

Diversidad de abejas en España, tendencia de las poblaciones y medidas para su conservación (Hymenoptera, Apoidea, Anthophila)

F.J. Ortiz-Sánchez^{1,*}, L.O. Aguado Martín², C. Ornosá³

- (1) Grupo de Investigación "Transferencia de I+D en el Área de Recursos Naturales". Universidad de Almería. Ctra. de Sacramento s/n. E-04120 La Cañada (Almería), España
(2) Andrena Iniciativas y Estudios Medioambientales S.L. C/ Gabilondo, 16bis, 2ºA. E-47007 Valladolid, España.
(3) Departamento de Biodiversidad, Ecología y Evolución. Facultad de Biología. Universidad Complutense. C/ José Antonio Nováis, 12. E-28040 Madrid, España.

* Autor de correspondencia: F. J. Ortiz-Sánchez [fjortiz@ual.es]

> Recibido el 25 de octubre de 2016 - Aceptado el 14 de mayo de 2018

Ortiz-Sánchez, F.J., Aguado Martín, L.O., Ornosá, C. 2018. Diversidad de abejas en España, tendencia de las poblaciones y medidas para su conservación (Hymenoptera, Apoidea, Anthophila). *Ecosistemas* 27(2): 3-8. Doi.: 10.7818/ECOS.1315

Las abejas pertenecen al orden Hymenoptera, superfamilia Apoidea y constituyen el grupo monofilético Anthophila, que apareció a partir de avispas esfecoideas. Existen unas 20 000 especies en todo el mundo, 3370 en la región Paleártica occidental y casi 2000 en Europa. La cuenca mediterránea es una de las áreas con una mayor diversidad de abejas, y en España se han citado más de 1100 especies. Hay seis familias de abejas en Europa con tamaños e historias de vida contrastadas. Distintas especies presentan diferentes grados de organización social, desde solitarias hasta eusociales, pasando por especies parásitas. En su conjunto, las abejas anidan en una amplia gama de sustratos y materiales (suelo, rocas, madera, tallos de plantas). Las hembras recolectan grandes cantidades de néctar y polen para aprovisionar los nidos y alimentar a su progenie. Debido a esto y a su elevada eficacia polinizadora tanto de plantas silvestres como cultivadas, las abejas son una piedra angular en el funcionamiento de los ecosistemas terrestres. Se sabe muy poco sobre las tendencias poblacionales y el estatus de conservación de la mayoría de las especies.

Palabras clave: abejas; España; diversidad; tendencia de poblaciones; conservación

Ortiz-Sánchez, F.J., Aguado Martín, L.O., Ornosá, C. 2018. Bee diversity in Spain. Population trend and conservation measures (Hymenoptera, Apoidea, Anthophila). *Ecosistemas* 27(2): 3-8. Doi.: 10.7818/ECOS.1315

Bees belong to the order Hymenoptera, superfamily Apoidea, and constitute the monophyletic group Anthophila, originating from sphecoid wasps. There are about 20 000 species described in the world, 3370 in the western Palearctic and nearly 2000 in Europe. The Mediterranean basin is one of the areas with the richest diversity of bees, and in Spain more than 1100 species have been recorded. There are six families of bees in Europe with contrasting body sizes and life histories. Different species show different levels of social organization, from solitary to eusocial, including some parasitic species. Bees can nest in a variety of substrates (soil, rocks, wood, stems). Females collect large amounts of nectar and pollen to provision their nests with food for their offspring. This, together with their high pollinating effectiveness on many wild and cultivated plants, makes bees a key-stone group in the functioning of terrestrial ecosystems. Information on the population trends and conservation status is lacking for most species.

Key words: bees; Spain; diversity; population trends; conservation

Introducción: generalidades sobre las abejas

Cuando las primeras angiospermas aparecieron hace unos 140 millones de años; los insectos rápidamente comenzaron a ocupar ese nuevo nicho que eran las flores (Engel 2001; Grimaldi y Engel 2005), de forma tan eficiente que la relación mutua entre las plantas con flores y los polinizadores dirigió, en gran medida, la evolución y la radiación de estos grupos, convirtiéndolos en las dos líneas terrestres más exitosas (Waser et al. 1996).

Las abejas pertenecen al orden Hymenoptera, suborden Apoicrita, infraorden Aculeata y forman parte de la superfamilia Apoidea (Engel 2001; Aguiar et al. 2013), constituyendo un grupo monofilético, Anthophila (Ascher y Pickering 2016), con una edad de unos 120 millones de años y que actualmente presenta unas 20 000 especies descritas (Michener 2007; Ascher y Pickering 2016). Su origen más probable estaría en algún grupo de avispas que, según

Michener (2007), consideraríamos esfecoformas si existieran actualmente. Las abejas se presentan en todo el mundo, en todos los continentes y hábitats, allá donde se encuentren flores. Ollerton et al. (2011) estimaron que el 87.5 % de todas las angiospermas requieren polinización zoógama y las abejas serían los polinizadores más importantes en la mayoría de los ecosistemas.

Diversidad de abejas en Europa y España

En la región Paleártica occidental existen unas 3370 especies de abejas (Kuhlmann et al. 2016), de las cuales 1942 están presentes en Europa (Nieto et al. 2014). Las seis familias presentes en la fauna europea (sólo falta la Stenotritidae, exclusiva de Australia; Michener 2007) están representadas de la siguiente manera: Colletidae (146 especies), Andrenidae (465), Halictidae (314), Melittidae (37), Megachilidae (442), Apidae (561).

