



HAL
open science

**¿Por qué las abejas melíferas africanas y no las abejas europeas?
¿invasor? Diversidad de la dieta del polen en la comunidad
experimentos**

Rogel Villanueva-G., David Roubik

► **Para citar esta versión:**

Rogel Villanueva-G., David Roubik. ¿Por qué las abejas africanas son invasivas y no las abejas europeas? Diversidad de la dieta del polen en experimentos comunitarios. *Apidologie*, Springer Verlag, 2004, 35 (5), pp.481-491. [DOI:10.1051/apido:2004041](#). [DOI:hal-00891848](#)

ID de HAL: hal-00891848

<https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00891848>

Enviado el 1 de enero de 2004

HAL es un archivo multidisciplinar de acceso abierto para el depósito y difusión de documentos de investigación científica, estén o no publicados. Los documentos pueden provenir de instituciones de enseñanza e investigación en Francia o en el extranjero, o de centros de investigación públicos o privados.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

¿Por qué las abejas melíferas africanas y no las abejas europeas? ¿invasor? Diversidad de la dieta del polen en la comunidad experimentos

roger VILLANUEVA-GRAMO.un, David W. ROUBIK*

unEl Colegio de la Frontera Sur, Apdo. Postal 424, Chetumal, Quintana Roo, México
bInstituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Unidad 0948, APO AA 34002-0948, EE. UU.

(Recibido el 29 de septiembre de 2003; revisado el 24 de diciembre de 2003; aceptado el 19 de enero de 2004)

Resumen—Estudiamos el uso de recursos y la competencia por variedades de una abeja melífera, *Apis mellifera*, a través de la reintroducción europea *Soy. ligustica* en apiarios experimentales en un hábitat 'saturado' por abejas melíferas africanas (o híbridas africanas y europeas) que colonizaron naturalmente el bosque en la Península de Yucatán en México. Más de 171 especies de polen comprendían las dietas de las abejas melíferas. El índice de similitud de Morisita-Horn (similitud más alta = 1,0) entre las dos razas de abejas melíferas fue de 0,76 para el uso de polen y, a partir del uso de volumen diario promedio por colonias de cada subespecie de abeja, 0,55 para taxón específico. *intensidad* de uso. Aunque usaba más especies de plantas, la abeja europea se especializaba mucho más en unas pocas plantas que las abejas melíferas africanas. Al volver a analizar los gránulos de polen recolectados por abejas melíferas europeas adaptadas localmente (mexicanas) durante un año, en los mismos sitios experimentales y usando las mismas trampas de polen que en nuestros estudios, antes de la llegada de las abejas melíferas invasoras al sur de México, inferir que las abejas residentes pueden responder a la competencia de abejas melíferas exóticas cambiando la elección de flores y aumentando la especialización de recursos. También mostramos que el análisis de polen cuantitativo replicado es una herramienta poderosa que puede aplicarse para comprender la diversidad de la dieta de las abejas.

Apis mellifera / uso de nicho / diversidad de dieta / polen / especies invasoras / competencia

1. INTRODUCCIÓN

Dadas las tremendas diferencias en la abundancia de *Apis mellifera* L. antes y después de la colonización de los neotrópicos por abejas melíferas del sudeste de África (ver Clarke et al., 2001; Roubik y Wolda, 2001; Roubik, 2002a, b) una hipótesis general es que las abejas africanas se adaptaron mejor como colonizadoras. Este estudio es un esfuerzo por caracterizar un elemento de la biología de las abejas melíferas en los bosques neotropicales, la diversidad de la dieta, que puede ayudar a explicar la notable capacidad reproductiva y/o de supervivencia de la abeja melífera tropical invasora y sus híbridos. Ningún trabajo anterior ha cuantificado las diferencias que pueden existir en el uso de las flores por parte de las abejas europeas residentes en colmenas y las abejas melíferas africanizadas salvajes que reemplazan

a ellos. Sin embargo, varios estudios, incluidas nuestras observaciones no publicadas, demuestran que las colonias de abejas africanas recolectan polen con mayor intensidad que las colonias europeas en el mismo hábitat (Fewell y Bertram, 2002).

Se han llevado a cabo algunas investigaciones melisopalinológicas en países africanos, utilizando un número muy pequeño de muestras, y también hay listas de especies de polen encontradas en la miel, o hechas a partir de observaciones de campo en las flores (p. ej., Smith, 1956; Banda, 1989; Ricciardelli D' Albore y Owusu, 1994; véase también Hepburn y Radloff, 1998). Tales estudios y trabajos similares en los neotrópicos (Roubik et al., 1984; Ramalho et al., 1990; Wilms et al., 1996) forman una visión parcial de los recursos utilizados por las abejas melíferas africanas. Se requieren más estudios para cubrir grandes

* Autor para correspondencia: roubikd@tivoli.si.edu

zonas de vegetación natural, con mayor número de muestras, y lo que es más importante, con mayor precisión de identificación del polen. Los estudios realizados en bosques de tierras bajas en Panamá revelaron 45–79 especies principales de polen utilizadas durante un año por abejas africanas o africanizadas (Roubik et al., 1984). Más allá de este trabajo preliminar, no existe una caracterización del nicho de la dieta en las abejas melíferas tropicales silvestres, quizás con la excepción del sudeste asiático (Roubik, 2005), y no hay medios científicos para predecir el uso del nicho o la propagación de las abejas invasoras (pero ver Southwick et al. al., 1990; Goulson, 2003; Peterson, 2003).

La competencia por los recursos florales a menudo provoca cambios que involucran comportamiento y dimensiones de nicho no taxonómicas (intensidad de uso, defensa del recurso o preferencia) rara vez cuantificadas en estudios a gran escala (Rosenzweig, 1995; Tokeshi, 1999; Agrawal, 2001). Las abejas melíferas africanas crearon las primeras poblaciones salvajes de *Apis* en América tropical (Roubik, 1989, 2002a, b; Roubik y Wolda, 2001; Dick, 2001). Aquí exploramos la competencia entre consumidores que normalmente se denominan generalistas, pero que, sin embargo, muestran una especialización temporal en el uso de los recursos (Roubik, 1992). Se cree que las especies invasoras exitosas superan a las especies residentes al explotar más recursos que ellos (Sakai et al., 2001). Haciendo uso de la naturalización accidental a gran escala de las abejas melíferas, documentamos la dinámica de nicho de polinizadores competidores durante dos años continuos en un ambiente tropical posterior a la colonización.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Área de estudio y justificación

En el bosque semicaducifolio de la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, México (19.6° N), y en un lugar cercano, nuestro estudio se llevó a cabo entre 1986 y 1991, durante el cual no hubo cambios (por ejemplo, desmonte, incendios) en los bosques cercanos. se produjo vegetación (Villanueva-G., 1994, 1999, 2002).

Incluso la apicultura intensiva y generalizada con abejas melíferas europeas en Yucatán no impidió la rápida asimilación genética por parte de las abejas melíferas africanas. Mestizaje hecho local *Apis mellifera* progresivamente más africana (Clarke et al., 2001, 2002). Por lo tanto, treinta colonias de abejas europeas fueron reintroducidas en los colmenares en 1989-1991, donde las abejas africanas *Apis mellifera scutellata* Los híbridos lepeletier y asilvestrados quedaron bien establecidos en 1987 (Villanueva-G., 1994, 1999, 2002).

