

# ESTRUCTURA FUNCIONAL Y PATRONES DE ESPECIALIZACIÓN EN LAS RELACIONES PLANTA-POLINIZADOR DE UN AGROECOSISTEMA EN EL VALLE DEL CAUCA, COLOMBIA

## Functional Structure and Patterns of Specialization in Plant-Pollinator Relationships of an Agroecosystem in Valle del Cauca, Colombia

Diana AGUADO<sup>1\*</sup>, Catalina GUTIÉRREZ-CHACÓN<sup>2</sup>, Marcia Carolina MUÑOZ<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Ciencias Naturales y Matemáticas, Pontificia Universidad Javeriana, Calle 18 n°. 118-250, Cali, Colombia.

<sup>2</sup>Wildlife Conservation Society – Programa Colombia, Av 5 Norte n°. 22 N – 11, Cali, Colombia.

<sup>3</sup>Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Calle 70 n°. 52 – 21, Medellín, Colombia.

\*For correspondence: diana.aguado@javerianacali.edu.co

Received: 28<sup>th</sup> June 2018, Returned for revision: 29<sup>th</sup> December 2018, Accepted: 19<sup>th</sup> February 2019.

Associate Editor: Nubia E. Matta.

**Citation/Citar este artículo como:** Aguado D, Gutiérrez-Chacón C, Muñoz MC. Estructura funcional y patrones de especialización en las relaciones planta-polinizador de un agroecosistema en el Valle del Cauca, Colombia. Acta biol. Colomb. 2019;24(2):331-342. DOI: <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v24n2.73177>

### RESUMEN

Los himenópteros son los principales polinizadores de los sistemas agrícolas y juegan un papel clave en la producción de alimentos. Sin embargo, poco se ha estudiado sobre las redes de polinización y la dependencia de las plantas a polinizadores en agroecosistemas tropicales. El objetivo de este estudio fue describir la red de polinizadores asociada a un agroecosistema y evaluar la influencia de los rasgos morfológicos de las especies en la polinización. El estudio se realizó en un agroecosistema en el Valle del Cauca, Colombia. Entre enero y febrero del 2017 se emplearon 96 h de observación y se cuantificaron las interacciones entre polinizadores y flores; se estimó la duración promedio de visita por polinizador, se registró la abundancia floral y se midieron los principales rasgos morfológicos de plantas y polinizadores. En las plantas se midió el largo de la corola, y en los polinizadores, masa corporal y longitud de lengua. En total se identificaron 17 especies de polinizadores que visitaron ocho especies de plantas (cinco agrícolas y tres arvenses). Se encontró que la red es especializada ( $H_2' = 0,8$ ) con un grado de anidamiento bajo (NODF = 10,4), y que las plantas fueron especialistas y dependientes a los polinizadores (75 % spp.  $d' > 0,7$ ). Además, se encontró que la abundancia floral y la masa corporal de los himenópteros influyen la duración de visita, lo cual podría afectar la calidad de la polinización. Este estudio revela que la especialización ecológica y la complementariedad funcional de los himenópteros influyen en la polinización de agroecosistemas.

**Palabras clave:** Agroecología, Hymenoptera, polinización, red ecológica.

### ABSTRACT

Hymenoptera is the main group of pollinators in agricultural systems and play a key role in food production. However, little is known about pollination networks and the dependence of plants on pollinators in tropical agroecosystems. The objectives of this study were i) to describe the plant-pollinator network associated with an agroecosystem, and ii) to evaluate the influence of morphological traits of the species on pollination. To do so, we conducted the fieldwork in an agroecosystem in Valle del Cauca, Colombia, between January and February 2017. We invested 96 h of observation and quantified interactions between pollinators and flowers; we estimated the average of visit duration per pollinator, the floral abundance, and measured the main morphological traits

of plants and pollinators. For plants, we measured the length of corolla, and for pollinators, body mass and tongue length. We found that 17 species of pollinator visited eight plant species (five agricultural plants and three weeds). Our results suggest that the network is specialized ( $H_2' = 0.8$ ), had a low degree of nestedness (NODF = 10.4), and that plants were specialized and highly dependent on pollinators (75 % spp.  $d' > 0.7$ ). Also, we found that floral abundance and body mass of Hymenoptera influence the length of visit, which might affect the quality of pollination. This study reveals that ecological specialization and functional complementarity of Hymenoptera influence pollination in agroecosystems.