La alta diversidad de la fauna de abejas de Europa se explica parcialmente por la presencia de áreas con clima mediterráneo, el cual aporta las condiciones óptimas para la mencionada diversidad (Michener 1979). De hecho, en nuestro continente, la diversidad aumenta de norte a sur, siendo máxima en la cuenca mediterránea. También es importante el hecho de que la investigación en nuestro continente se remonta a tres siglos atrás, lo que ha permitido que el conocimiento esté muy adelantado y completo.

Existen unas 400 especies endémicas de Europa; muchas de ellas se encuentran en hábitats montañosos restringidos, como los Alpes, Sierra Nevada, islas como las Baleares, Córcega, Creta, Sicilia, e incluso ambientes áridos como el sureste español (Piñero et al. 2011). Las penínsulas mediterráneas (Iberia, Italia y Grecia) también son áreas con un grado muy alto de endemismos (Niето et al. 2014).

La península ibérica es, por su condición mediterránea y su proximidad al continente africano, uno de los lugares con una mayor diversidad de abejas del mundo (Michener 2007; Niето et al. 2014). En un reciente trabajo se ha relacionado todos los taxones citados hasta el momento y el número de especies de España ibero-baleares es algo superior a 1100. A esta cifra cabe añadir algunas especies exclusivas de Portugal más los nuevos hallazgos de los últimos años (Ortiz-Sánchez 2011). Esta gran diversidad de abejas está asociada al gran número de especies de angiospermas presentes en la península ibérica (6953 especies) (Aguado Martín et al. 2015).

Historia Natural de las Abejas

En su proceso evolutivo, las abejas se desprendieron del hábito depredador de sus antecesores para pasar a alimentarse de polen, el néctar y, menos comúnmente, los aceites florales. Además, unas pocas especies recolectan aromas florales como atraerentes sexuales (Danforth et al. 2006). Las abejas adultas consumen néctar y pequeñas cantidades de polen (Cane 2006). Las hembras recolectan además grandes cantidades de ambos recursos para alimentar a las larvas. A diferencia de otros grupos de polinizadores, el polen constituye la fuente exclusiva de proteína para la descendencia.

Algunas especies muestran especialización polínica, restringiendo la recolección de polen a plantas emparentadas estrechamente, mientras que otros son generalistas, explotando un amplio rango de familias de plantas (Waser et al. 1996; Dötterl y Vereecken 2010; Willmer 2011). Los términos que describen los diferentes grados de especialización son: monolectia (un género de plantas), oligolectia (una familia) y poliolectia (varias familias) (Cane y Sipes 2006).

En nuestra fauna se han descrito varios casos concretos de monolectia. Por ejemplo, en el suroeste, el Andrénido *Flavipanurgus venustus* (Erichson, 1835) está completamente ligado a *Cistus crispus* (González-Varo et al. 2016); en el norte, el Ápido *Bombus gers-taeckeri* (Morawitz, 1881) se alimenta casi exclusivamente de plantas del género *Aconitum* (Ornosa y Castro 2011). El alto grado de dependencia las hace mucho más vulnerables frente a las perturbaciones. Por otro lado, la posesión de mecanismos específicos para acceder al néctar y al polen les supone una ventaja frente a otros polinizadores, reduciendo la competencia. Las especies generalistas, en cambio, explotan los recursos de forma mucho más extensa, lo que les permite soportar mejor las adversidades, pero compiten entre ellas (Willmer 2011).

Las abejas poseen un aparato bucal de tipo masticador-lamador, en el que destaca la glosa (o "lengua"), que les permite extraer el néctar de las flores. La longitud de la glosa ha conducido a una diferenciación entre abejas de "lengua corta" (Colletidae, Andrenidae y Halictidae), que constituirían un grupo parafilético, y abejas de "lengua larga" (Melittidae, Megachilidae y Apidae), grupo holofilético derivado del anterior (Michener 2007; Danforth et al. 2006, 2013).

Además de recolectar alimento para sus larvas, las hembras de algunas especies de abejas recogen diversos materiales para construir sus nidos en cavidades o en el suelo (Müller 2011). Estos materiales, que a veces se mezclan con saliva, pueden ser resina, barro, trozos de hojas, pétalos y tricomas, según las especies (Wcislo y Cane 1996). Las hembras de *Megachile* (Latreille, 1802) usan recortes circulares de hojas y pétalos para forrar las celdillas de cría y las de *Osmia* (Panzer, 1806), hojas masticadas y barro para tapar el nido.

Las hembras, o las reinas en el caso de las especies sociales, ponen huevos blanquecinos, alargados, en el interior de las celdas que constituyen los nidos. El desarrollo embrionario dura de tres a cinco días. La larva pasa por cuatro o, más frecuentemente, cinco estadios. En algunos géneros, las larvas de último estadio tejen un capullo en el que se produce la pupación. La emergencia de los imagos se produce en primavera, temprano en el caso de las reinas de los abejorros, o más tarde hasta en el mes de junio o julio, como en ciertos Melítidos, Andrénidos o Halíctidos; incluso a finales de verano o en pleno otoño, como en algunos Megaquílicos y Colétidos.

Dentro de las abejas, existen especies solitarias (en torno al 75% del total), especies con varios grados de complejidad social (10 %) y especies parásitas (parásitas sociales y cleptoparásitas; 15 %) (Danforth et al. 2013). En las especies solitarias cada hembra construye un nido o una serie de ellos, lo aprovisiona con polen amasado con néctar y finalmente pone los huevos, pero nunca tiene contacto con la descendencia, es decir, no existe el cuidado parental.