Reinas apareadas y sus colonias europeas de *A. mellifera ligustica* Spinola fueron importados de Hawai. Otras 30 colonias de abejas melíferas 'africanizadas' salvajes se recolectaron localmente, no en colmenares, y se colocaron en colmenas. Las colonias de abejas de las dos razas estudiadas eran similares en tamaño, generalmente calibradas a partir del número de panales y el peso de la colmena, dentro de uno o dos cuerpos de colmena Langstroth estándar.

Establecimos dos sitios de estudio, uno dentro de la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an de medio millón de hectáreas y otro a 10 km al S. de la reserva, dentro de un bosque más perturbado que incluía pequeñas parcelas agrícolas, en Palmas. Las colmenas experimentales se equiparon con trampas de polen, que eliminan las cargas de polen de las patas traseras de los recolectores que regresan (ver Villanueva-G., 1999, 2002). El polen entrante fue muestreado durante un día completo cada mes desde junio de 1989 hasta mayo de 1991. Durante un año en Sian Ka'an y dos años en Palmas, se tomó polen cada mes de 3 de las 15 colonias, elegidas al azar. Por lo tanto, cada mes se tomaron muestras de tres colonias de cada raza de abejas melíferas en un sitio.

Datos comparativos para abejas melíferas en colmenas adaptadas localmente (más pequeñas, por medición morfométrica estándar, que *A. mellifera* en la zona templada, DW Roubik, datos no publicados) se volvieron a analizar y los métodos generales se describen aquí (ver también más abajo). El polen recolectado de 10 colonias de abejas europeas en 1985-86 (Ceballos-Martínez, 1987), 5 en cada sitio de nuestro estudio de 1989-91, se recolectó con el mismo diseño y trampa de polen utilizada en nuestro estudio. Hicimos tres láminas de polen para cada muestra de colonia utilizando el método de acetólisis (Villanueva-G., 1994). El polen muestreado por Ceballos-Martínez durante un total de 16 meses produjo 360 portaobjetos de microscopio. Identificamos el polen y su abundancia relativa, medida por el número de portaobjetos en los que se encontró una especie de polen dada, y realizamos un examen general y completo (sin transectos) de los portaobjetos. Estos datos históricos sobre la recolección de polen de abejas melíferas durante el período anterior a la llegada de las abejas melíferas africanas fueron principalmente importantes para determinar qué especies de plantas utilizadas por las abejas melíferas africanas en los experimentos de colmenas comunes de 1989-1991 se incluyeron anteriormente en la dieta de las abejas melíferas europeas, a nivel mundial. mismos sitios. Debido a que el estudio original no supervisó la tasa de recolección de polen y no incluyó submuestras proporcionales de polen atrapado para cada colmena, no se pudo aplicar más para el análisis cuantitativo.

2.2. Procedimiento y cálculos de laboratorio

Las muestras de carga de polen recolectadas se secaron a 45 °C durante 24–48 h hasta alcanzar un peso constante y se registró el peso final. De cada muestra se tomó una submuestra de 10 a 20 g de polen, remojada

en 20 mL de agua destilada y agitado magnéticamente durante 1 h. El polen se sonicó durante 5 min a 24 kHz usando una sonda 'desintegradora ultrasónica' (MSE SONIPREP) ajustada a potencia media (O'Rourke y Buchmann, 1991). Entonces, *Lycopodium clavatum* Se agregaron tabletas de esporas (13 000 esporas por tableta aproximadamente) y se mezclaron mecánicamente con el polen total para que sirvieran como patrón de calibración interna (Stockmarr, 1971) para estimar el número absoluto de granos de polen en la muestra total. los conteos de *licopodios* esporas, que no son forrajeadas por las abejas, se utilizaron como indicador de la densidad total del polen en el portaobjetos de polen preparado. Fue necesario aplicar esta técnica cuantitativa para determinar la dieta de las abejas, porque tiene en cuenta la variación en la densidad del grano de polen entre los portaobjetos hechos de una sola suspensión y entre diferentes muestras. Los volúmenes totales de polen se calcularon para cada especie con base en conteos de transectos, tomados a través del portaobjetos de polen con la ayuda de una retícula, haciendo escaneos sistemáticos a través de un portaobjetos hasta que se identificaron 600 granos, y luego se corrigieron por la proporción relativa de *licopodios* esporas, y también considerando volúmenes de granos individuales (O'Rourke y Buchmann, 1991). La mayoría de los granos de polen se pueden modelar como esferas, elipses o prismas (O'Rourke y Buchmann, 1991). El eje longitudinal medio (p) y el eje ecuatorial medio (e) se obtuvieron midiendo 10 granos de polen para calcular los volúmenes de polen como:

$$\text{esfera} = (1/6) \pi p^2 e$$

$$\text{elipsoide} = (1/6) \pi e^2 p$$

$$\text{prisma} = (1/4) s^2 h$$

donde variables p , e , h son dimensiones de los ejes (O'Rourke y Buchmann, 1991).

El polen recolectado de los experimentos de introducción simultánea de 1989-91 se identificó siguiendo a Palacios-Chavez et al. (1992) y Roubik y Moreno (1991). Se hicieron dos o tres láminas para cada colonia muestreada en cada mes, para un total de 144 muestras de colonias de Palmas y 122 muestras de Sian Ka'an. El conteo general de una especie en una muestra viene dado por:

$$PAG_i = XLTN \quad (1)$$

donde:

P = granos de polen totales de la especie i;

X = el número medio de esporas en un *licopodio* tableta añadida a la muestra;

L = el número de tabletas de esporas añadidas a la muestra de polen a partir de la cual se hizo el portaobjetos;

T = el número de *licopodios* esporas (granos) encontradas en el transecto de 600 granos;

N = el total de granos de polen de la especie i registrados en el transecto de 600 granos.

El análisis combinado proporciona una estimación precisa de la dieta de las abejas, completamente desconocida cuando se considera únicamente la abundancia numérica de granos de polen (Roubik, 1989; O'Rourke y Buchmann, 1991; Buchmann y O'Rourke, 1991). La comparación cuantitativa de los volúmenes de polen recolectados por las dos abejas melíferas se realizó utilizando el índice de similitud de Morisita-Horn (MH) (Southwood y Henderson, 2000, véase también Nagamitsu et al., 1999). El índice que aplicamos a los volúmenes de polen se da en la forma:

$$MH = 2 \sum (\text{unimil millones}) / (da + db) aN bN \quad (2)$$

donde:

aN = volumen total de polen utilizado por subespecies (a o b);

uni = el volumen de polen en la i-ésima especie en las muestras de subespecies (a o b);

y

$$da = \sum a_n^2 / u_n$$

Este método evita los errores inherentes a la realización de comparaciones en la dieta utilizando un índice como el de Shannon-Wiener (Southwood y Henderson, 2000). Tal insuficiencia se ve amplificada por las diferencias en la dominancia y la riqueza de especies. Además, evaluamos una similitud de MH en la intensidad de la utilización del polen por cada raza de abejas melíferas. Eso se hizo considerando las proporciones medias de cada especie de polen cosechadas por colonias en un día.

