

**ESTUDIO PRELIMINAR DE LA ASOCIACIÓN ENTRE ESPECIES DE *BOMBUS*
(HYMENOPTERA: APIDAE) Y LA FLORA DEL BOSQUE SERRANO EN CÓRDOBA
(ARGENTINA)**

**PRELIMINARY STUDY OF RELATIONSHIP BETWEEN *BOMBUS* SPECIES
(HYMENOPTERA: APIDAE) AND THE FLORA OF THE BOSQUE SERRANO IN CORDOBA
(ARGENTINA)**

CLAUDIO ALEJANDRO SOSA¹

ABSTRACT

This preliminary study reports the relationship between bumblebees and flowers of the Bosque Serrano in Córdoba, Argentina. There are three species of *Bombus* present in the area: *morio*, *opifex* and *bellicosus*. Observations were made on the behavior of pollinators and flower syndromes. The results show that each species of bumblebees presented a specific behavior when a particular plant was visited, but there are no differences between specimens.

KEY WORDS: Bumblebees, pollination ecology, Bosque Serrano, Argentina.

INTRODUCCIÓN

Las interacciones entre insectos y plantas son numerosas. El aspecto que más interés ha despertado, dentro de estas interacciones, responde a la ayuda que los insectos brindan en la fecundación de las plantas, precisamente a través del proceso de polinización (Solbrig, 1966). Además, han contribuido en la dispersión de frutos y semillas de las plantas que visitan, favoreciendo la distribución de las especies vegetales (Daly *et al.*, 1978). La mayoría de estas interacciones constituyeron asociaciones tan marcadas que determinaron la protooperación de los organismos intervinientes (Richards, 1978).

La polinización por insectos facilita en las especies vegetales la diversificación de los taxa, la estructuración morfológica y la coincidencia de pautas conductuales o ritmos biológicos (Vogel, 1991). De este modo habría una tendencia hacia una íntima asociación

que asegure la efectividad de esta protooperación. En el desarrollo de dicha asociación se reconocen tres estados diferentes: 1) la polinización de efecto incierto, cuando existe una utilización mutua aparentemente accidental sin adaptaciones visibles; 2) polinización con un grado mayor de efectividad, cuando se presenta adaptación sin dependencia aparente; y 3) polinización con efectividad marcada, cuando se produce una interdependencia notoria (Faegri, 1978).

Hymenoptera parece agrupar a los polinizadores más evolucionados, siendo el grupo de mayor importancia en número y diversidad de plantas que poliniza (Bawa, 1990). La polinización de la flora silvestre por Apoidea es importante, pero ha sido escasamente estudiada. Una determinada especie de planta puede ser visitada por varias especies de polinizadores que suelen contribuir a su polinización. La composición específica y la abundancia de cada especie dentro de la comunidad de polinizadores silvestres puede diferir entre áreas geográficas y aún entre distintos hábitats dentro de una región (Corbert, 1991).

En el marco de la melitofilia (polinización por himenópteros), mucho se conoce sobre la conducta de *Apis mellifera* L. (Apoidea: Apidae), en tanto que es dispar el conocimiento sobre otros himenópteros.

¹ Centro de Investigaciones Entomológicas de Córdoba, Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Avenida Vélez Sársfield 299, CP. 5000, Córdoba, Argentina. Publicación científica N° 55.

Esto contrasta con el hecho de que más del 85% de las 20.000 especies de Apoidea conocidas no comparten los hábitos de la abeja doméstica (Batra, 1984). En la Argentina es notoria esta particular falta de estudios, especialmente en lo referido a abejorros (Apoidea: Apidae: Bombinae).

Bombinae constituye un grupo muy homogéneo en cuanto a morfología y patrones de conducta. Son abundantes en la Región Holártica, en tanto están generalmente confinados a las montañas en los países tropicales (Franklin, 1967). En América se distribuyen desde Canadá hasta Tierra del Fuego, siendo más numerosos en América del Norte; se reconoce una reducción en el número de especies desde el hemisferio norte al sur (Milliron, 1971). A pesar de lo antes mencionado sería probable que esa "reducción" sea debida a la falta de estudios sobre el grupo en esta parte de América.