Las especies sociales forman colonias que están compuestas por individuos con generaciones que se solapan en el tiempo, cuidado cooperativo de la crías y división de tareas (Michener 1974). En estas colonias sólo un pequeño número de individuos ponen la mayoría de los huevos. Los demás individuos son estériles o bien ponen huevos no fertilizados que producen machos y básicamente se dedican al cuidado de la descendencia (Holmes et al. 2014). Las especies sociales están incluidas en dos familias, los Halictidae y los Apidae. Los géneros *Halictus*, Latreille, 1804 y *Lasioglossum*, Curtis, 1833, (Halictidae), presentan tanto especies solitarias como sociales (Danforth et al. 2003; Wilson y Holdobler 2005; Gibbs et al. 2012). Las especies sociales primitivas (*Halictus*, *Lasioglossum*, *Bombus*, Latreille, 1802) forman colonias anuales poco populosas con escasa diferenciación morfológica. El comportamiento social más complejo (eusocial avanzado) se da en las abejas de la miel (*Apis*, Linnaeus, 1758) y las abejas sin aguijón tropicales y subtropicales (Apidae, Meliponini). Estas especies forman sociedades permanentes, compuestas por miles de individuos y con castas morfológicamente diferenciadas. La historia evolutiva del comportamiento social en abejas no está completamente resuelta (Michener 2007; Danforth et al. 2006, 2013).

Las abejas parásitas ponen sus huevos en los nidos de otras especies. Se trata de especies parásitas sociales (subgénero *Psithyrus* (Lepelletier, 1833) del género *Bombus*) o bien cleptoparásitas (o "abejas cuco", géneros *Nomada* (Scopoli, 1770), *Coe-lioxys* (Latreille, 1809), *Dioxys* (Lepelletier y Serville, 1825), etc.). En Europa, tres familias de abejas incluyen algún género con especies cleptoparásitas: Halictidae, Megachilidae y Apidae. Las "abejas cuco" son muy variables en su espectro de especies hospedadoras: algunas están ligadas exclusivamente a una especie, mientras que otras tienen dos o más hospedadoras (Bogusch et al. 2006; Habermannová et al. 2013).

En relación con el comportamiento de nidificación, aproximadamente la mitad de las especies de abejas excavan sus nidos en el suelo (Michener 2007). Tanto la textura del suelo como la exposición al sol y la pendiente pueden ser factores importantes a la hora de determinar el lugar de anidamiento (Potts et al. 2005). Entre las especies no excavadoras, algunas abren sus galerías en plantas (por ejemplo, en tallos y madera como los géneros *Ceratina* (Latreille, 1802) y *Xylocopa* (Latreille, 1802)), mientras que otras lo hacen en grietas de las rocas, o nidos abandonados. Otras especies construyen nidos con barro ("abejas alfareras"), con resina o

fibras. Por ejemplo, *Chalicodoma parietina* (Geoffroy in Fourcroy, 1785) construye celdas con barro seco en rocas o paredes. En *Icteranthidium* (Michener, 1948) y *Anthidiellum* (Cockerell, 1904) las hembras recogen resina de las coníferas para construir las celdillas y las adhieren a un soporte que ellas mismas hacen con materiales minerales o vegetales. Finalmente, muchos Megachilidae y Apidae anidan en una variedad de cavidades preexistentes, bien hechas naturalmente o creadas por algún otro organismo. Algunas especies anidan en conchas de gasterópodos vacías (*Osmia bicolor* (Schrank, 1781), *Osmia aurulenta* (Panzer, 1799), algunos Anthidiini (Dusmet 1908; Bosch et al. 1993). Muchas especies de *Bombus* (Latreille, 1802) anidan en cavidades mucho mayores; *Bombus terrestris* (Linnaeus, 1758), por ejemplo, puede anidar en nidos de ratones abandonados; *B. hypnorum* (Linnaeus, 1758) a menudo lo hace en antiguos nidos de pájaros en huecos de los árboles; otras especies, llamadas cardadoras, tales como *B. pascuorum* (Scopoli, 1763) o *B. muscorum* (Linnaeus, 1758) anidan en acumulaciones de desechos vegetales secos sobre la superficie del suelo.

La importancia de las abejas en la polinización

La ubicuidad de las abejas y su estrecha asociación con las plantas en flor hace de su papel en la polinización una piedra angular en la dinámica de los ecosistemas tanto silvestres como agrícolas, siendo los mejores y principales polinizadores de la mayoría de las angiospermas (Ollerton et al. 2011; Willmer 2011). Además, las abejas, tanto las gestionadas como las silvestres, contribuyen muy significativamente a la polinización de un amplio abanico de cultivos proporcionando un valioso servicio ecosistémico (Kremen et al. 2002; Morandin y Winston 2005; Greenleaf y Kremen 2006; Winfree et al. 2007, 2008), cuantificado en miles de millones de euros (Gallai et al. 2009; FAO 2008, 2015). La producción del 84% de las plantas cultivadas (incluyendo 90 de las 100 principales) son polinizadas por abejas y abejorros (Williams 1994; Losey y Vaughan 2006). Mejorar la polinización de los cultivos puede conducir no sólo a incrementos de la producción, sino también a una mejor calidad y durabilidad de los frutos (Klatt et al. 2014; Garrat et al. 2014; Garibaldi et al. 2011).