Estimamos el total de especies de polen utilizadas por cada abeja melífera en el hábitat utilizando la fórmula de Chao (Colwell, 1997). Esta estimación toma la forma:

$$\text{Chao} = \text{norte} + \text{norte}^2 / (2b) \quad (3)$$

donde:

N = riqueza total de especies (estimada y observada);

a = número de especies observadas una sola vez; b

= número de especies observadas solo dos veces; y

$$Vest = b[(a/b/4)^4 + (a/b)^3 + (a/b/2)^2]$$

donde:

Vest = varianza del estimador.

Para obtener la estimación de Chao, en particular el número de recursos muestreados solo una o dos veces, analizamos muestras de colonias individuales de cada especie de polen.

3. RESULTADOS

El uso de polen por parte de las abejas africanas y europeas en Yucatán se clasifica en las Figuras 1 a 3 y en las Tablas I y II. Se cuantificó un total de 2938 muestras de colonias de especies de polen para los volúmenes de polen,

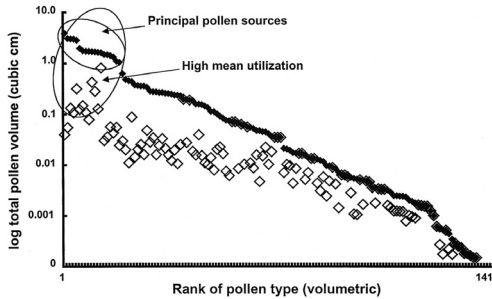


Figura 1. Volúmenes de polen cosechados e intensidad de cosecha durante dos años por abejas melíferas europeas en apiarios experimentales en la reserva de la biosfera de Sian Ka'an y bosque adyacente, Quintana Roo, Península de Yucatán. Los volúmenes clasificados de los tipos de polen se muestran mediante símbolos sólidos; volúmenes medios cosechados colonia-1mes-1son símbolos abiertos.

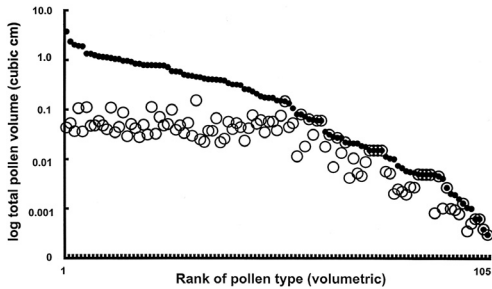


Figura 2. Uso de polen durante dos años por abejas melíferas africanas en los apiarios experimentales; los detalles son como en la figura 1.

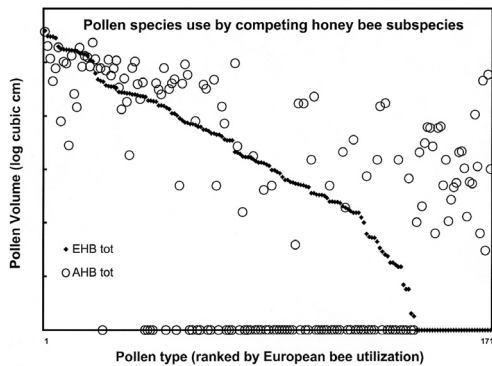


Figura 3. Preferencia comparativa de polen por abejas melíferas invasoras africanas y europeas no invasivas estudiadas simultáneamente durante dos años en la reserva de la biosfera de Sian Ka'an y un sitio cercano. Los volúmenes clasificados de los tipos de polen utilizados por las abejas europeas se muestran mediante símbolos sólidos. Los tipos de polen explotados por las abejas africanas y sus híbridos son símbolos abiertos; en el eje X aparecen los explotados por uno y no por el otro.

Tabla I. Principales fuentes de polen utilizadas por dos abejas melíferas, clasificadas por el volumen total de polen cosechado (cm cúbico) cuantificado a partir de láminas de polen, en dos sitios en Quintana Roo, México (1989-91). EHB = abejas melíferas europeas, AHB = abejas melíferas híbridas africanas.

AHB Top 22 especies	EHB Top 22 especies
<i>Cecropia peltata</i>	<i>Cecropia peltata</i>
<i>eugeniasp.</i> 1	<i>Trema micrantha</i>
<i>Trema micrantha</i>	<i>Pánicosp.</i> 1
<i>cocolobasp.</i> 1	<i>cordiasp.</i> 4
<i>Bursera simaruba</i>	<i>cayaponiasp.</i> 1
<i>Dendropanax arboreus</i>	<i>cocolobasp.</i> 1
<i>Pouteriasp.</i> 1	Palmae sp. 1
<i>Mimosa bahamensis</i>	<i>plucheasp.</i> 1
<i>Pánicosp.</i> 1	<i>Eupatorium albicaule</i>
<i>Hibiscosp.</i> 2	<i>Clorissp.</i> 1
<i>Pseudobombax ellipticum</i>	<i>Dendropanax arboreus</i>
<i>Amphilophium panicula- Cystistasp.</i> 2	<i>girar</i>
<i>Parthenium hysterophorus</i>	<i>Zea mays</i>
<i>Plucheasp.</i> 1	<i>Bursera simaruba</i>
<i>Paspalumsp.</i> 1	<i>Thouinia canesceras</i>
<i>Eupatorium albicaule</i>	<i>Pouteriasp.</i> 1
<i>Rhynchospora microcarpa</i>	<i>Mimosa bahamensis</i>
<i>Bidensp.</i> 1	<i>Bidensp.</i> 1
<i>Thouinia canesceras</i>	<i>eugeniasp.</i> 1
<i>Eragrostissp.</i> 1	<i>Hibiscosp.</i> 2
<i>Metopium brownei</i>	<i>Leucaena leucocephala</i>
<i>Hibiscosp.</i> 1	<i>Metopium brownei</i>

incluyendo aproximadamente 400 mil granos. Resultados similares en los dos sitios permitieron un análisis combinado. De 171 especies, solo 21 se registraron en colonias múltiples en un sitio mientras que estaban ausentes en el otro. Tres veces más registros de especies únicas ocurrieron en el sitio de Sian Ka'an, en comparación con Palmas, aunque el número de muestras de colonias de especies fue casi idéntico (1474 versus 1464).

Aparte de compartir los tipos de polen más importantes (Villanueva-G., 1999, 2002 y Tab. I), las dietas de las dos subespecies de abejas melíferas eran diferentes (Figs. 1-3, y se refieren a Villanueva-G., 1994, 1999, para las listas completas de especies). En general, la recolección frecuente de una especie dada no implicaba importancia en la dieta, pero la correlación fue positiva para los pólenes más utilizados. Las colonias individuales recolectaron con mayor frecuencia el polen de *Cecropia peltata*, *Trema micrantha* y *Bursera simaruba*, siendo el número de muestras de colonias que contenían estas especies un total de 108, 102 y 111, respectivamente.

Tabla II. Especies totales de polen registradas y estimadas utilizadas por las abejas africanas (e híbridas) en comparación con las abejas europeas en dos sitios forestales durante dos años en Quintana Roo, México. Las estimaciones de Chao se derivaron considerando las especies muestreadas solo una o dos veces por cada colonia (ver Métodos).

carrera de abejas	No. especies registradas	Chao estimación de la riqueza de especies		
		Ni una vez	no dos veces	Estimar
européo	141	45	20	192 SD 16
africano	105	25	13	129 SD 10

Por sus volúmenes, estas especies también fueron las fuentes de polen más importantes (Tab. I).

