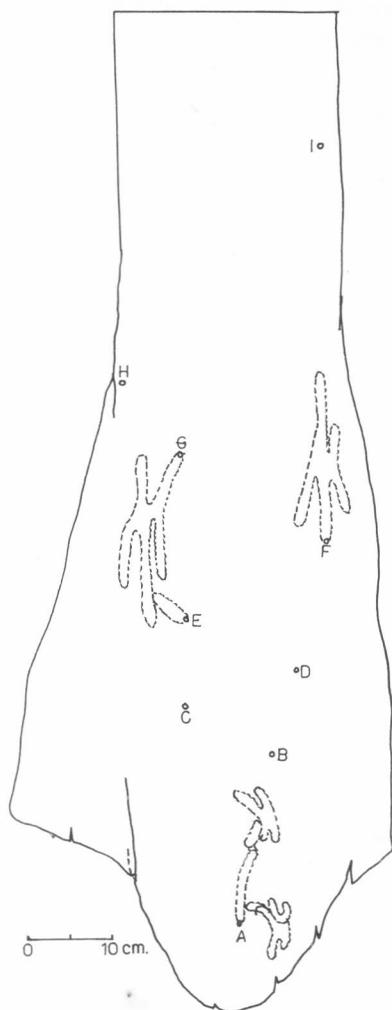


FIGURA 2. Ubicación de los cuatro nidos de *Xylocopa* sp. 2 y sp. 3 encontrados en un árbol muerto en la "banqueta". Cada letra hace referencia a un agujero.

*Xylocopa* sp. 2 y *X.* sp. 3. En la "banqueta", en un árbol muerto, se encontraron cuatro nidos. Era el único árbol de más de 25 cm de diámetro en un área grande y aunque tenía muchos agujeros, sólo cuatro conducían a nidos; los demás estaban en construcción, pero algunos mostraban abandono en la construcción (Fig. 2).

En el nido E (Fig. 3) correspondiente a la especie *Xylocopa* sp. 2, se encontró una sola galería con dos celdas, cada una con una pupa de cada sexo. Se capturaron dos adultos, macho y hembra. Este nido, como todos los descritos, tenía una sola entrada. La galería del nido E estaba a pocos milímetros de una de las galerías del nido G.

Los nidos F, G y A corresponden a *Xylocopa* sp. 3. El nido F (Fig. 3) con-

tenía cuatro galerías y cuatro celdas selladas, tres de ellas con pupas y una con alimento, pero sin huevo. Una quinta celda estaba en construcción.

El nido G (Fig. 3) contenía cinco galerías y cinco celdas selladas. Una con polen y un huevo, otra con polen y una larva alimentándose activamente, una tercera celda con polen y una larva desarrollada devorada hasta la

contrados y disectados.

## DISCUSION

Las abejas constituyen un vasto grupo con especies solitarias, parasociales y eusociales (Tabla 1). En general, las formas más primitivas son solitarias y las más recientes tienen algún grado de sociabilidad.