La diversidad de abejas también es importante ya que, como estudios recientes muestran, las especies silvestres son responsables de una parte del servicio de polinización mucho mayor que el que tradicionalmente se les había atribuido (Winfree et al. 2008; Breeze et al. 2011; Garibaldi et al. 2013). Además, algunas plantas cultivadas sólo pueden ser polinizadas por un número muy bajo de especies (Klein et al. 2007). Por lo tanto, la pérdida de diversidad de abejas puede conducir a una reducción de la variedad de productos agrícolas vegetales.

El manejo de diferentes especies de abejas para su explotación en agricultura permite mayor disponibilidad y rentabilidad. Abejorros, abejas de la miel y algunos Megaquílicos y Halíctidos se utilizan desde hace años en distintas partes del mundo (James y Pitts-Singer 2008).

Estatus y medidas de conservación

En conjunto, el 9.2 % de las especies de abejas de Europa se consideran como amenazadas y un 5.2 % como casi amenazadas. Sin embargo, el 56.7 % de las especies han sido clasificadas como "datos insuficientes" (DD en lo sucesivo), con lo que es probable que el número real de especies amenazadas sea mucho más alto (Nieto et al. 2014). De las especies amenazadas, un alto porcentaje (20.4 %) son endémicas de Europa, sobre todo Central y Meridional (Nieto et al. 2014). Respecto a la fauna española, en la Lista Roja de las Abejas de Europa (Nieto et al. 2014) se calcula que el 2.6 % de las especies están amenazadas según el conocimiento actual, si bien el número será probablemente mayor cuando se revisen muchas de las actualmente evaluadas como DD.

Existen en Europa distintas Listas Rojas y Atlas de Abejas Amenazadas (Nieto et al. 2014). Centrándonos en España, la primera

especie de abeja que fue incluida en una de estas Listas Rojas fue *Bombus reinigiellus* (Rasmont, 1983), abejorro endémico de Sierra Nevada (Ortiz-Sánchez y Ormosa 2004; Barea Azcón et al. 2008). Ésta y otras especies han sido recogidas en sucesivos Libros Rojos y Atlas de la fauna de España (Verdú y Galante 2006, 2009; Verdú et al. 2011). Otros trabajos relevantes sobre el estado de conservación de las abejas en España incluyen Ortiz-Sánchez, et al. 2013; Vargas et al. 2013 y Herrera et al. 2014.

Entre las especies amenazadas a nivel ibérico se hallan con la categoría de En Peligro (UICN): *Bombus confusus*, (Schenck, 1861), *Bombus flavidus* (Eversmann, 1852), *Bombus mendax* (Gerstaecker, 1869) y *Bombus reinigiellus*, especie que también tiene la misma categoría en el territorio andaluz, y como Vulnerables *Bombus gerstaeckeri* (Morawitz, 1881), *Bombus inexpectatus* (Tkalcu, 1963). *Bombus cullumanus* (Kirby, 1802) y *Colletes schmidi* (Noskiewicz, 1962), que igualmente tiene la misma categoría regional en Andalucía (Ormosa 2011; Ormosa y Castro 2011; Ormosa y Ortiz-Sánchez 2009, 2011; Ormosa y Torres 2009a, 2009b, 2011). Asimismo, en el Libro Rojo de Invertebrados de Andalucía están incluidas con la categoría de Vulnerable: *Bombus lapidarius* (Linnaeus, 1758), *Colletes carinatus* (Radoszkowski, 1891), *Colletes escalerai* (Noskiewicz, 1936), *Colletes schmidi* (Noskiewicz, 1962) e *Hylaeus teruelus* (Warncke, 1981) (Ormosa y Ortiz-Sánchez 2008; Ortiz-Sánchez y Ormosa 2008a, 2008b, 2008c, 2008d).

Las acciones para favorecer la conservación de las abejas están relacionadas con la expansión de recursos florales y de lugares de refugio y anidamiento. La UE y sus países miembros están obligados a conservar la biodiversidad por distintos tratados, como la Convención de Berna de 1979 y la de la Diversidad Biológica de 1992. Existen acciones concretas emprendidas en Estados Unidos (Pollinator Health Task Force 2016) y en Europa hay que destacar las iniciativas del Reino Unido o Irlanda (Hall et al. 2016). También hay iniciativas del sector privado como la "Operation Pollinator", que está centrada en la conservación de los lindes de caminos y márgenes de cultivos (Aguado Martín et al. 2015). En principio, la declaración de áreas protegidas y los esquemas agro-medioambientales son contemplados como estrategias complementarias de mitigación para los polinizadores (Wickens et al. 2013).

La conservación de las abejas se puede abordar desde distintos enfoques. El primero consiste en la conservación directa de las especies. Para ello es necesario fomentar la presencia de abejas en el medio silvestre, áreas agrícolas y ciudades. En principio, se debe atender la premisa básica de que un aumento en la disponibilidad de flores supone un incremento en la abundancia y diversidad de abejas (Vrdoljak et al. 2016). Para sensibilizar a la población sobre la necesidad de conservar las abejas también hay que difundir los beneficios que las abejas proporcionan al Hombre, tanto directos (productos apícolas) como, más importante, indirectos (polinización). Iniciativas como la colocación de nidos artificiales y colmenas de observación en lugares públicos como parques o centros educativos (Aguado Martín et al. 2015) tienen un papel didáctico muy importante en este aspecto. Finalmente, para conservar las abejas, se requiere desarrollar medidas y legislación que eviten ataques a las especies más sensibles, así como regular el comercio internacional de especies.