La similitud cuantitativa en la dieta entre las abejas africanas y europeas fue dada por el índice Morisita-Horn (MH) como 0,76. Considerando la intensidad de explotación de las fuentes de polen individuales, se obtuvo una similitud anMH de 0,55. Los símbolos abiertos en las Figuras 1 y 2 representan gráficamente la última comparación, mientras que la Figura 3 muestra la diferencia en las especies de polen y el volumen cosechado por las dos abejas.

La estimación de Chao del total de especies de polen utilizadas por cada abeja en los sitios de estudio combinados se calculó como 129, $\text{sd} = 10$ para las abejas melíferas africanas y 192, $\text{sd} = 16$ para las abejas melíferas europeas (Tabla II).

Las abejas europeas se concentraron más en menos especies y usaron sus especies más importantes más que las abejas africanas. $\text{PAG} = 0,02$, t -prueba). Recolectaron el 82% de todo el polen de 22 plantas, especies que también abundan en la dieta de las abejas africanas (Tabla I), pero que contribuyen solo con el 57% de su volumen total. Las 22 especies principales de abejas africanas representaron el 62% de la dieta de polen (Tabla I). No se encontraron diferencias estadísticas en los volúmenes medios de polen cosechados por las dos razas de abejas cuando se incluyeron las 171 especies de plantas, pero las medias de las 22 especies principales de cada una difirieron sustancialmente (pruebas t pareadas, de una cola, $\text{PAG} = 0,47$ y $0,02$, respectivamente). La curva plana de símbolos abiertos a la izquierda en la Figura 2 indica que las abejas melíferas africanizadas explotaron sus recursos más importantes de manera equitativa, mientras que la curva correspondiente para las abejas melíferas europeas (Fig. 1) muestra constantemente picos para las especies de recursos más importantes.

A pesar de la relativa especialización en elementos importantes de la dieta de las abejas melíferas europeas, utilizaron muchas especies únicas y tenían una dieta un 37 % más amplia que las abejas melíferas africanas. Sesenta y cuatro de los 141 tipos de polen (45%) registrados para

Las abejas melíferas europeas no fueron recolectadas por abejas africanas, mientras que estas últimas visitaron 105 especies, 27 (26%) no visitadas por abejas europeas (Fig. 1). El número máximo de especies utilizadas durante un mes en sitios combinados fue 65 para las abejas europeas y 55 para las abejas africanas en 1989-91. Esto fue en un período de sequía, cuando las flores eran muy escasas.

La fuente de polen más importante en nuestra comparación simultánea de abejas melíferas no había sido explotada anteriormente. *Cecropia peltata*, un abundante árbol de crecimiento secundario con flores sin néctar, faltaba en la dieta de las abejas melíferas europeas en 1985-86. Solo se encontraron unos pocos granos en tres portaobjetos de microscopio. En contraste, el polen de este árbol pionero se convirtió en el recurso más importante para todos *Apis mellifera* (Villanueva-G., 1999). Abejas en ambos sitios utilizados *Cecropia*, pero la abeja europea lo hizo relativamente más en Palmas (prueba de tabla de contingencia, $\text{PAG} < 0,001$). Esta planta representó el 10% de la cosecha de polen de abeja europea y el 15% de la africana, entre nuestras colonias de estudio, durante 1989-91. El polen se recolectó solo en noviembre en el estudio de 1985-86. Durante nuestro estudio posterior, *Cecropia* polen se presentó en el 94% de las muestras de polen de abejas europeas y en el 83% de las africanizadas, durante la mayor parte de cada año (Villanueva-G., 1999).

Teniendo en cuenta las importantes fuentes de polen, se produjo una explotación inferior en un orden de magnitud por parte de las abejas melíferas africanas (Tabla I) en comparación con sus competidores europeos en los pastos (*Pánico*, *Zea*, *Cloris*), árboles (*cordia*, una palma), dos vides (*Cayaponia*, *Tuinia*) y las hierbas compuestas *pluchea* y *Eupatorium*. En contraste, las abejas africanas mostraron un dominio completo en una juncia (*Rhynchospora*), dos pastos (*Paspalum*, *Eragrostis*), dos árboles (*Pseudobombax*, *Pouteria*) una vid (*amphilophium*) y un arbusto (*Hibisco*).

Siete de las 27 especies no alimentadas por las abejas europeas pero utilizadas por las abejas africanas en nuestro experimento habían sido cosechadas previamente por las abejas europeas, cuatro de ellas de forma intensiva. En comparación con junio de 1985 a agosto de 1986, las flores de polen visitadas en Sian Ka'an durante junio de 1989 a mayo de 1991 por las abejas europeas no incluyeron *Pánicosp.* 2 (anteriormente recolectado en octubre), *Cydista* (octubre), una Cyperaceae no identificada (febrero), *Bravaisia tubliflora* (Marzo), *Psittacanthus mayanus* (Julio), *Leonotis nepetaefolia* (junio) y *yeuforbio* sp. (Julio). Las primeras cuatro especies fueron abundantes en muestras mensuales en 1985-86.

4. DISCUSIÓN

Los estudios de polen en los que se cuantifican con precisión tanto las especies como su uso no son posibles sin el uso de una trampa de polen, la replicación y la determinación precisa del volumen de granos (ver Silveira, 1991). No obstante, las morfoespecies o especies pueden ser información valiosa. El número máximo de especies utilizadas durante un mes en sitios combinados fue 65 para las abejas europeas y 55 para las abejas africanas en 1989-91. Este fue un período de sequía, cuando las flores escaseaban. En una sequía prolongada durante el período de estudio de 1985-1986, las precipitaciones disminuyeron casi un 20% por debajo de la media de 36 años; fue de 996 mm, en comparación con 1244 mm y 1207 mm en junio-mayo para 1985-86, 1989-90 y 1990-91, respectivamente (Villanueva-G., observación personal). Curiosamente, durante este tiempo no más de 15 a 22 especies fueron cosechadas mensualmente por abejas europeas en dos localidades, antes de la colonización del sur de México por abejas africanas, incluidos nuestros sitios boscosos en Sian Ka'an (Villanueva-G., 1984; Ceballos-Martínez, 1987). Los estudios anteriores utilizaron de cinco a ocho colonias para producir muestras mensuales, por lo que los resultados sesgados hacia mayor que amplitud taxonómica de la dieta. Debido a que la especialización relativamente limitada del polen por parte de las colonias de abejas africanas y europeas se documentó tanto en México como en Panamá antes de que se estableciera una población salvaje de *Apis mellifera* (Villanueva-G., 1984; Roubik, 1988, 1992), la 'saturación' del medio ambiente con abejas melíferas invasoras (Tokeshi, 1999) parece haber llevado a una mayor variedad en el uso de los recursos. Nuestro análisis tanto de un año de sequía como de dos años normales implica

Las presiones competitivas que interactúan con la escasez de recursos afectaron fuertemente la elección floral y la cosecha de polen por parte de las abejas.