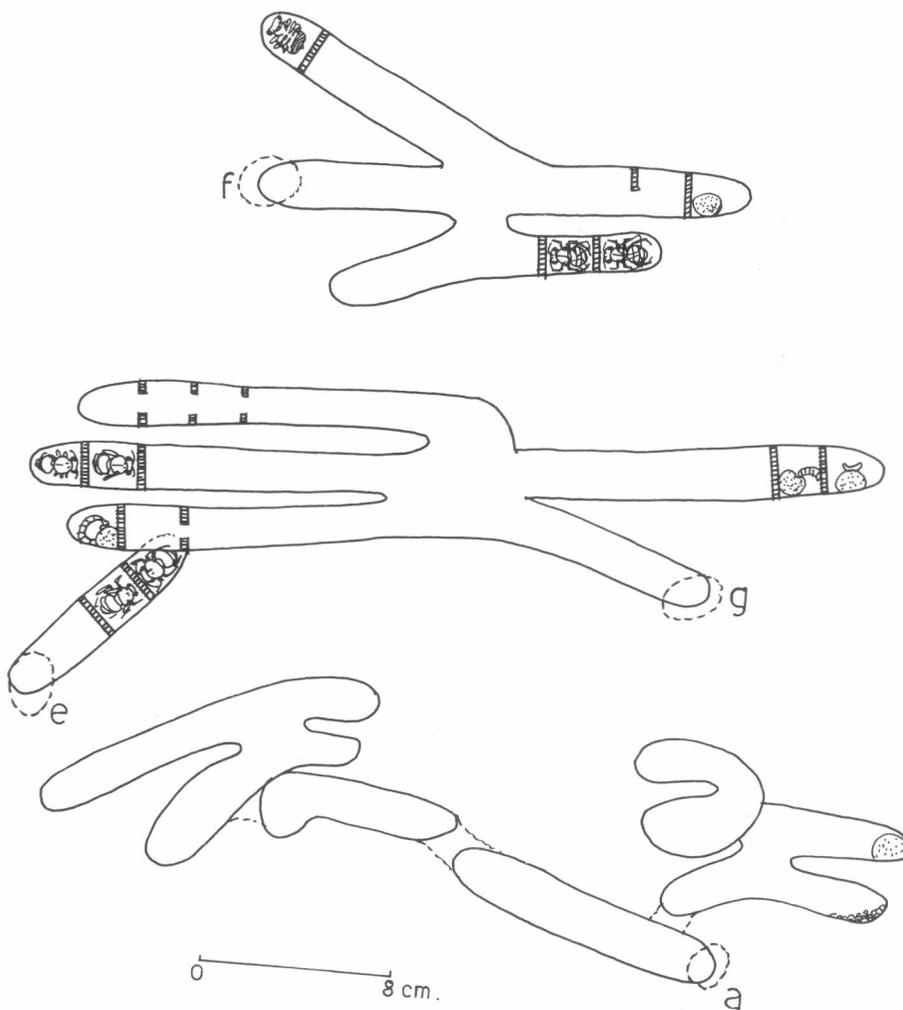


FIGURA 3. Esquema de los nidos encontrados en un árbol muerto en la "banqueta". E corresponde al nido de *Xylocopa* sp. 2. A, F y G corresponden a nidos de *Xylocopa* sp. 3.

mitad por una larva no identificada; las dos últimas celdas contenían pupas. Se encontraron celdas abandonadas, 2 machos y 3 hembras adultas y 2 hembras recién emergidas.

El nido A (Fig. 3) contenía 11 galerías, una masa de polen en una de ellas y tierra en otra. Se capturaron dos hembras y un macho adulto.

La Tabla 2 muestra el contenido de todos los nidos de *Xylocopa* spp. en-

En la Introducción se señaló la importancia de las flores para las abejas: el néctar y el polen que éstas poseen son esenciales para la nutrición de estos insectos (Michener, 1974). Las abejas están dotadas de adaptaciones morfofisiológicas únicas para la explotación de las flores (Thorp, 1979); por ello la evolución del grupo está íntimamente unida a la de las plantas con flores (Baker y Hurd, 1968) llegando a extremos sorprendentes de dependencia insecto-planta como puede observarse

TABLA 2. Contenido de los nidos de *Xylocopa* spp.

NIDO	No. DE ENTRADAS	No. DE GALERIAS	No. DE CELDAS SELLADAS	No. DE CELDAS ABIERTAS	CELDAS EN CONSTRUCCION	ALIMENTO (POLEN) EN CELDA	HUEVOS	LARVAS JUVENILES	LARVAS INTERMEDIAS	LARVAS MADURAS	LARVAS PARASITADAS	PUPAS ♀	PUPAS ♂	ADULTO JOVEN EN CELDA ♀	ADULTO JOVEN EN CELDA ♂	ADULTO PRE-REPRODUCTIVO ♀	ADULTO PRE-REPRODUCTIVO ♂	ADULTOS ♀	ADULTOS ♂	DEPOSITOS	ESPECIE
1	1	5	8	0	0	1	0	2	2	2	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0	<i>Xylocopa</i> sp. 1
2	1	3	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	<i>Xylocopa</i> sp. 1
E	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	<i>Xylocopa</i> sp. 2
F	1	4	4	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	2	0	0	<i>Xylocopa</i> sp. 3 <i>Xylocopa</i> <i>Xylocopa</i> sp. 3
6	1	5	5	3	1	3	1	1	0	0	1	1	1	0	0	2	0	3	2	0	<i>Xylocopa</i> sp. 3
A	1	11	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	<i>Xylocopa</i> sp. 3
Total	6	29	20	3	2	6	1	3	2	2	1	3	4	1	1	3	0	9	3	3	3 spp.

en el trópico (Soderstrom y Calderon, 1971).