Toda la información disponible sobre Bombinae se refiere a la fauna del hemisferio norte, ya que en nuestro país no existen trabajos comparables o de referencia. Excepto los trabajos de Holmberg (1879, 1884), Michener (1944), Franklin (1967), Milliron (1971), Teson *et al.*, (1976), De Santis (1981) y Cocucci (1988), donde se comenta la presencia de ciertas especies, carecemos de toda otra información con respecto a su biología, y en especial a sus relaciones con las plantas que visitan. Un estudio detallado de las especies nativas de polinizadores permitirá interpretar tanto su papel como sus necesidades en ambientes naturales, y así establecer su posible desempeño en áreas cultivadas.

OBJETIVOS

- Conocer las especies del género *Bombus* asociadas a la flora del Bosque Serrano de Córdoba, Argentina.
- Establecer las preferencias por recursos y selectividad por un tipo floral determinado para cada especie de abejorro.
- Relacionar la conducta de forrajeo de los abejorros con la selectividad y obtención de recursos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El Bosque Serrano representa por su estructura florística y topográfica el medio más propicio para el

desarrollo de las colonias de abejorros, en comparación con otras áreas de la provincia de Córdoba. Esta área fitogeográfica es característica de nuestras sierras, y en algunos sectores de las mismas se mantienen aún remanentes prístinos del bosque. Entre las características florísticas mencionemos la conjugación de árboles perennifolios (ej. *Lithraea ternifolia*, *Fagara coco*, *Celtis pallida*, *Acacia caven*), arbustos (ej. *Croton* sp., *Cestrum parqui*, *Sida* sp., *Lepechinia floribunda*, *Colletia* sp., *Abutilon* sp., *Lantana balansae*), y un denso estrato herbáceo (ej. *Stachys aurens*, *Stipa* sp., *Duchesnea indica*, *Schizachyrium* sp., *Paspalum* sp.) (Luti *et al.*, 1979).

Métodos

a) Campo

Se seleccionaron dos sectores similares dentro de una sección remanente del Bosque Serrano correspondiente a las localidades de Cabana (31° 20' S, 64° 10' O) y La Quebrada (Río Ceballos 31° 10' S, 64° 20' O).

Se realizaron un total de 12 muestreos, dos muestreos mensuales durante enero, febrero y marzo de 1993 y 1994, utilizándose la técnica de transecta de faja (200 m de largo por 2 m de ancho) y un esfuerzo de búsqueda de 10 minutos por cada parche de oferta floral disponible (según Terás, 1976). Las observaciones se realizaron entre las 10-13 h, cuando los abejorros se encuentran en las flores y presentan mayor actividad.

Se capturaron los ejemplares con redes entomológicas, después de que realizaron sus visitas a las flores. Posteriormente se acondicionaron para su montaje y ulterior determinación a nivel específico.

En ambas áreas de estudio se consideraron únicamente los estratos herbáceo y arbustivo, que guardan semejanzas en sus síndromes zoófilos. El estrato arbóreo de la región se caracteriza por una marcada anemofilia, razón por la cual se excluyó del presente estudio. Se colectaron muestras de las plantas visitadas por los abejorros, herborizándolas para facilitar su determinación.

Para el estudio de la conducta de forrajeo se registró el comportamiento de cada especie durante su visita a las flores. La categorización de los patrones de conducta propuesta en este trabajo se fundamenta en el síndrome floral; así se ubicarían dentro de tres grupos: posados en las flores sin movimientos destacados (cuando el abejorro se posa en flores alótropas desarrollando escasos movimientos de colecta), con

movimientos activos en la corola (cuando fuerzan su entrada al interior de las corolas de flores éútopas), y vibrando las anteras (propias de aquellas flores con anteras de apertura poricida, cuando se ubican sobre ellas manifestando bruscos movimientos de vibración con el abdomen).

Se registró el comportamiento en la obtención del recurso floral disponible en cada visita de los abejorros, estableciéndose las siguientes categorías: colecta de polen (cuando el abejorro toma y acomoda el polen en sus corbículas) y toma de néctar (cuando el ejemplar despliega su aparato bucal y lo introduce en la corola).

b) Laboratorio

Las especies de abejorros presentes en el área de estudio fueron determinadas según claves de Moure y Skagami (1962), Milliron (1971) y De Santis (1981). Para cada especie se estableció la proporción de sexos y castas a las que pertenecían los individuos. No se identificó la naturaleza del polen de las corbículas, asumiéndose el criterio de especificidad de colecta (todo el polen presente corresponde a la flor visitada en el momento de su captura).

Se determinaron las especies vegetales visitadas. En los casos de difícil o dudosa asignación en los vegetales se contó con la ayuda de especialistas del Museo Botánico de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de la Universidad Nacional de Córdoba.