El segundo enfoque consiste en la conservación de los hábitats. Se trata de conservar los lugares que mantienen altas diversidades y endemismos de abejas. En este sentido, se debe potenciar la coordinación que favorezca los trabajos de protección y restauración de las redes ecológicas existentes (por ejemplo, Natura 2000). Incluso las ciudades pueden llegar a ser refugios para los polinizadores, como se ha visto, por ejemplo, en Alemania (Saure et al. 1998), Reino Unido (Baldock et al. 2015), Australia (Threlfall et al. 2015), Costa Rica (Frankie et al. 2013), Canadá (Tommasi et al. 2004), Estados Unidos (Pawelek et al. 2009) o España (Torres et al. 1989; Ortiz-Sánchez 1995).

Son especialmente importantes las estrategias agroambientales destinadas a implementar técnicas de cultivo que respeten e incluso aumenten los sustratos de anidamiento de las abejas entre cultivos

y vías de comunicación, así como planificación del respeto de la flora silvestre o incluso el repoblamiento de los bordes de caminos y cultivos (Sánchez et al. 2014; Aguado Martín et al. 2015; Lüscher et al. 2016). Asimismo, el fomento de las plantaciones en mosaico, la reducción del empleo de pesticidas y la adopción de estrategias de Control Integrado de Plagas y la ampliación de la superficie dedicada a la agricultura ecológica son fundamentales para favorecer la diversidad de abejas. En este sentido, es muy importante mejorar la educación ambiental impartida a los agricultores.

Por último, es necesario impulsar el conocimiento sobre las abejas. Concretamente, se debe apoyar la investigación sobre sistemática y taxonomía, con el fin de llegar al completo conocimiento de las especies de abejas y poder hacer un seguimiento de su disminución o expansión (Le Féon et al. 2016), así como ampliar la disponibilidad de taxónomos y de herramientas de identificación (publicaciones, aplicaciones informáticas). También es importante digitalizar los fondos de las colecciones existentes para poner los datos a disposición del mayor abanico de destinatarios e interesados en la conservación de las abejas, así como establecer una base de datos a nivel europeo de las especies de abejas.