**Keywords:** Agroecology, ecological network, Hymenoptera, pollination.

## INTRODUCCIÓN

El declive global de la biodiversidad incrementa la necesidad de entender cada vez mejor la relación que existe entre diversidad y provisión de los servicios ecosistémicos, ya que estos son esenciales para la supervivencia humana (Aizen *et al.*, 2009). Los ecosistemas naturales contribuyen al bienestar humano a través de una variedad de funciones ecológicas, que son definidas como la capacidad de proveer servicios que mantienen un ecosistema y benefician a la sociedad (De Groot *et al.*, 2002). De esta manera, la polinización es una función ecológica clave para la producción de biomasa, la reproducción de las plantas y la producción de alimento. La polinización implica la transferencia de polen co-específico entre los órganos reproductores de las flores, lo cual posibilita la fecundación de la planta, y la posterior producción de frutos y semillas. Los insectos himenópteros, específicamente las abejas, son considerados los principales polinizadores de plantas silvestres y de cultivo (Kevan *et al.*, 1990; Kluser *et al.*, 2007). Se estima que el 35 % de las plantas consumidas por el hombre dependen especialmente de himenópteros para su polinización (Klein *et al.*, 2007; Potts *et al.*, 2010). Así, la polinización como función ecológica tiene incidencia directa en el bienestar de la humanidad. No obstante, desde el 2004 se ha documentado el declive progresivo de poblaciones y especies de himenópteros en los sistemas de cultivo y áreas naturales a nivel global (Gallai *et al.*, 2009; Nicholls y Altieri, 2013). Esta disminución en la abundancia y riqueza de polinizadores advierte sobre una potencial crisis en la polinización (Klein *et al.*, 2007), que se traduciría también en una crisis alimentaria. Sin embargo, a pesar de la relevancia de la polinización, existe poco conocimiento sobre las redes de polinizadores y sus dinámicas en la polinización de comunidades de plantas de cultivo en regiones tropicales (Garibaldi *et al.*, 2013).

Las redes de interacción ecológica describen la estructura de comunidades biológicas a partir de índices que permiten medir el papel ecológico de cada una de las especies interactuantes (Bascompte y Jordano, 2006). La representación gráfica de la red incluye nodos, que son las especies de los dos grupos tróficos interactuantes, los cuales están interconectados por medio de enlaces. Según el tipo de interacción, pueden existir redes antagónicas que describen relaciones de depredador-presa (e.g. herbivoría, parasitismo) y redes mutualistas, que incluyen interacciones benéficas para ambas partes (e.g. polinización y dispersión

de semillas) (Ings *et al.*, 2009). Se ha encontrado que las redes de polinización son altamente estructuradas y que la fuerza de las interacciones contribuye a entender el nivel de interdependencia de las especies que interactúan (Bascompte y Jordano, 2007). Igualmente, se ha establecido que las redes de polinización exhiben altos niveles de especialización y complementariedad funcional (Blüthgen y Klein, 2011). A pesar de la relevancia del estudio de redes y su potencial aplicación a la productividad agrícola, pocas veces se ha cuantificado la red de polinización en agroecosistemas. El enfoque de redes de interacción ofrece la oportunidad de cuantificar el nivel de interdependencia de las especies que hacen posible la productividad y sostenibilidad de los agroecosistemas.

Los agroecosistemas son concebidos como ecosistemas de producción y no sólo como parcelas productivas (i.e. visión reduccionista de la agricultura industrial), ya que este tipo de manejo promueve la diversificación biológica de los cultivos, elimina el uso de agrotóxicos y fomenta la permanencia de funciones ecológicas como la polinización y la dispersión de semillas (Altieri, 2002; Francis *et al.*, 2003). De esta forma, los agroecosistemas tienen un manejo diferente a la agricultura industrial, el cual va dirigido a promover la sostenibilidad ecológica. Los agroecosistemas favorecen el mantenimiento de las relaciones entre especies de diversas taxa. Estas relaciones son de vital importancia dado que influyen la capacidad de coexistencia de las especies y dan estructura y estabilidad a las comunidades biológicas (Waser *et al.*, 1996; Blüthgen y Klein, 2011). Dentro de los patrones que surgen de las interacciones planta-polinizador se destacan la especialización ecológica, la complementariedad y la redundancia funcional. La especialización ecológica se define como el nicho ecológico restringido para cada especie en términos del uso de los recursos y/o hábitats disponibles; es decir, que un especialista utiliza un menor rango de los recursos, en comparación a un generalista (Devictor *et al.*, 2010). La complementariedad funcional se refiere al efecto que las especies con diferentes nichos generan en una función ecológica particular. Así, la interacción conjunta de las especies tiene mayor efecto en una función ecológica que cuando las especies actúan de manera independiente (Blüthgen y Klein, 2011). En cambio, la redundancia funcional implica que las especies con un nicho similar contribuyen de manera equivalente a una función ecológica y pueden ser mutuamente sustituibles (Blüthgen y Klein, 2011). Sin embargo, estos tres conceptos