Para establecer la abundancia de cada especie de abejorro se consideró el número total de individuos colectados de cada especie sobre el total de ejemplares colectados por área de muestreo. Se empleó el test T para analizar las diferencias entre la abundancia para diferentes años y áreas de estudio. La preferencia por un tipo floral se calculó con la siguiente fórmula:

$$P = \frac{X_i}{\sum_{i \rightarrow n} X}$$

donde, X_i es el número de abejorros de una especie en particular, X es el número total de abejorros capturados sobre una especie vegetal determinada.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las especies de abejorros capturadas en el área de estudio fueron: *Bombus morio* Swed. 1787, *B. opifex*

Sm 1879 y *B. bellicosus* Sm. 1879. Las tres especies se capturaron en todos los muestreos. *Bombus morio* fue más abundante en La Quebrada, *opifex* lo fue en Cabana, en tanto que de *bellicosus* se capturaron pocos individuos en ambas zonas (Tabla 1). No existen diferencias en la abundancia de la especie entre los diferentes años ($p=0.32$). Respecto al sexo y casta de los individuos colectados, *morio* contó con 93% de obreras y 7% de reinas ($n=43$); *opifex* con 92,5% de obreras, 7% de reinas, y 0,5% de machos ($n=49$); en *bellicosus* el 100% fueron obreras ($n=12$). La presencia numerosa y constante de obreras se relaciona con una actividad de acopio aumentada en coincidencia con el crecimiento de la colonia durante la época de estudio. Por su parte, las reinas sólo se hallaron a inicios de enero coincidiendo con el período de formación de una nueva colonia, época en la que acopian néctar para su subsistencia y la de su primera camada de huevos. En este aspecto nuestras observaciones coinciden en parte con las planteadas por Cartar y Dill (1990 A y B) e Higashi *et al.*, (1988).

Dentro del estrato herbáceo se encontró el porcentaje más alto de especies vegetales visitadas correspondiéndole el 68,7% (11 especies) (Tabla 2). El reducido número de especies arbustivas visitadas (31,3%, 5 especies) estaría condicionado por el período de floración de aquellas, que se encuentra desplazado hacia inicios de marzo, por esto último estuvieron poco representadas en los muestreos. El mayor porcentaje (73%) de flores visitadas correspondió a plantas pertenecientes a dos familias: Labiatae (40%) y Asteraceae (33%), las cuales muestran tipos florales distintos. La preponderancia de visitas a flores éútopas (Labiatae) podría estar indicando una especialización de los abejorros para este tipo de flores, lo cual ha sido planteado por otros autores (Bawa, 1990; Roubick, 1989), aspecto que debería ser profundizado.

Las tres especies de abejorros manifestaron el mismo patrón de comportamiento al visitar una determinada especie vegetal. En cuanto a las categorías de visita, la conducta de movimiento activo en la corola fue la de mayor frecuencia, predominando en Labiatae. La estrategia de posarse sin movimientos destacados predominó en Asteraceae en tanto que la vibración de anteras fue exclusiva en Solanaceae (Tabla 2). Las diferencias en patrones de conducta entre las distintas especies de abejorros (Tabla 3), según nuestra categorización, estarían relacionadas al síndrome floral de la especie visitada. Por esto último podríamos establecer una relación entre una conducta de

TABLE 1
NÚMERO DE INDIVIDUOS DE *BOMBUS* RECOLECTADOS EN LAS DISTINTAS ESPECIES
VEGETALES ESTUDIADAS EN EL BOSQUE SERRANO DE CÓRDOBA (ARGENTINA)