En 1985-86 *Cecropia peltata*, un abundante árbol de crecimiento secundario con flores sin néctar, faltaba en la dieta de las abejas europeas. Durante 1989-1991, este árbol pionero no aumentó en abundancia (no hubo tala de bosques ni aparecieron nuevos hábitats de borde), pero fue la fuente de polen posterior a la invasión más importante de todas. *Apis mellifera* (Villanueva-G., 1999). Como indican los datos de polen, el recurso estuvo constantemente disponible, por lo que totalizó el 10 % de las dietas de las abejas melíferas europeas y el 15 % de las africanas. El polen se recolectó solo en noviembre en el estudio de 1985-86. Durante nuestro estudio posterior, *Cecropia* el polen se presentó en el 94% de las muestras de polen de abejas europeas y en el 83% de las africanas (Villanueva-G., 1999). *Cecropia* tiene flores principalmente durante la estación húmeda (Villanueva-G., Roubik, observaciones personales). Sospechamos que la floración por *Cecropia* fue disminuido por la sequía en 1986-87, pero creo que el reajuste completo de la dieta de las abejas melíferas para hacer de esta especie sin néctar el árbol más importante, cuando los árboles con flores que producen néctar son normalmente mucho más importantes en las dietas de las abejas melíferas (Roubik, 1989) sugiere un cambio en preferencia floral, y posiblemente la aceptación de polen de inferior calidad nutricional.

Los datos históricos sugieren fuertemente un desplazamiento competitivo. Siete de las 27 especies no alimentadas por abejas europeas pero utilizadas por abejas africanas en nuestro experimento habían sido cosechadas previamente por las antiguas abejas europeas de los colmenares de Yucatán, cuatro de ellas de manera intensiva (Ceballos-Martínez, 1987 y presente nuevo análisis). En comparación con junio de 1985 a agosto de 1986, las flores de polen visitadas en Sian Ka'an durante junio de 1989 a mayo de 1991 por las abejas europeas no incluyeron *Pánicosp.* 2 (anteriormente recolectado en octubre), *Cydista* (octubre), una Cyperaceae no identificada (febrero), *Bravaisia tubliflora* (Marzo), *Psittacanthus mayanus* (Julio), *Leonotis nepetaefolia* (junio) y *yeuforbio* (Julio). Las primeras cuatro especies fueron abundantes en muestras mensuales durante 1985-86.

Idealmente, los experimentos que proponen estudiar el impacto de las abejas melíferas invasoras incluyen la introducción de cientos de colonias, pero no se han llevado a cabo (Roubik, 1978, 1983, 1989, 1996a, b; Roubik et al., 1986; Roubik y Wolda, 2001; Steffan-Dewenter y Tscharrntke, 2000).

Las estimaciones de las densidades de las colonias de abejas melíferas africanas en la península de Yucatán en México exceden la diminuta presencia de las abejas melíferas templadas en los bosques del norte (Seeley, 1985) en un orden de magnitud (Ratnieks et al., 1991). Por lo tanto, la escala espacial requerida, la necesidad de miles de colonias de abejas melíferas en los experimentos de introducción y eliminación y la necesidad de replicación plantean dificultades significativas para el estudio a nivel comunitario. Cuando introdujimos dos razas geográficas de una especie en un área experimental común que ya estaba llena de abejas melíferas que anidaban en la naturaleza, la competencia potencial se volvió extrema. En general, solo existen ligeras diferencias entre las variaciones geográficas de una especie, en comparación con especies diferentes. Por lo tanto, los aspectos de la competencia deben destacarse y sostenerse más claramente que entre competidores menos equiparados. Los recursos de polen de las abejas melíferas europeas adaptadas localmente (mexicanas) y las abejas europeas reintroducidas antes y después de la llegada de las abejas africanas sugieren que la competencia de una abeja melífera invasora hizo que las antiguas abejas residentes del apiario (1) abandonaran los recursos anteriores (desplazamiento competitivo), (2) utilizar menos recursos de forma intensiva (disminución de la diversidad – mayor especialización), y (3) añadir taxones de recursos (expansión de nichos). Nuestro estudio no pudo reemplazar a la abeja melífera original de Yucatán, que tenía una historia de aproximadamente 70 años de domesticación en la región y un origen mixto de dos subespecies; la abeja era un poco más pequeña que la abeja melífera europea en la zona templada (no una especie salvaje, ver Clarke et al., 2001; Roubik y Villanueva, datos no publicados). Sin embargo, nuestras pruebas usando importados *Soy. ligustica* debería servir como una aproximación cercana a las abejas melíferas europeas ancestrales y competidoras que ahora han sido extirpadas del área, pero que nunca estuvieron presentes en hábitats naturales fuera de los colmenares allí (Clarke et al., 2002).

Las abejas europeas recolectaron intensivamente la mayor parte de su polen de las mismas plantas explotadas intensamente por las abejas africanas. Esto sugiere paridad competitiva o superioridad sobre las subespecies invasoras. Las abejas europeas también utilizaron sus principales recursos de manera menos uniforme que las abejas africanas. La estimación de Shannon-Wiener H' fue de 1,56 para las abejas europeas y de 1,67 para las abejas africanizadas, pero este índice suele fallar por completo como índice de diversidad comparativo porque enfatiza especies con abundancias medias.

en lugar de aquellos que son muy abundantes o raros – como la mayoría de las fuentes de polen que registramos (Southwood y Henderson, 2000). Tal índice oscurecería las grandes diferencias observadas entre las dos abejas (Tablas. I y II, Figs. 1–3). Sin embargo, la uniformidad en el uso de recursos es una correlación positiva de la diversidad de recursos, como se refleja en índices adecuados de diversidad de especies, como la diversidad de Simpson, o el índice que aplicamos (Morishita, 1967) frente a la riqueza de especies sola (p. ej., Southwood y Henderson, 2000).

En nuestro estudio de dos subespecies de abejas melíferas, la mayor generalista ha disfrutado de un mayor éxito como colonizadora, aunque muchos otros rasgos, incluida la capacidad defensiva y de fuga, ayudan a explicar el éxito de la abeja melífera africana (por ejemplo, Roubik, 1989; Spivak, 1992). Nuestros datos proporcionan la primera explicación de la mayor capacidad de recolección de polen observada en las colonias de abejas africanas en comparación con las abejas europeas en el mismo lugar (Danka et al., 1987; Fewell y Bertram, 2002). Las abejas africanas explotan más especies de flores de manera significativa, en lugar de simplemente probarlas. Esa diferencia fue particularmente llamativa porque la abeja melífera europea usó muchas más especies de recursos que las abejas africanas, pero usó menos en un grado significativo. El resultado esperado es menos ingreso de polen, en promedio.