Referencias

- Aguado Martín, L.O., Fereres Castiel, A., Viñuela Sandoval, E. 2015. *Guía de campo de los polinizadores de España*. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid, España. 340 pp.
- Aguiar, A., Deans, A., Engel, M., Forshage, M., Huber, J., Jennings, J., et al. 2013. Order Hymenoptera. En: Zhang, Z.Q. (ed.) *Animal Biodiversity: An outline of higherlevel classification and survey of taxonomic richness* (Addenda 2013). Zootaxa 3703: 5162-2013.
- Ascher, J.S., Pickering, J. 2016. Discover Life bee species guide and world checklist (Hymenoptera: Anthophila). http://www.discoverlife.org/mp/20q?guide=Apoidea_species [Consultado 2016/07/25].
- Baldock, K.C.R., Goddard, M.A., Hicks, D.M., Kunin, W.E., Mitschunas, N., Osgathorpe, L.M., Potts, S.G., Robertson, K.M., Scott, A.V., Stone, G.N., Vaughan, I.P., Memmott, J. 2015. Where is the UK's pollinator biodiversity? The importance of urban areas for flower-visiting insects. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences* 282 (1803) DOI: 10.1098/rspb.2014.2849.
- Barea-Azcón, J.M., Ballesteros-Duperón, E. Moreno, D. (coords.) 2008. *Libro Rojo de los Invertebrados de Andalucía*. 4 Tomos. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla, España. 1430 pp.
- Bogusch, P., Kratochvíl, L., Straka, J. 2006. Generalist cuckoo bees (Hymenoptera: Apoidea: Sphecodes) are species-specialist at the individual level. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60 (2): 422-429.
- Bosch, J., Vicens, N., Blas, M. 1993. Análisis de los nidos de algunos Megachilidae nidificantes en cavidades preestablecidas (Hymenoptera, Apoidea). *Orsis* 8: 53-63.
- Breeze, T.D., Bailey, A.P., Balcombe, K.G., Potts, S.G. 2011. Pollination services in the UK: How important are honeybees? *Agriculture, Ecosystems and Environment* 142: 137-143.
- Cane, J.H. 2006. Adult pollen diet essential for egg maturation by a solitary *Osmia* bee. *Journal of Insect Physiology* 95: 105-109.
- Cane, J.H., Sipes, S. 2006. Floral specialization by bees: analytical methodologies and a revised lexicon for oligolecty. Pp: 99-122. En: Waser, N., Ollerton, J. (eds.). *Plant-Pollinator Interactions: From Specialization to Generalization*. University of Chicago Press. Chicago, Estados Unidos.
- Danforth, B.N., Conway, L., Ji, S. 2003. Phylogeny of eusocial *Lasioglossum* reveals multiple losses of eusociality within a primitively eusocial clade of bees (Hymenoptera: Halictidae). *Systematic Biology* 52: 23-36.
- Danforth, B.N., Sipes, S., Fang, J., Brady, S.G. 2006. The history of early bee diversification based on five genes plus morphology. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103 (41): 15118-15123.
- Danforth, B.N., Cardinal, S.C., Praz, Z., Almeida, E., Michez, D. 2013. Impact of molecular data on our understanding of bee phylogeny and evolution. *Annual Review of Entomology* 58: 57-78.
- Dötterl, S., Vereecken, N.J. 2010. The chemical ecology and evolution of bee-flower interactions: a review and perspectives. *Canadian Journal of Zoology* 88: 668-697.
- Dusmet, J.M. 1908. Los Ápidos de España. III. Gén. *Anthidium*. *Memorias de la Real Sociedad española de Historia Natural* 5: 153-214.
- Engel, M.S. 2001. A monograph of the Baltic amber bees and evolution of the Apoidea (Hymenoptera). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 259: 1-192.
- FAO (Ed.). 2008. *Initial survey of good pollination practices*. Tools for conservation and use of pollination services. Pollination services for sustainable agriculture. FAO, Roma, Italia. 143 pp.
- FAO (Ed.). 2015. *Crops, weeds and pollinators understanding ecological interaction for better management*. Biodiversity and ecosystem services in agricultural production systems. FAO, Roma, Italia. 96 pp.
- Frankie, G.W., Vinson, S.B., Rizzardi, M.A., Griswold, T.L., Coville, R.E. Grayum, M.H., Martínez, L.E.S., Foltz-Sweat, J., Pawelek, J.C. 2013. Relationships of bees to host ornamental and weedy flowers in urban northwest Guanacaste Province, Costa Rica. *Journal of the Kansas Entomological Society* 86 (4): 325-351.
- Gallai, N., Salles, J.-M., Settele, J., Vaissière, B.E. 2009. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics* 68 (3): 810-821.
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Kremen, C., Morales, J.M., Bommarco, R., Cunningham, S., et al. 2011. Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecology Letters* 14: 1062-1072.
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M.A., Bommarco, R., Cunningham, S., et al. 2013. Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science* 340 (6127): 1608-1611.
- Garrat, M.P.D., Breeze, T.D., Jenner, N., Polce, C., Biesmeijer, J.C., Potts, S.G. 2014. Avoiding a bad apple: Insect pollination enhances fruit quality and economic value. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 184: 34-40.
- Gibbs, J., Brady, S.G., Kanda, K., Danforth, B.N. 2012. Phylogeny of halictine bees supports a shared origin of eusociality for *Halictus* and *Lasioglossum* (Apoidea: Anthophila: Halictidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65: 926-939.
- González-Varo, J.P., Ortiz-Sánchez, F.J., Vilà, M. 2016. Total bee dependence on one flower species despite available congeners of similar floral shape. *PLoS ONE* 11(9): e0163122.
- Greenleaf, S.S., Kremen, C. 2006. Wild bees enhance honey bees' pollination of hybrid sunflower. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103: 13890-13895.
- Grimaldi, D., Engel, M.S. 2005. *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press, Nueva York, Estados Unidos. 755 pp.
- Habermannová, J., Bogusch, P., Straka, J. 2013. Flexible host choice and common host switches in the evolution of generalist and specialist cuckoo bees (Anthophila: Sphecodes). *PLoS ONE* 8: e64537.
- Hall, D.M., Tonietto, R.K., Ollerton, J., Ahn, K., Arduser, M., Ascher, J.S., et al. 2016. The city as a refuge for insect pollinators. *Conservation Biology* 31(1):24-29.
- Herrera, J.M., Ploquin, E., Rodríguez-Pérez, J., Obeso, J.R. 2014. Determining habitat suitability for bumblebees in a mountain system: a baseline approach for testing the impact of climate change on species presence and abundance. *Journal of Biogeography* 41: 700-712.
- Holmes, M.J., Tan, K., Wang, Z., Oldroyd, B.P., Beekman, M. 2014. Why acquiesce? Worker reproductive parasitism in the Eastern honeybee (*Apis cerana*). *Journal of Evolutionary Biology* 27 (5): 939-949.
- James, R.R., Pitts-Singer, T.L. (eds). 2008. *Bee pollinator in agricultural Ecosystems*. Oxford University Press. Nueva York, Estados Unidos. 248 pp.
- Klatt, B.K., Klaus, F., Westphal, C., Tschamtkke, T. 2014. Enhancing crop shelf life with pollination. *Agriculture, Food Security* 2014, 3: 14.
- Klein, A.-M., Vaissiere, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Tschamtkke, T. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences* 274 (1608): 303-313.
- Kremen, C., Williams, N.M., Thorp, R.W. 2002. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99: 16812-16816.
- Kuhlmann, M., Ascher, J.S., Dathe, H.H., Ebmer, A.W., Hartmann, P., Michez, D., et al. 2016. *Checklist of the Western Palearctic Bees (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila)*. <http://westpalbees.myspecies.info> [Consultado 2016/07/25*].
- Le Féon, V., Henry, M., Guilbaud, L., Coiffait-Gombault, C., Dufrière, E., Kolodziejczyk, E., Kuhlmann, M., Requier, F., Vaissière, B.E. 2016. An expert-assisted citizen science program involving agricultural high schools provides national patterns on bee species assemblages. *Journal of Insect Conservation* 20(5): 905-918.