| ÁREAS DE ESTUDIO: | <i>B. morio</i> | | <i>B. opifex</i> | | <i>B. bellicosus</i> | | Totales |
|----------------------------------|-----------------|-----|------------------|------|----------------------|------|---------|
| | CAB. | QUE | CAB. | QUE. | CAB. | QUE. | |
| Especies vegetales | | | | | | | |
| <i>Leonurus sibiricus</i> | 6 | 4 | 7 | 4 | 3 | 2 | 26 |
| <i>Cirsium vulgare</i> | 4 | — | 6 | — | 1 | 1 | 12 |
| <i>Hyptis mutabilis</i> | 4 | — | 2 | 4 | — | — | 10 |
| <i>Heimia salicifolia</i> | 1 | 2 | — | 5 | — | — | 8 |
| <i>Eupatorium hookerianum</i> | — | 4 | 4 | — | — | — | 8 |
| <i>Verbesina encelioides</i> | 3 | 4 | — | — | — | — | 7 |
| <i>Solanum argentinum</i> | 3 | 2 | — | — | 1 | 1 | 7 |
| <i>Taraxacum officinale</i> | — | — | 1 | 4 | 1 | — | 6 |
| <i>Trifolium pratense</i> | — | — | 5 | — | — | — | 5 |
| <i>Heliotropo anchusaefolium</i> | — | — | 4 | — | — | — | 4 |
| <i>Solanum claviceps</i> | 2 | 1 | — | — | 1 | — | 4 |
| <i>Salvia sp.</i> | — | — | — | — | 1 | — | 1 |
| <i>Anthemis cotula</i> | — | — | 1 | — | — | — | 1 |
| <i>Verbena dissecta</i> | 1 | — | — | — | — | — | 1 |
| <i>Caesalpinia exilifolia</i> | 1 | — | — | — | — | — | 1 |
| <i>Ipomoea cairica</i> | — | 1 | — | — | — | — | 1 |
| Totales | 25 | 18 | 30 | 19 | 8 | 4 | 102 |

Referencias: (CAB=) Cabana, (QUE=) La Quebrada.

Nota: Se presentan los valores totales para todo el período de estudio (doce muestreos durante dos años) divididos según las áreas seleccionadas.

TABLE 2
PATRÓN DE COMPORTAMIENTO MANIFESTADO POR LAS ESPECIES
DEL GÉNERO *BOMBUS* SEGÚN LAS ESPECIES VEGETALES VISITADAS EN
EL BOSQUE SERRANO DE CÓRDOBA (ARGENTINA)

| PATRONES DE CONDUCTA | Especie vegetal visitada | Familia | Hábito |
|---|----------------------------------|----------------|--------|
| Posados sin movimientos destacados | <i>Cirsium vulgare</i> | Asteraceae | H |
| | <i>Verbesina encelioides</i> | Asteraceae | H |
| | <i>Taraxacum officinale</i> | Asteraceae | A |
| | <i>Eupatorium hookerianum</i> | Asteraceae | H |
| | <i>Anthemis cotula</i> | Asteraceae | H |
| | <i>Heimia salicifolia</i> | Lythraceae | H |
| | <i>Verbena dissecta</i> | Verbenaceae | H |
| Movimientos activos de penetración en la corola | <i>Leonurus sibiricus</i> | Labiatae | H |
| | <i>Hyptis mutabilis</i> | Labiatae | A |
| | <i>Salvia sp.</i> | Labiatae | H |
| | <i>Trifolium pratense</i> | Fabaceae | H |
| | <i>Caesalpinia exilifolia</i> | Fabaceae | A |
| | <i>Ipomoea cairica</i> | Convolvulaceae | H |
| Vibración de anteras | <i>Heliotropo anchusaefolium</i> | Boraginaceae | H |
| | <i>Solanum argentinum</i> | Solanaceae | A |
| | <i>Solanum claviceps</i> | Solanaceae | A |

Referencias: (A=) Arbustiva, (H=) Herbácea.

TABLE 3
PATRONES DE CONDUCTA Y SELECCIÓN DE RECURSOS FLORALES
EN LAS VISITAS DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO *BOMBUS*
A LA FLORA DEL BOSQUE SERRANO EN CÓRDOBA
(ARGENTINA)

| CARACTERES | <i>B. morio</i> | <i>B. opifex</i> | <i>B. bellicosus</i> |
|---------------------------------------|-----------------|------------------|----------------------|
| Número total de individuos | 43 | 47 | 10 |
| Patrones de conducta | | | |
| A) Posados sin movimientos destacados | 44,2% | 44,7% | 25,0% |
| B) Vibración de anteras | 18,6% | 0,0% | 25,0% |
| C) Penetración activa de la corola | 37,2% | 55,3% | 50,0% |
| Selección de recursos florales | | | |
| A) Colecta de polen | 39,5% | 53,2% | 60,0% |
| B) Toma de néctar | 58,1% | 44,7% | 40,0% |
| C) Sin recompensa | 2,3% | 2,1% | 0,0% |
| D) Colecta de polen-Toma de néctar | — | — | — |

Nota: Las cifras indican valores porcentuales de ambas áreas [Cabana y Río Ceballos] en forma conjunta para todo el período de estudio.