Surge un problema al establecer la generalidad de este resultado, porque se basa en el comportamiento que involucra la abundancia de especies de plantas, la abundancia de competidores y también el genotipo de abeja (Oldroyd et al., 1993; Fewell y Page, 2000). ¿Cuál, si hubo alguno, fue el más importante? Las abejas melíferas africanas deben competir consigo mismas, y todo el trabajo anterior, incluido el nuestro, se ha realizado utilizando colmenares rodeados durante muchos kilómetros por miles de colonias de abejas melíferas africanas salvajes competidoras. Si solo unas pocas colonias de abejas africanas estuvieran rodeadas por muchas colonias europeas, se podrían obtener resultados diferentes. En el entorno boscoso de Quintana Roo, donde ninguna de las dos abejas melíferas es nativa y, por lo tanto, ninguna debería tener una ventaja competitiva en la explotación de flores, creemos que la abeja melífera europea se vio obligada a especializarse en menos especies, y también para intentar utilizar muchas especies por las que no podía competir o no se encontraban en abundancia suficiente para especializarse. En otras palabras, la diversidad de la dieta disminuyó y la especialización aumentó en función de la

intensidad competitiva. Aunque normalmente se aplica a la competencia interespecífica (Tokeshi, 1999), este concepto parecía ajustarse a la competencia entre las razas de abejas melíferas tropicales y templadas. ¿Qué pasa con la abundancia de plantas? Las mismas especies de flores estuvieron generalmente disponibles durante todo el estudio, pero la abundancia relativa de flores como las de *Cecropia* que normalmente ocurre durante las lluvias fue limitada en el estudio de 1985-86 y también en parte del último estudio debido a la sequía. Sin embargo, no se prevé que una fuente de polen utilizada por una variedad de abeja melífera europea (en 1985-86) no sea utilizada por otra variedad de esa abeja (1989-91), sino explotada exclusivamente por la miel africana. abejas. Que esto fuera el resultado de un desplazamiento competitivo parece mucho más plausible y es la interpretación sugerida aquí. ¿Qué aspectos del uso de los recursos se debieron a la diferente composición genética de los competidores? No tenemos información. Sin embargo,

Ambas abejas explotaron la misma amplia variedad de tipos florales y formas de vida vegetal (ver también Villanueva-G., 1994, 1999). Las abejas africanas pueden tener una ventaja competitiva cosechando árboles, pastos y juncos como *Pseudobombax*, *Paspalum* y *Rhynchospora* que se utilizan mucho al amanecer cuando hay polen disponible (Roubik, 1978; Danka et al., 1987; Roubik y Wolda, 2001) debido a que tienen un metabolismo general más alto (Heinrich, 1979). Esto permitiría una actividad un poco más temprana. Ninguna de las abejas melíferas se alimenta agresivamente atacando a otras especies, pero la abeja melífera africanizada se enfrenta brevemente con la misma subespecie en las flores de polen (Roubik, 1978 y datos no publicados).

A medida que las abejas melíferas africanas llenaron América tropical, donde las abejas melíferas anteriormente anidaban exclusivamente en colmenares, nuestros estudios sugieren que la amplitud de la dieta y el uso de recursos de las abejas melíferas europeas no invasivas y, además, las abejas nativas, se modifican fácilmente por la competencia con las abejas melíferas novedosas e invasivas. abejas tropicales. Además, concluimos que la replicación de varios años y la saturación del hábitat por abejas melíferas exóticas son necesarias

para determinar su impacto, y que el análisis palinológico cuantitativo debería aplicarse con mayor frecuencia a las cuestiones ambientales relacionadas con las abejas.

EXPRESIONES DE GRATITUD

Agradecemos a El Colegio de la Frontera Sur, CONA-CYT y STRI por su apoyo financiero, y a W. Colli-Ucán, el difunto R. Palacios-Chávez y B. Ludlow-Wiechers por su asistencia. También agradecemos al Dr. S.J. Wright y al Dr. G. Islebe por sus comentarios sobre un borrador de este documento.

Resumir—Pourquoi les abeilles (*Apis mellifera*) africaines, et pas les européennes, sont-elles invasives ? Diversité du régime pollinique dans des expériences communes. Nous avons étudié l'utilisation des ressources et la compétition entre races d'abeilles domestiques (*Apis mellifera* L.) en réintroduisant la race européenne *Soy. ligustica* dans des ruchers expérimentaux situés dans un habitat saturé par les abeilles africaines (*Soy. escutellata*) (ou les hybrides africaines x européennes) qui avaient colonisé naturellement les forêts de la péninsule du Yucatan (Mexique). L'étude a été menée dans la réserve de biosphère de Sian Ka'an, qui comporte un demi million d'ha de basses terres couvertes de forêts à feuilles semi-caduques de petite taille, et dans la principale zone apicole des Mayas. Les trappes à pollen du collège agricole de l'Ontario ont été placées sur des ruches choisies au hasard. Chaque mois nous avons récolté le pollen durant une journée entière à chacun des deux ruchers et chaque mois nous avons échantillonné trois colonies, sur un total de 30 colonies d'abeilles européennes et africanisées élevées in name égal sur les deux sites. Plus de 171 espèces polliniques ont constitué le régime alimentaire des abeilles. Le pollen a été acétolysé et mélangé avec une pastille de spores de lycopode pour servir de calibration interne, puis mesuré, déterminé et identifié. Environ 400 000 granos en été identifiés et leur volume absolu a été estimé à partir de la dimensions mesurées des grains dans des échantillons.

L'indice de similitud Morisita-Horn (similitud máxima = 1,0) entre les deux races a été de 0,76 pour l'utilisation du pollen et, calculé à partir de l'utilisation journalière moyenne en volume par les colonies de chaque race, de 0,55 pour l'intensité d'utilisation spécifique d'un taxon. En un montra que les autres indices de diversité ou de similitud étaient inappropriés, par exemple l'indice H' de Shannon-Wiener, parce que peu d'espèces communes et beaucoup d'espèces rares caractérisaient le régime des deux races. Bien qu'utilisant un plus grand nombre d'espèces végétales, les abeilles européennes son spécialisées sur quelques plantes beaucoup plus fortement que les abeilles africaines. En ré-analysant

les pelotes de pollen récoltées pendant une année avec les mêmes trappes à polen avant l'arrivée des abeilles invades sur les deux même sites expérimentaux par les abeilles européennes localement adaptées (abeilles mexicaines), después de la identificación según leur couleur, nous en concluons que les abeilles los lugares peuvent réagir à la compétition d'abeilles domestiques exotiques en choisissant d'autres fleurs et en added la spécialisation des ressources. Nous attestons plusieurs changements prédits par la compétition alimentaire intenso sans interacción agresiva : changement dans les principales espèces utilisées (substitution du pollen anémophile de *Cecropia* comme principal élément du régime), faible diversité du régime et uniformité chez les abeilles européennes, abandon par les abeilles européennes de 7 espèces végétales en raison de la compétition. Le caractère général des résultats est discuté en termes d'abondance relative des abeilles domestiques dans un environnement où elles ne sont pas indigènes. La identificación cuantitativa y cualitativa de los pelotes de polen a permite montar que les abeilles africanisées utilisaient leurs principales ressources de façon plus régulière que les abeilles européennes, ce qui leur confère un plus grand succès dans la colonization en maintenant des rentrées de pollen plus importantes . Nous montrons comment l'analyse pollinique cuantitativa répétée peut constituer un outil puissant pour comprendre la diversité des régimes alimentaires des abeilles,

***Apis mellifera*/Régimen alimentario / Diversidad / Utilización del nicho / Especialmente invasivo / Competición alimentaria / Análisis de políticas**