En las abejas carpinteras, sin embargo, como ya se señaló, el factor importante en su evolución es la disponibilidad de sustrato para nidificar; el curso de la evolución de este grupo está y estará asociado a aquellos eventos florísticos que afecten el sustrato para nidificar (Hurd y Moure, 1963). En América sólo el subgénero *Xylocopoides* ha sido estudiado con base en su dependencia al sustrato para nidificar. Este subgénero parece derivar de un "stock" del Viejo Mundo, aprovechando condiciones favorables que se dieron en el terciario (Hurd, 1956). El subgénero penetró en Norteamérica siguiendo la invasión hacia el sur de algunas especies de plantas, cuya madera era el sustrato de estas abejas para nidificar. Actualmente, en efecto, se puede seguir la distribución de estas abejas dependiendo de la distribución de la flora de la cual utiliza su madera. Procesos claros de especiación se han dado en las especies *Xylocopoides californica* y *X. (Xylocopoides) virgi-*

*nica*, procesos en los cuales las plantas utilizadas para nidificar han sido los factores responsables (Hurd, 1956). Sin embargo, la apifauna del neotrópico ha sido objeto de poco estudio desde este punto de vista.

Acerca del comportamiento nidificatorio de las abejas carpinteras los datos son insuficientes para hacer apreciaciones generales. Según Hurd y Moure (1963), el subgénero *Nanoxylocopa* utiliza cavidades de tallos muertos de *Eryngium agavifolium*, *E. alaeifolium* y *E. paniculatum* en Argentina y Paraguay; *Xylocospila* utiliza para nidificar cañas de "taquara" y bambú en el Brasil; *Schoenherria*, subgénero de amplia distribución, utiliza partes muertas o secas de *Populus pyramidalis* (álamo), *Salix* (sauce), *Eucalyptus*, *Robinia*, *Ligustrum*. También *Arundo donax* (bambú) y *Eryngium alaeifolium*. Algunas especies nidifican en postes y tablonces de construcciones, considerándoseles problema para la economía; *Notoxylocopa*, también ampliamente distribuido, prefiere la madera blanda. Nidifica en madera de *Pseudotsuga*,

*Sequoia*, *Sequoiadendron*, *Libocedrus*, *Alnus* y *Juniperus* spp, en EE.UU.; *Cedrella mexicana* en México; la especie *X. tabaniformis* se considera perjudicial para la economía. El subgénero *Neoxylocopa*, de amplia distribución, utiliza madera muerta, seca o viva de una gran cantidad de plantas, desde el sur de los EE.UU. hasta Argentina; también explota postes, tablonces, vigas y demás partes de madera de construcciones, causando por ello daños a la economía. *Megaxylocopa* prefiere la madera seca; nidifica en *Theobromacacao*, *Haemadictyon* y postes. El subgénero *Stenoxylocopa*, que se encuentra desde Arizona hasta Tucumán, nidifica en *Arundo donax*, *Bambusa* spp., *Chusquea bambusoides*, *Guadua* y *Merostachys clauseni*. En cuanto a los subgéneros *Cirroxylocopa*, *Dasyxylocopa*, *Ioxylocoa*, *Xylocopoda*, *Xylocopsis*, *Monoxylocopa*, *Diaxylocopa*, *Calloxylocopa* y *Xylocopina* se desconocen sus hábitos y sustratos nidificatorios.

Puesto que existe, según Lindley (1958), cierta tendencia de la fauna

del neártico a invadir el neotrópico, se espera encontrar en Colombia un puente entre las faunas del norte y del sur, una interesante variedad de formas y hábitos, teniendo en cuenta la diversidad de ambientes que ofrece este país; sin embargo, la pobreza de estudios al respecto en Colombia impide en el momento apreciar la magnitud de tal variedad.

Las abejas carpinteras excavan en la madera valiéndose de secreciones de sus glándulas mandibulares y de sus poderosas mandíbulas; sin embargo, poco se sabe sobre la composición química de estas secreciones. Lo cierto es que estas abejas son capaces de abrirse paso aún en maderas duras. Estas abejas construyen varias galerías que parece seguir un patrón definido. Partiendo del fondo de cada galería, construyen las celdas, cámaras donde coloca una masa de polen y néctar mezclados, un huevo, un líquido en todo el piso de la celda que lo protegerá de microorganismos y finalmente, un tabique de aserrín y saliva mezclados (Batra, 1984). En este estudio, el único huevo encontrado en el nido G midió 15 x 2 mm, siendo el huevo más grande entre las abejas y quizás entre todos los insectos (Michener, 1974). El nido F (Fig. 3) poseía una celda con alimento pero sin huevo; puesto que estaba sellada, puede tratarse de mortalidad a nivel del huevo cuya causa puede ser baja fertilidad de la hembra (Watmough, 1983). Larvas jóvenes, intermedias y maduras fueron observadas en varios nidos alimentándose activamente del polen, actividad que continuaron aún fuera de sus nidos.