se relacionan entre sí, pues la complementariedad funcional requiere de cierto nivel de especialización y la redundancia se asocia con un alto nivel de generalización de las especies de una comunidad (Blüthgen y Klein, 2011). Por lo anterior, la cuantificación de estos patrones ecológicos en los sistemas de polinización de agroecosistemas podría ayudar a comprender de una manera más precisa las relaciones de interdependencia existentes en sistemas productivos (Bohan *et al.*, 2013).

Los niveles de especialización y complementariedad funcional pueden estar influenciados por el acople de los rasgos morfológicos de la red planta-polinizador (Maglianesi *et al.*, 2014). El acople se refiere a la correspondencia de características fenotípicas de las especies de una comunidad (Blüthgen *et al.*, 2008), el cual tiene un efecto ecológico en las funciones llevadas a cabo por las especies. Por ejemplo, los rasgos morfológicos tienen una incidencia directa en el uso y explotación de los recursos. En la red planta-polinizador, el acople de los rasgos morfológicos podría representar una alta calidad en el servicio de polinización de comunidades vegetales y una alta eficiencia en el uso de los recursos de los polinizadores (Dohzono *et al.*, 2011).

Desde el punto de vista de las plantas, el tamaño de la flor afecta las relaciones con los polinizadores (Thompson, 2001) y condiciona el acople entre tamaño de la flor y tamaño del polinizador, lo cual podría tener un efecto positivo en la polinización. Igualmente, la abundancia floral es otro atributo ecológico importante que determina la cantidad de recursos disponibles para forrajeo de los polinizadores en una comunidad y, generalmente, hay una relación positiva entre abundancia de flores y de polinizadores (Potts *et al.*, 2003). Desde la perspectiva de los polinizadores, los rasgos más importantes son la masa corporal y el largo de la lengua. La masa corporal de los polinizadores juega un papel clave en las redes de interacción ya que influye en la frecuencia, duración de las visitas y en la capacidad de contacto con los órganos reproductivos de las flores (Stang *et al.*, 2009). Por otro lado, el largo de la lengua determina aspectos ecológicos importantes como la selección de las flores, la eficiencia en la adquisición de los recursos florales y la efectividad en la polinización (Cariveau *et al.*, 2016). Sin embargo, hace falta evaluar el efecto de los rasgos morfológicos de plantas y polinizadores en sistemas de cultivo, ya que estos podrían influenciar los patrones de especialización y complementariedad que vendrían a determinar la eficiencia de la polinización.

En este estudio se cuantificó la red de polinizadores asociados a un agroecosistema y se evaluó el papel de la abundancia de las flores y de los principales rasgos morfológicos tanto de flores como de polinizadores sobre la duración de las visitas en un agroecosistema. El tiempo de contacto del polinizador en las flores tiene incidencia en la cantidad de polen que pueden recoger y transferir de una flor a otra (Wilson y Thompson, 1991). Por ejemplo, Ivey *et al.*, (2003) encontraron una relación positiva entre la duración

de la visita y la cantidad de polen transferido, así como con la eficiencia de la polinización. Por lo tanto, la duración de las visitas podría contribuir a entender la relación subyacente entre los polinizadores y las partes internas de la flor, en términos del potencial de los himenópteros como polinizadores. Así, los objetivos de esta investigación son 1) describir las interacciones entre las plantas de un agroecosistema y sus himenópteros polinizadores; 2) evaluar la importancia de los rasgos morfológicos en la polinización; y 3) determinar la relevancia de los himenópteros en la polinización de algunas plantas de consumo humano dentro de un agroecosistema en la región tropical.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