“penetración activa de la corola” en flores éutropas de Labiatae por parte de *opifex* y *bellicosus*; en tanto que algo similar ocurre entre la conducta “sin movimientos destacados” en flores alótropas de Asteraceae por *morio*. Según Vogel (1991) existiría un paralelismo entre la especialización de cualquier grupo de polinizadores filogenéticamente adelantados con la configuración de las flores. Esta última apreciación debe ser revisada al tenerse en cuenta los hábitos poliléticos de grupos como Bombinae, en donde la abundancia del recurso sería el principal determinante de la asociación con un biotipo floral particular.

Respecto a la selección de recursos, no existen diferencias ($p=0.28$) entre la selección de néctar o polen para las distintas especies de abejorros (Tabla 3). Podemos establecer que los abejorros utilizarían todas las especies vegetales que cuenten con néctar y/o polen como recompensa. Según Inouye (1980), los abejorros se sienten atraídos principalmente por néctar, aunque en este estudio la incidencia de la colecta de polen no muestra diferencia a la de néctar. Probablemente, como considera Harder (1986), la concentración de néctar en la flor afectaría la conducta del abejorro durante sus actividades de recolección. En otro sentido, digamos que la selección simultánea de polen y néctar no fue observada, en tanto que sólo en dos oportunidades se registraron visitas sin obtención de recompensa.

El carácter polilético (reducida selectividad por recursos alimenticios) de los Bombinae ha sido am-

pliamente estudiado en la región Holártica (Harder, 1986; Corbert, 1978), existiendo escasos aportes sobre este aspecto en las regiones tropicales. Por la evidencia registrada, podemos establecer que las especies de Córdoba son poliléticas, no existiendo una discriminación por algún tipo floral en particular. Puede postularse que a raíz del carácter polilético, la selectividad no es tan específica como se plantea para asociaciones similares en otras áreas del mundo, variando acorde a las flores que tengan a su disposición (Galen y Newport, 1987; Pyke, 1978).

Las preferencias por tipos florales nos permiten establecer un grado de similitud mayor entre *morio* y *opifex*, en tanto que *bellicosus* se apartaría notablemente de los otros. Probablemente esta diferencia se debe a la escasa presencia de esta última especie en el área. La constancia por un tipo floral puede explicarse por el hecho de que las diferencias en el patrón morfológico y coloración de las diferentes especies de flores puede confundir al visitante reduciéndose su eficacia. Acorde a esto, Zahadi *et al.*, (1984) consideran que los abejorros casi siempre colectan de solamente una especie de planta durante cada colecta; en tanto que Galen y Newport (1987) postulan que prefieren flores con morfología poco atractiva para otros tipos de polinizadores más específicos. Se requerirán futuros trabajos para profundizar este aspecto del estudio.

Este trabajo releva las especies de *Bombus* presentes en Córdoba y menciona ciertos aspectos de sus

hábitos constituyéndose en un importante aporte a la biología del grupo. Esto último nos permitirá establecer un acercamiento al encuentro de especies locales, quizás tan efectivas como las foráneas, para la polinización de especies vegetales nativas y/o cultivadas. El entendimiento de la asociación abejorro-planta permitirá reconocer las pautas involucradas en ella, a fin de interpretar los patrones comunes en tales relaciones que aseguren el mantenimiento de las especies participantes y, de hecho, del medio en donde se desarrollan. Trabajos posteriores nos permitirán discernir ciertos aspectos, aportados por este estudio preliminar, de la asociación entre Bombinae y la flora del Bosque Serrano.

AGRADECIMIENTOS

A los doctores Mireya Brewer, Graciela Valladares y Walter Almirón por la lectura crítica del manuscrito y sus oportunas sugerencias. A los biólogos Adriana Salvo y Arnaldo Mangeaud por la colaboración en las tareas de campo.