- Losey J.E., Vaughan, M., 2006. The economic value of ecological services provided by Insects. *BioScience* 56 (4): 311-323.
- Lüscher, G., Ammari, Y., Andriets, A., Angelova, S., Arndorfer, M., Bailey, D., et al. 2016. Farmland biodiversity and agricultural management on 237 farms in 13 European and two African regions. *Ecology* 97 (6). DOI: 10.1890/15-1985.1.
- Michener, C.D. 1974. *The social behavior of the bees; a comparative study*. Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, Estados Unidos. 404 pp.
- Michener, C.D. 1979. Biogeography of the bees. *Annals of The Missouri Botanical Garden* 66: 277-347.
- Michener, C.D. 2007. *The Bees of the World (2nd Ed.)*. The John Hopkins University Press. Baltimore and London, Estados Unidos y Reino Unido. xvi + 953 pp.
- Morandín, L.A., Winston, M.L. 2005. Wild bee abundance and seed production in conventional, organic, and genetically modified canola. *Ecological Applications* 15: 871-881.
- Müller, A. 2011. *Palaeartic Osmiine Bees*. ETH Zürich. <http://blogs.ethz.ch/osmiini> [Consultado 2016/07/25].
- Nieto, A., Roberts, S.P.M., Kemp, J., Rasmont, P., Kuhlmann, M., García Criado, M. et al. 2014. *European Red List of Bees*. Publication Office of The European Union. Luxemburgo. 84 pp.
- Ollerton, J., Tarrant, S., Winfree, R. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120: 321-326.
- Ornosa, C. 2011. *Bombus (Confusibombus) confusus* Schenck, 1861. En: Verdú, J. R., Numa, C., Galante, E. (eds). *Atlas y Libro Rojo de los Invertebrados amenazados de España (Especies Vulnerables)*, pp. 1174–1178. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal, Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino, Madrid, España.
- Ornosa, C., Castro, L. 2011. *Bombus (Megabombus) gerstaeckeri* Morawitz, 1881. En: Verdú, J.R., Numa, C., Galante, E. (eds). *Atlas y Libro Rojo de los Invertebrados amenazados de España (Especies Vulnerables)*, pp. 412–416. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal, Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino, Madrid, España.
- Ornosa C., Ortiz-Sánchez, F.J. 2008. *Bombus (Melanobombus) lapidarius decipiens* (Pérez, 1890). En: Barea-Azcón, J.M., Ballesteros-Duperón, E., Moreno D. (coords.), pp. 1190–1193. *Libro Rojo de los Invertebrados de Andalucía*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla, España.
- Ornosa, C., Ortiz-Sánchez, F.J. 2009. *Bombus (Megabombus) reinigiellus (Rasmont 1983)*. En: Verdú, J.R., Galante, E. (eds.). *Atlas de los Invertebrados de España (Especies En Peligro Crítico y En Peligro)*, pp. 156-159. Dirección general para la Biodiversidad, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.
- Ornosa, C., Ortiz-Sánchez, F.J. 2011. *Bombus (Cullumanobombus) cullumanus (Kirby, 1802)*. En: Verdú, J. R., Numa, C., Galante, E. (eds). *Atlas y Libro Rojo de los Invertebrados amenazados de España (Especies Vulnerables)*, pp. 408–411. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal, Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino, Madrid, España.
- Ornosa, C., Torres, F. 2009a. *Mendacibombus (Mendacibombus) mendax (Gerstaecker, 1869)*. En: Verdú, J.R., E. Galante (eds.). *Atlas de los Invertebrados de España (Especies En Peligro Crítico y En Peligro)*, pp. 160-164. Dirección general para la Biodiversidad, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.
- Ornosa, C., Torres, F. 2009b. *Psithyrus (Fernaldaepsithyrus) flavidus (Eversmann, 1852)*. En: Verdú, J.R., Galante, E. (eds.). *Atlas de los Invertebrados de España (Especies En Peligro Crítico y en Peligro)*, pp. 165-168. Dirección general para la Biodiversidad, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.
- Ornosa, C., Torres, F. 2011. *Bombus (Thoracobombus) inexpectatus (Tkalcu, 1963)*. En: Verdú, J. R., Numa, C., Galante, E. (eds). *Atlas y Libro Rojo de los Invertebrados amenazados de España (Especies Vulnerables)*, pp. 417–421. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal, Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino, Madrid, España.
- Ortiz-Sánchez, F.J. 1995. Diversity of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in several Spanish ecosystems. En: Banaszak, J. (ed.). *Changes in Fauna of Wild Bees in Europe*, pp. 147-163. Pedagogical University Press. Bydgoszcz, Polonia.
- Ortiz-Sánchez, F.J. 2011. Lista actualizada de las especies de abejas de España (Hymenoptera: Apoidea: Apiformes). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 49: 265-281.
- Ortiz-Sánchez, F.J., Ornosa, C. 2004. *Bombus (Megabombus) reinigiellus (Rasmont 1983)*. En: Ballesteros-Duperón, E., Barea-Azcón, J.M. (coords.). *Biodiversidad y conservación de Invertebrados continentales de Andalucía: especies protegidas y otras especies amenazadas*, pp. 125-128. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Granada, España.
- Ortiz-Sánchez, F.J., Ornosa, C. 2008a. *Colletes carinatus* Radoszkowski, 1891. En: Barea-Azcón, J.M., Ballesteros-Duperón, E. y Moreno D. (coords.). *Libro Rojo de los Invertebrados de Andalucía*, pp. 1194-1197. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla, España.
- Ortiz-Sánchez, F.J., Ornosa, C. 2008b. *Colletes escaleraei* Noskiewicz, 1936. En: Barea-Azcón, J.M., Ballesteros, E., Moreno D. (coords.). *Libro Rojo de los Invertebrados de Andalucía*, pp. 1198-1200. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla, España.
- Ortiz-Sánchez, F.J., Ornosa, C. 2008c. *Colletes schmidi* Noskiewicz, 1962. En: Barea-Azcón, J.M., Ballesteros-Duperón, E., Moreno D. (coords.). *Libro Rojo de los Invertebrados de Andalucía*, pp. 1201-1203. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla, España.
- Ortiz-Sánchez, F.J., Ornosa, C. 2008d. *Hylaeus teruelus (Warncke, 1981)*. En: Barea-Azcón, J.M., Ballesteros-Duperón, E., Moreno D. (coords.). *Libro Rojo de los Invertebrados de Andalucía*, pp. 1204-1206. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla, España.
- Ortiz-Sánchez, F.J., Ornosa, C., Torres, F. 2013. Las Abejas (Hymenoptera: Apoidea). En: Ruano, F., Tierno de Figueroa, M., Tinaut, A (eds.). *Los Insectos de Sierra Nevada. 200 años de historia*, Vol. 2: pp.374-390. Asociación Española de Entomología, España.
- Pawelek, J.C., Frankie, G.W., Thorp, R.W., Przybylski, M. 2009. Modification of a community garden to attract native bee pollinators in urban San Luis Obispo, California. *Cities and the Environment* 2 (1), art. 7, 20 pp.
- Piñero, F.S., Tinaut, A., Aguirre-Segura, A., Miñano, J., Lencina, J.L., Ortiz-Sánchez, F.J. 2011. Terrestrial arthropod fauna of arid areas of SE Spain: Diversity, biogeography, and conservation. *Journal of Arid Environments* 75: 1321-1332. DOI: 10.1016/j.aridenv. 2011.06.014.
- Pollinator Health Task Force 2016. *Pollinator Partnership Action Plan*. The White House, Washington, Estados Unidos. 24 pp.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Roberts, S., O'Toole, C., Dafni, A., Ne'eman, G., Willmer, P.G. 2005. Role of nesting resources in organizing diverse bee communities in a Mediterranean landscape. *Ecological Entomology* 30: 78-85.
- Sánchez, J.A., Carrasco, A., La-Spina, M., Ibáñez, H., Canomanuel, G., Ortiz-Sánchez, F.J., López, E., Lacasa, A. 2014. Edges of natural vegetation to increase the diversity of wild bees in agricultural field margins. *Landscape Management for Functional Biodiversity IOBC-WPRS Bulletin* 100: 117-121.
- Saure, C., Burger, F., Dathe, H.H. 1998. Die Bienenarten von Brandenburg und Berlin (Hym. Apidae). *Entomologische Nachrichten und Berichte* 42 (3): 155-166.
- Threlfall, C.G., Walker, K., Williams, N.S.G., Hahs, A.K., Mata, L., Stork, N., Livesley, S.J. 2015. The conservation value of urban green space habitats for Australian native bee communities. *Biological Conservation* 187: 240-248.
- Tommasi, D., Miro, A., Higo, H.A., Winston, M.L. 2004. Bee diversity and abundance in an urban setting. *The Canadian Entomologist* 136: 851-869.
- Torres, F., Gayubo, S.F., Asensio, E. 1989. Efecto de la presión urbana sobre abejas y avispas (Hymenoptera, Aculeata) en Salamanca. V: Superfamilia Apoidea. *Comunicaciones INIA, Serie Recursos Naturales* 52: 1-49.
- Vargas, P., Ornosa, C., Blanco-Pastor, J.L., Roma, Italiaro, D., Fernández-Mazuecos, M., Rodríguez-Gironés, M.A. 2013. En búsqueda de áreas de diversidad genética en Sierra Nevada: Análisis de plantas y abejas. En: Ramírez, L., Asensio, B. (eds.). *Proyectos de Investigación en Parques Nacionales: 2009-2012*, pp: 223-242. MAGRAMA. Organismo autónomo de Parques Nacionales. Madrid, España.
- Verdú, J.R., Galante, E. (eds.). 2006. *Libro Rojo de los Invertebrados de España*. Dirección General para la Biodiversidad, Ministerio de Medio Ambiente. Madrid, España. 211 pp.