El estudio se realizó en un agroecosistema en el corregimiento Los Andes del departamento del Valle del Cauca, Colombia (03°24' N y 76°33' W). El agroecosistema está ubicado en una finca de 6,3 ha donde se han implementado 0,75 ha de cultivo con esquemas agroecológicos. El corregimiento Los Andes se encuentra ubicado en la cordillera Occidental a 1031 m.s.n.m, al oriente del casco urbano de la ciudad de Cali y limita al occidente con el Parque Nacional Natural Farallones. El área de estudio corresponde a bosque seco tropical (Holdrige, 1976) y la temperatura media anual es de 23 °C.

### Plantas

Se estableció una parcela de 10 m x 30 m donde se seleccionó un grupo de ocho especies de plantas del agroecosistema, todas dependientes de himenópteros para su polinización y en etapa de floración durante el tiempo de muestreo (Fig. 1). Las especies de plantas se dividieron en dos grupos: plantas de cultivo y plantas arvenses. Se seleccionaron entre dos y cuatro individuos para las especies de cultivo y entre cuatro y cinco individuos para las arvenses (para un total de 28 individuos). Las observaciones de los visitantes florales en dichos individuos se realizaron entre enero y febrero del 2017 durante 24 días, entre las 8:00 am y 12:00 m (para un total de 96 h de observación). Las observaciones se distribuyeron de la siguiente manera: dos horas de observación consecutivas para arvenses y dos horas para las plantas de cultivo, alternando la hora de inicio para cada grupo de plantas entre los días muestreados. Las observaciones se realizaron a 0,5 m de distancia de las plantas, siguiendo la actividad de los polinizadores y en días sin lluvia.

### Plantas y rasgos morfológicos.

Los rasgos morfológicos de las flores más relevantes para los insectos en la adquisición de los recursos nutricionales son el largo y ancho de corola (Hoehn *et al.*, 2008), así como la abundancia floral (Potts *et al.*, 2003). En campo



**Figura 1.** Especies de plantas involucradas en la red de polinizadores en el agroecosistema de Los Andes, Valle del Cauca, Colombia. De izquierda a derecha los nombres comunes y taxonómicos de las especies de planta, C: Correo (*Cosmos caudatus*); Aj: Ajenjo macho (*Artemisia vulgaris*); B: Botoncillo (*Acmella mutisii*); Am: Amaranto (*Amaranthus spinosus*); M: Mango (*Mangifera indica*); Bd: Badea (*Passiflora quadrangularis*); Al: Albahaca (*Ocimum basilicum*); Z: Zapallo (*Cucurbita maxima*).

se colectaron flores de otros individuos fuera de la parcela de observación, a las cuales se les midió el largo y ancho de la corola con un pie de rey. Se tomaron flores de tres individuos por especie de planta (tres flores por especie) y se obtuvo un promedio de cada rasgo por especie. Se contó el número de unidades florales de cada especie de planta antes de cada jornada de muestreo, para obtener un promedio de la abundancia floral disponible. La abundancia fue estimada como el número máximo de flores disponibles por especie de planta.

### Polinizadores

Para cuantificar las visitas de los polinizadores se realizaron muestreos diarios de cuatro horas de observación focal. Se asumió que los visitantes florales fueron polinizadores si estos tuvieron contacto con las partes reproductivas de la flor. Para cada polinizador se midió la duración de la visita en cada planta utilizando un cronómetro. Posteriormente, se obtuvo un promedio de duración de visita para cada especie de polinizador en cada especie de planta. La identificación en campo de las especies de polinizadores se realizó a nivel de morfoespecie con base en características morfológicas diferenciales y evidentes a simple vista como tamaño y coloración. Después de las observaciones focales se realizaron capturas de himenópteros en áreas aledañas a la parcela de observación, para la identificación en el laboratorio. La identificación se realizó usando claves taxonómicas (Smith-Pardo y Vélez-Ruiz, 2008) y ejemplares de referencia del Museo de Entomología de la Universidad del Valle (MUSENUV). El 59 % de los especímenes fueron identificados hasta género y el 35 % hasta especie. Sólo una morfoespecie fue identificada hasta familia (Megachilidae) y solamente una morfoespecie no se pudo colectar en campo y no se pudo identificar, por lo que fue excluida de los análisis estadísticos. Todas las observaciones se realizaron en días soleados y sin lluvia.