Zusammenfassung – Warum sind afrikanische, aber nicht europäische Bienen invasiv? Diversität der Pollennahrung in kommunalen Experimenten. Wir untersuchten die Ressourcennutzung und den Wettbewerb zwischen Varietäten der Honigbiene (*Apis mellifera*L.), indem wir Bienenstände von europäischen *Soy. ligustica* in einem mit afrikanischen (oder afrikanisch-europäischen Hybriden) Bienen „saturierten“ Habitat wieder einführten. Diese hatten zuvor die Waldgebiete der Halbinsel von Yukatan natürlich besiedelt. Die Arbeiten wurden innerhalb der Region des Sian Ka' Biosphärenreservates ausgeführt, das sich in der Hauptbienenhaltungszone der Maya befindet und eine halbe Million ha Tiefland-Halblaubwald niedriger Höhe umfasst. Wir befestigten Ontario Collage Pollenfallen an zufällig ausgewählten Bienenvölkern und sammelten jeden Monat an zwei experimentellen Bienenständen jeweils einen ganzen Tag lang Pollen. Es wurden jeden Monat 3 Völker von insgesamt 30 Völkern europäischer und afrikanischer Bienen gesammelt, die in gleichen Anzahlen an zwei Standorten

unterhalten wurden. Hieraus ergaben sich mehr als 170 aus Pollenarten zusammengesetzte Nahrungen. Der Pollen wurde acetolysiert, mit einem internen Eichstandard von Schachtelhalmsporen gemischt, vermessen, beschrieben und identifiziert. Etwa 400 000 Pollenkörner wurden identifiziert und ihr absolutes Volumen in den Proben aus den ermittelten Körnergrößen abgeschätzt. Der Ähnlichkeitsindex von Morisita-Horn (Größte Ähnlichkeit = 1,0) zwischen den Honigbienenrassen betrug 0,76 für die Pollennutzung und, errechnet aus der mittleren täglichen Volumennutzung der Völker der zwei Subspezies, 0,55 für die taxonspezifische Nutzungssche Intensität. Andere Indizes der Diversität oder Ähnlichkeit, por ejemplo, Shannon-Wiener H', waren nicht anwendbar, da beide Pollennahrungen durch einige wenige allgemeinverbreitete und viele seltene Pollenspezies die Nahrungen kennzeichneten. Obwohl sie mehr verschiedene Pflanzenspezies nutzten, spezialisierten sich die europäischen Bienen stärker auf einige wenige Pflanzen als die afrikanischen Bienen. Durch eine Nachanalyse von ein Jahr lang an den selben Standorten mit den gleichen Pollenfallen vor der Ankunft der washinn Honigbienen in Süd Mexiko von durch lokal adaptierte (mexikanische) europäische Bienen gesammeltem Pollen (der zuvor auf der Basis der Farbe identifiziert worden war) leiten wir ab, dass die lokalen Bienen auf die Konkurrenz der exotischen Bienen durch eine Verlagerung der Blütenwahl und Erhöhung der Ressourcenspezialisierung reagieren. Wir dokumentieren verschiedene Veränderungen, *Cecropia* Pollens als hauptsächliche Futterkomponente), niedrige Diversität der Futterpartikel und niedrige Evenness bei den europäischen Bienen, und offensichtliche kompetitive Verdrängung bei sieben Blütenarten, die von den europäischen Bienen aufgegeben wurden. Wir diskutieren die Verallgemeinerungsfähigkeit der Ergebnisse in Beziehung zu der relativen Häufigkeit des Vorkommens der Honigbienen in einer nicht-einheimischen Umgebung. Durch die Bestimmung der Menge und Herkunft der Pollenladungen konnten wir ermitteln, dass die afrikanisierten Honigbienen ihre hauptsächlichen Ressourcen gleichmäßiger nutzten als die europäischen Honigbienen. Dies könnte ihnen ermöglichen, einen höheren Polleneintrag im Volk aufrecht zu erhalten und hierdurch erfolgreichere Kolonisten zu sein. Wir konnten aufzeigen,

***Apis mellifera* / Nischennutzung / Nahrungsdiversität / Polen / Spezies invasoras / Konkurrenz**

REFERENCIAS

- Agrawal AA (2001) Plasticidad fenotípica en las interacciones y evolución de las especies, *Science* 294, 321–326.
- Banda ASM (1989) Determinación de fuentes de forraje para abejas en Malawi a través de la identificación de polen en mieles de Malawi, tesis de maestría, Unidad de Investigación de Abejas, Universidad de Gales, Facultad de Cardiff, Cardiff, Reino Unido, 185 p.
- Buchmann SL, O'Rourke MK (1991) Importancia de Volúmenes de granos de polen para calcular dietas de abejas, *Grana* 30, 591–595.
- Ceballos-Martínez VM (1987) Evaluación del polen recolectado por la abeja *Apis mellifera ligustica* Spinola en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, México. Tesis, Universidad Veracruzana, Córdoba, Veracruz, México.
- Clarke KE, Oldroyd BP, Quezada-Euán JG, Rinderer TE (2001) Origen de las abejas (*Apis mellifera*L.) de la península de Yucatán inferido del análisis de ADN mitocondrial, *Mol. Ecol.* 10, 1347–1355.
- Clarke KE, Rinderer TE, Franck P., Quezada-Euán JG, Oldroyd BP (2002) La africanización de las abejas (*Apis mellifera*L.) de Yucatán: un estudio de un evento de hibridación masiva a lo largo del tiempo, *Evolution* 56, 1462–1474.
- Colwell RK (1997) Estimaciones: estimación estadística de la riqueza de especies y especies compartidas a partir de muestras. Versión 5. Guía del usuario y aplicación publicada en: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates> (consultado el 20 de julio de 2004).
- Danka RG, Hellmich II RL, Rinderer TE, Collins AM (1987) Ecología de selección de dieta de abejas melíferas adaptadas a zonas tropicales y templadas, *Anim. Comportamiento* 35, 1858–1863.
- Dick C. (2001) Rescate genético de árboles tropicales remanentes por un polinizador alienígena, *Proc. R. Soc. Londres B* 1781, 2391–2396.
- Fewell JH, Page RE Jr. (2000) Selección a nivel de colonia Efectos de la interacción en el desempeño de la tarea de búsqueda de alimento individual y de la colonia en las abejas melíferas. *Apis mellifera* L., *Comportamiento. Ecol. Sociobiol.* 48, 173–181.
- Fewell JH, Bertram SM (2002) Evidencia de genética variación en el desempeño de las tareas de los trabajadores por parte de las abejas melíferas africanas y europeas, *Behav. Ecol. Sociobiol.* 52, 318–325.
- Goulson D. (2003) Efectos de las abejas introducidas en los nativos ecosistemas, *Anu. Rev. Ecol. sist.* 34, 1–26.
- Heinrich B. (1979) Termorregulación de africanos y Abejas europeas durante la búsqueda de alimento, el ataque y las salidas y retornos de la colmena, *J. Exp. Biol.* 80, 217–229.
- Hepburn HR, Radloff SE (1998) Abejas de África, Springer-Verlag.
- Morishita M. (1967) La variación estacional de la mantequilla. moscas en Kioto, en: Morishita M., Kira T. (Eds.), Estudio natural-ecológico Cyuokoronsha, Tokio, págs. 95–132 (en japonés).
- Nagamitsu T., Momose K., Inoue T., Roubik DW (1999) Preferencia en visitas a flores y partición en dietas de polen de abejas sin aguijón en una selva tropical asiática, *Res. Estallido. Ecol.* 41, 195–202.
- O'Rourke MK, Buchmann SL (1991) Estandarizado técnicas analíticas para polen recolectado por abejas, *Environ. Entomol.* 20, 507–513.
- Oldroyd B., Rinderer TE, Buco SM, Beaman LD (1993) Variación genética en las abejas melíferas para la distancia de alimentación preferida, *Anim. Comportamiento* 45, 323–332.
- Palacios-Chávez R., Ludlow-Wiechers B., Villanueva-GR (1992) Flora palinológica de la reserva de la biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, México. Quintana Roo, México: Centro de Investigaciones Quintanroenses.
- Peterson AT (2003) Predicción de la geografía de los cics invasiones a través de modelos de nichos ecológicos, *Q. Rev. Biol.* 78, 419–433.
- Ramalho M., Kleinert-Giovannini A., Imperatriz-Fonseca VL (1990) Plantas apícolas importantes para las abejas sin aguijón (*Meliponay* Trigonini) y abejas africanizadas (*Apis mellifera*) en hábitats neotropicales: una revisión, *Apidologie* 21, 469–488.
- Ratnieks FLW, Piery M., Cuadriello I. (1991) El nido natural de la abeja melífera africanizada (Hymenoptera, Apidae) cerca de Tapachula, Chiapas, México, *Can. Entomol.* 123, 353–359.
- Ricciardelli D'Albore G., Owusu M. (1994) Apicultoring y espectros de polen de algunas mieles de Ghana, *Proc. V Int. Conf. sobre Apicultura en Climas Tropicales, Trinidad y Tobago*, 1992, IBRA, Cardiff, Reino Unido, pp. 106–109.
- Rosenzweig M. (1995) Diversidad de especies en el espacio y tiempo, Cambridge, Nueva York, EE.UU.
- Roubik DW (1978) Interacciones competitivas entre polinizadores neotropicales y abejas africanizadas, *Science* 201, 1030–1032.
- Roubik DW (1983) Estudio comunitario experimental ies: pruebas de series temporales de competencia entre abejas africanas y neotropicales, *Ecology* 64, 971–978.
- Roubik DW (1988) Una visión general de los honores africanizados poblaciones de abejas: reproducción, dieta y competencia, en: Needham G., Page RE Jr., Delfinado-Baker M. (Eds.), *Africanized honeybees and bee mites*, E. Horwood, Chichester, United Kingdom, págs. 45–54 .
- Roubik DW (1989) *Ecología e Historia Natural de Abejas tropicales*, Cambridge, Nueva York.
- Roubik DW (1992) Nichos sueltos en comunidades tropicales. nidades: ¿por qué hay tantos árboles y tan pocas abejas? en: Hunter MD, Ohgushi T., Price PW (Eds.), *Efectos de la distribución de recursos en las interacciones entre animales y plantas*, Academic, San Diego, pp. 327–354.
- Roubik DW (1996a) Midiendo el significado de la honradez eybees, en: Matheson A., Buchmann SL, O'Toole C., Westrich P., Williams IH (Eds.), *La conservación de las abejas*, Academic, Londres, págs. 163–172.
- Roubik DW (1996b) Las abejas africanas como exóticas polinizadores en la Guayana Francesa, en: Matheson A., Buchmann SL, O'Toole C., Westrich P., Williams IH (Eds.), *La conservación de las abejas*, Academic, Londres, págs. 173–182.