REFERENCIAS

- BATRA, S.W.T., 1984. Abejas solitarias. *Inves. y Ciencia* 91 (abril): 78-86.
- BAWA, K.S., 1990. Plant pollinator interactions in tropical rain forests (Review). *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 21: 399-422.
- CARTAR, R.V. y L.M. DILL, 1990 A. Why are bumble bees risk-sensitive foragers? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 26: 121-127.
- CARTAR, R.V. y L.M. DILL, 1990 B. Colony energy requirements affect the foraging currency of bumble bees. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27: 377-383.
- COCUCCI, A.A., 1988. Polinización en Solanáceas neotropicales. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Córdoba, 324 pp.
- CORBET, S.A., 1978. Bee visits and the nectar of *Echium vulgare* L. and *Sinapsis alba* L. *Ecol. Ent.* 3: 25-37.
- CORBET, S.A., 1991. Bees and the pollination of crops and wild flowers in the European Community. *Bee World* 72(2): 47-59.
- DALY, H.V., DOYEN, J. y P.R. EHRLICH, 1978. Introduction to insect biology and diversity. Ed. McGraw-Hill, Inc. 564 pp.
- DE SANTIS, L., 1981. Dos notas sobre insectos bonaerenses polinizadores de la alfalfa y sus parasitoides. *Rev. Mus. Plata, Nueva Serie XII*, 122: 227-237.
- FAEGRI, K., 1978. Trends in research in pollination ecology. En: *The pollination of flower by insects*. (Richards, A.J. ed.), pp. 5-12. Linn. Soc. London, Academic Press, London.
- FRAKLIN, H.J., 1967. The Bombidae of the New World. *Trans. Amer. Entom. Soc.* 38(3/4): 177-486.
- GALEN, C. y N.E.A. NEWPORT, 1987. Bumble bee behavior and selection of flower size in the sky pilot, *Polimonia viscosum*. *Oecol.* 74(1): 20-23.
- HARDER, L.D., 1986. Effects of nectar concentration and flower depth on flower handling efficiency of bumble bees. *Oecol.* 69: 309-315.
- HIGASHI, S., M. OHARA, H. ARAI y K. MATSUI, 1988. Robber-like pollinators: overwintered queen bumblebees foraging on *Corydalis umbigua*. *Ecol. Ent.* 13(4): 411-418.
- HOLMBERG, E.L., 1879. Sobre las especies del género *Bombus* halladas en la República Argentina. *An. Soc. Cient. Arg.* 8: 154-162.
- HOLMBERG, E.L., 1884. Viajes a las sierras de Tandil y de la Tinta (Hymenoptera: Apidae). *Actas Acad. Nac. Cienc. Córdoba* 5(2): 118-124.
- INOUE, D.W., 1980. The effect of probosci and corolla tube lengths on patterns and rates of flower visitation by bumblebees. *Oecol.* 45: 197-201.
- LUTI, R., 1979. Vegetación. En: *Geografía Física de la provincia de Córdoba* (Vásquez, J.B., Miatello, R.A. y M.E. Roqué ed.), pp. 297-368. Editorial Boldt, Buenos Aires.
- MICHENER, C.D., 1944. Comparative external morphology, phylogeny and a classification of the bees (Hymenoptera). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 82: 151-326.
- MILLIRON, H.E., 1971. A monograph of the western hemisphere bumblebees (Hym: Apidae, Bombinae). I-The genera *Bombus* and *Megabombus* subgenus *Bombias*. *Mem. Ent. Soc. Can.* 82: 1-80.
- MOURE, J.S. y S.F. SAKAGAMI, 1962. As mamangabas sociais do Brasil (*Bombus* Latreille) (Hymenoptera, Apoidea). *Studia Ent.* 5(1-1): 65-194.
- PYKE, G.H., 1978. Optimal foraging movement patterns of bumblebees between inflorescences. *Theor. Popul. Biol.* 13: 72-98.
- RICHARDS, A.J., 1978. Introduction. En: *The pollination of flower by insects*, (Richards, A.J. ed.), pp. 1-7. Linn. Soc. London, Academic Press, London.
- ROUBIK, D.W., 1989. Ecology and natural history of tropical bees. Ed. Cambridge University Press, 514 pp.
- SOLBRIG, O.T., 1966. Rol de la polinización zoófila en la evolución de las Angiospermas. *Bol. Soc. Arg. Bot.* XI(1): 1-18.
- TERÁS, I., 1976. Bumble bees, *Bombus* Latr. (Hymenoptera, Apidae) on red clover in South Savo, Finland. *Ann. Agric. Fenniae* 15: 116-127.
- TESON, A., E. DAGOBERTO, M. LIZARRALDE y M. LOJACONO, 1976. Himenópteros polinizadores de la zona de Bellocq (Buenos Aires, Rep. Argentina). *Ciencia y abejas* 2(8): 30-40.
- VOGEL, S., 1991. Radiación adaptativa del síndrome floral en las familias neotropicales. *Bol. Acad. Nac. Cienc. Córdoba*, 59(1/2): 5-30.
- ZAHADI, A., D. EISIKOWITCH, A. KADMAN ZAHADI y A. COHEN, 1984. A new approach to flower constancy in honey bees. V Symposium Int. Pollination, págs.: 27-30. Ed. INRA Publ. Versailles.