En el nido G se encontró una larva de *Xylocopa* sp. 3 devorada progresivamente por una pequeña larva sin identificar. De acuerdo con la literatura, las avispa sapygidas se cuentan entre los parásitos de nidos de *Xylocopa* (Hurd y Moure, 1961); se podría agregar el parasitismo ejercido por coleópteros meloideos, encontrados en otros antofóridos (Linsley, 1958). El parasitismo es un factor que limita las poblaciones de *Xylocopa* (Watmough 1983).

En las pupas de *Xylocopa* ya pueden diferenciarse los sexos, que, como en los adultos, se basa en el mayor tamaño del cuerpo del macho, cabeza más

grande en las hembras y en la coloración, ya que los machos son claros y las hembras oscuras. Todas las pupas machos encontradas se hallaban en las celdas más cercanas a la entrada. Si las celdas más internas corresponden a hembras, y éstas cuentan con más tiempo para su desarrollo, surge el interrogante respecto a si deben esperar a que los machos se desarrollen y emerjan. Al parecer, el desarrollo de los machos es más rápido y cuando las hembras se transforman en adultos, los machos ya han emergido (Linsley, 1958). El rápido desarrollo de los machos les permite estar listos para la emergencia de hembras vírgenes de los nidos.

La presencia de adultos prereproductivos (desarrollados totalmente excepto las alas) y de machos adultos que no abandonan el nido pronto, encontrados en los nidos, toca un aspecto muy importante con respecto al comportamiento de estas abejas. En primer lugar, la presencia en un nido de formas que van desde el huevo hasta el adulto, puede implicar la utilización del mismo nido por generaciones y la presencia de varias generaciones en un año (multivoltinismo) en oposición a una sola generación por año de especies de *Xylocopa* de regiones templadas (univoltinismo). La presencia de adultos genéticamente relacionados en un nido trae importantes consecuencias en la evolución social de las abejas (Lin y Michener, 1972). Igualmente, entre estos adultos existe ya cooperativismo; en varios nidos se capturaron hembras adultas morfológicamente idénticas retornando al nido implicando una labor conjunta. El que sean hermanas o madre e hija es difícil precisar a menos que se hagan observaciones más duraderas en los nidos. Las formas adultas que no abandonan el nido deben ser alimentadas por regurgitación de las hembras pecoreadoras como se ha observado en *Xylocopa* en la India (Michener, 1972); esto demuestra una clara dependencia entre estas formas y sus alimentadores.

Al observar los niveles de sociabilidad entre las abejas (Tabla 1) se puede deducir que las abejas de los nidos descritos se ajustan al nivel cuasisocial: no poseen castas ni división de labor, las colonias pueden ser o no matrificiales, puede haber trabajo cooperativo en celdas, las hembras son estructural-

mente similares y hay alimentación progresiva (regurgitación) a los adultos prereproductivos y machos que demoran en abandonar el nido, ya que la cría se alimenta siempre masivamente, es decir, se lo dota de alimento suficiente para todo su desarrollo hasta pupa.

Es posible que en cada nido descrito se trate de más de un nido, donde las hembras simplemente utilicen una misma entrada; sin embargo, en el nido G dos hembras y un macho adultos de los capturados se encontraron en una misma galería y en el nido E se encontraron dos adultos en una única galería. Estudios más detallados sobre el comportamiento de estas abejas pueden despejar las incertidumbres que existen al respecto.

## CONCLUSIONES

La proximidad entre nidos de la misma especie y de especies diferentes, indica que no hay marcada territorialidad en la competencia por el sustrato.

El sustrato para nidificar fue siempre madera muerta. Cada nido poseía una sola entrada y el número de galerías fue variable. Se encontraron todos los estados de desarrollo.

Se encontró parasitismo, posiblemente por una avispa sapygida.

Las abejas carpinteras de los nidos descritos no son estrictamente solitarias; deducciones hechas sobre lo encontrado las coloca como parasociales, posiblemente en el nivel cuasisocial.

Aunque muchos nidos observados de *Xylocopa* son de construcciones humanas que utilizan madera, no parece haber diferencias significativas entre estos nidos y los construidos en la naturaleza.

El conocimiento de los hábitos nidificatorios de estas abejas puede despejar incógnitas sobre la evolución y expansión del grupo en el neotrópico, especialmente en Colombia, puente entre las faunas del norte y el sur de América. Igualmente, puede crear bases racionales para el diseño de nidos artificiales para programas de polinización dirigida.