- Roubik DW (2002a) El valor de las abejas para el café cosecha, *Naturaleza* 417, 708.
- Roubik DW (2002b) Aumento de abejas africanas salvajes Rendimiento del café neotropical, en: Kevan PG, Imperatriz-Fonseca VL (Eds.), *Abejas polinizadoras: el vínculo de conservación entre la agricultura y la naturaleza*, Ministerio del Medio Ambiente, Brasilia, Brasil, págs. 255-266.
- Roubik DW (2005) Abejas melíferas en Borneo, en: Roubik DW, Sakai S., Hamid A. (Eds.), *La ecología de la polinización y la selva tropical*, Springer-Verlag, Nueva York, págs. 212-224.
- Roubik DW, Moreno JE (1991) Polen y esporas de Isla Barro Colorado, *Monogr. sist. Bot.* 38. Jardín Botánico de Missouri, St Louis, Missouri.
- Roubik DW, Wolda H. (2001) *Compite cariño-importan las abejas? Dinámica y abundancia de abejas nativas antes y después de la invasión de abejas*, *Pop. Ecol.* 43, 53-62.
- Roubik DW, Schmalzel R., Moreno E. (1984) Estudio apibotánico de Panamá: cosecha y fuentes de polen y nectar usados por *Apis mellifera* sus patrones estacionales y anuales. Organismo internacional regional de sanidad agropecuaria (San Salvador, El Salvador), *Bol. Tec.* n° 24, 73 pág.
- Roubik DW, Moreno JE, Vergara C., Wittmann D. (1986) Competencia alimentaria esporádica con la abeja melífera africana: impacto proyectado en las abejas sociales neotropicales, *J. Trop. Ecol.* 2, 97-111.
- Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS, Lodge DM et al. (2001) La biología de la población de especies invasoras, *Annu. Rev. Ecol. sist.* 32, 305-332.
- Seeley TD (1985) *Ecología de abejas*, Universidad de Princeton Versity Press, Princeton.
- Silveira FA (1991) Influencia del volumen del grano de polen sobre la estimación de la importancia relativa de su origen para las abejas, *Apidologie* 22, 495-502.
- Smith FG (1956) *Botánica de abejas en Tanganyika*, Ph.D. Tesis, Universidad de Aberdeen, Reino Unido, 174 p.
- Southwick EE, Roubik DW, Williams JM (1990) Balance energético comparativo en grupos de abejas melíferas africanizadas y europeas: implicaciones ecológicas, *Comp. Bioquímica Fisiol. A* 97, 1-7.
- Southwood TRE, Henderson PA (2000) *Ecológico métodos*, 3ª ed., Blackwell, Oxford.
- Spivak M. (1992) El éxito relativo de Africanized y abejas melíferas europeas en una variedad de zonas de vida en Costa Rica, *J. Appl. Ecol.* 29, 150-162.
- Steffan-Dewenter I., Tscharnkte T. (2000) Recurso superposición y posible competencia entre las abejas melíferas y las abejas silvestres en Europa central, *Oecologia* 122, 288-296.
- Stockmarr J. (1971) Tabletas con esporas usadas en abso-análisis de polen de laúd, *Pollen Spores* 13, 615-621.
- Tokeshi M. (1999) *Coexistencia de especies*, Blackwell, Cambridge.
- Villanueva-GR (1984) Plantas de importancia apícola en el ejido de Plan del Río, Veracruz, México, *Biotica* 9, 279-340.
- Villanueva-GR (1994) Fuentes de néctar de Europa y abejas africanizadas (*Apis mellifera*.) en la península de Yucatán, México, *J. Apic. Res.* 33, 44-58.
- Villanueva-GR (1999) Fuentes de polen de Europa y abejas africanizadas en el este de la península de Yucatán, México, *J. Apic. Res.* 38, 105-111.
- Villanueva-GR (2002) Plantas políferas y for-estrategias de envejecimiento de *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) en la península de Yucatán, México, *Rev. Biol. trop.* 50, 1035-1044.
- Wilms W., Imperatriz-Fonseca VL, Engels W. (1996) La partición de recursos entre abejas altamente eusociales y el posible impacto de la abeja melífera africanizada introducida en las abejas nativas sin aguijón en la selva tropical atlántica brasileña, *Stud. Neotrop. Entorno Faunístico.* 31, 137-151.