- Verdú, J.R., Galante, E. (eds.). 2009. *Atlas de los Invertebrados Amenazados de España (Especies En Peligro Crítico y En Peligro)*. Dirección General para la Biodiversidad, Ministerio de Medio Ambiente. Madrid, España. 340 pp.
- Verdú, J.R., Numa, C., Galante, E. (eds.). 2011. *Atlas y Libro Rojo de los Invertebrados amenazados de España (Especies Vulnerables)*. Dirección General del Medio Natural y Política Forestal, Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino. Madrid, España. 1318 pp.
- Vrdoljak, S.M., Samways, M.J., Simaika, J.P. 2016. Pollinator conservation at the local scale: flower density, diversity and community structure increase flower visiting insect activity to mixed floral stands. *Journal of Insect Conservation* 20: 711-721.
- Waser, N.M., Chittka, L., Price, M.V., Williams, N.M., Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77 (4): 1043-1060.
- Wcislo, W.T., Cane, J.H. 1996. Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. *Annual Review of Entomology* 41: 257-286.
- Wickens, J., Roberts, S., Bailey, A., Potts, S.G. 2013. Exploring broad mitigation strategies for pollinators in agroecosystems. *Aspects of Applied Biology* 121: 221-226.
- Williams, I.H. 1994. The dependence of crop production within the European Union on pollination by honey bees. *Agricultural Zoology Reviews* 6: 229-257.
- Willmer, P. 2011. *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press. Woodstock, Oxfordshire, Reino Unido. 778 pp.
- Wilson, E.O., Holldobler, B. 2005. Eusociality: Origin and consequences. *PNAS* 102 (38): 13367-13371.
- Winfree, R., Williams, N.M., Dushoff, J., Kremen, C. 2007. Native bees provide insurance against ongoing honey bee losses. *Ecology Letters* 10: 1105-1113.
- Winfree, R., Williams, N.M., Gaines, H., Ascher, J.S., Kremen, C. 2008. Wild bee pollinators provide the majority of crop visitation across land-use gradients in New Jersey and Pennsylvania, USA. *Journal of Applied Ecology* 45: 793-802.