## AGRADECIMIENTOS

La realización de este trabajo en la Reserva contó con el apoyo financiero de Inderena, Seccional Llanos Orientales (Mario Avellaneda, Director). Algunos puntos contenidos aquí fueron discutidos con los biólogos Orlando Vargas de Inderena y David Roubik del Smithsonian Tropical Research, en Panamá.

## BIBLIOGRAFIA

- BAKER, H.G.; HURD, P.D. 1968. Intrafloral ecology. Annual Review of Entomology (Estados Unidos) v.13, p.385-414.
- BATRA, S.W.T. 1984. Solitary bees. Scientific American (Estados Unidos) v.250 no. 4, p.86-93.
- EICKWORT, G.C.; GINSBERG, H.S. 1980. Foraging and mating behavior in Apoidea. Annual Review of Entomology (Estados Unidos) v.25, p.421-446.
- HURD, P.D. 1956. Notes on the subgenera of the New World carpenter bees of the Genus *Xylocopa* (Hymenoptera: Apoidea). American Museum Novitates no. 1776, p.-17.
- \_\_\_\_\_; MOURE, J.S. 1961. Some notes to the genus *Xylocopa* Latreille (Hymenoptera: Aculeata). Journal of the Kansas Entomological Society (Estados Unidos) v.34 no.1, p.19-22.
- \_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_ 1963. A classification of the large carpenter bees (Xylocopini) (Hymenoptera: Apoidea). University of California. Publ. Ent. v.29, p.1-365.
- KEVAN, P.G.; BAKER, H.G. 1983. Insects as flower visitors and pollinators. Annual Review of Entomology (Estados Unidos) v.28, p.407-453.
- LANHAM, U.N. 1951. Review of the wing venation of the higher Hymenoptera (Suborder Clitogastra), and the speculations on the phylogeny of the Hymenoptera. Annals of the Entomological Society of America (Estados Unidos) v.44 no.4, p.614-628.
- LIN, N.; MICHENER, C.D. 1972. Evolution of sociality in insects. The Quarterly Review of Biology (Estados Unidos) v.47 no.3, p.131-158.
- LINSLEY, E.G. 1958. The ecology of solitary bees. Hilgardia (Estados Unidos) v.27 no. 19, p.543-599.
- \_\_\_\_\_. 1961. The role of flower specificity in the evolution of solitary bees. XI Internat. Kong. für Ent. Sonderdruck aus den Verhandlungen Bd. T. s.n.t.
- LOMHOLDT, O. 1982. On the origin of bees (Hymenoptera: Apidae, Sphecidae). Entomologica Scandinavica (Suecia) v. 13, p.185-190.
- MICHENER, C.D. 1969. The comparative social behavior of the bees. Annual Review of Entomology (Estados Unidos) v.14, p.299-342.
- \_\_\_\_\_. 1972. Direct food transferring behavior in bees. Journal of the Kansas Entomological Society (Estados Unidos) v.45 no.3, p.373-376.
- \_\_\_\_\_. 1974. The social behavior of the bees. Cambridge, Harvard University Press. 404p.
- \_\_\_\_\_. 1979. Biogeography of the bees. Annals of the Missouri Botanical Garden (Estados Unidos) v.66, p.277-347.
- PHILIPSON, W.R.; DONCASTER, C.C.; IDROBO, J.M. 1951. An expedition to the Sierra de la Macarena, Colombia. Geographical Review (Estados Unidos) v.41, p.186-199.
- ROTH, M. 1973. Sistemática y biología de los insectos. Madrid, Paraninfo. 196p.
- SODERSTROM, T.R.; CALDERON, C.E. 1971. Insect pollination in tropical rain forest. Biotropica (Estados Unidos) v.3 no.1, p.1-16.
- THORP, R.W. 1979. Structural, behavioral, and physiological adaptations of bees (Apoidea) for collecting pollen. Annals of the Missouri Botanical Garden (Estados Unidos) v.66, p.788-812.
- VARGAS, O.; RIVERA, D.; MENDOZA, M. Sistemas de producción campesina y manejo de los ecosistemas de las riberas del río Güejar, Reserva Nacional Natural La Macarena (Depto. Meta). (en prensa).
- VUILLEUMIER, B.S. 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. Science (Estados Unidos) v.173 no.3999, p.771-780.
- WATMOUGH, R.H. 1983. Mortality, sex ratio and fecundity in natural populations of large carpenter bees (*Xylocopa* spp.). Journal of Animal Ecology (Inglaterra) v.52 no.1, p.111-125.