### Red de polinizadores.

A partir de las frecuencias de visita registradas para cada especie de polinizador se elaboró una matriz de interacción entre todas las especies de plantas y polinizadores registradas en la parcela. Con esta matriz se construyó la red de interacción y se obtuvieron los índices cuantitativos de la estructura de la red. Tanto para el cálculo de las métricas de red, como para la visualización de la red de polinizadores, se usó el paquete informático 'Bipartite' del Software R (Dorman *et al.*, 2008; R Core Team, 2016).

### Polinizadores y rasgos morfológicos.

Para evaluar el efecto de los rasgos morfológicos en la duración de la visita floral se estimó el largo de la lengua y la masa corporal de las abejas, usando la distancia entre los dos puntos de inserción de las alas (distancia inter-tegular, DI). Se obtuvo un promedio por especie de la DI a partir de la medición de dos ejemplares por especie. Se usó la DI y la información de familia taxonómica para predecir el largo de la lengua y la masa corporal utilizando el paquete BeelT de R, desarrollado por Cariveau *et al.*, (2016). Este paquete está diseñado sólo para las ocho familias de abejas pertenecientes a la superfamilia Apoidea, por lo tanto, la longitud de lengua no fue estimada para las avispas. Sin embargo, se obtuvo un promedio de masa corporal de las especies de avispas pesando dos individuos por especie con una balanza analítica (0,1 mg ± 1).

### Análisis de datos

#### Métricas de la red.

La estructura de la red se evaluó a partir de métricas cuantitativas. A nivel de red se obtuvo el grado de especialización complementaria mediante el índice  $H_2'$ , el cual mide la segregación de las especies, donde valores cercanos a uno sugieren una partición de nicho elevada y



una alta especialización a nivel de comunidad; los valores cercanos a cero sugieren que el nivel de especialización es bajo (Blüthgen *et al.*, 2006; Fründ *et al.*, 2010). También se cuantificó el grado de anidamiento de la red, representado con el índice NODF. Este índice se interpreta como la asimetría en la especialización de la red, es decir, la relación de los especialistas (especies con pocos enlaces) con los generalistas (especies con muchos enlaces) en la red. Los valores de NODF oscilan entre cero y 100, valores altos se traducen en alto anidamiento y valores bajos en poco anidamiento (Almeida-Neto *et al.*, 2008). Adicionalmente, se obtuvo el índice de conectancia (C) y el de robustez (R). La conectancia es la proporción realizada entre los enlaces de las interacciones entre plantas y polinizadores de la red. Los valores cercanos a uno se traducen en conectancia perfecta (Dunne *et al.*, 2002). El grado de robustez de la red (R) se mide como una capacidad de resiliencia frente a eventos de extinción de especies (Bascompte y Jordano, 2007). Finalmente, se estimó la superposición de nicho (SN), métrica que corresponde a la similitud en los patrones de interacción (i.e. uso de un mismo recurso) entre especies de un mismo grupo. Para este índice, los valores cercanos a cero indican una partición de nicho elevada y, valores cercanos a uno, una superposición de nicho total (Blüthgen, 2010).

A nivel de especies se calcularon las métricas más relevantes para describir el rol ecológico de cada especie dentro la red. El índice  $d'$  mide el nivel de especialización y describe la fuerza del uso de recursos en comparación con la disponibilidad de este. Los valores de  $d'$  cercanos a cero corresponden a un comportamiento generalista, y los cercanos a uno, especialista (Blüthgen *et al.*, 2006; Fründ *et al.*, 2013). También se obtuvo el grado de distribución de las especies (i.e. degree) en la red, el cual corresponde al promedio del número de enlaces por especie (Bascompte y Jordano, 2007). Para los polinizadores se midió el índice de servicio de polinización (PSI), el cual mide la importancia de cada himenóptero como polinizador para la comunidad de plantas; los valores cercanos a cero indican irrelevancia de la especie como polinizador, y valores cercanos a uno corresponden a la importancia máxima como polinizador (Dormann, 2011). Todas las métricas fueron estimadas con el paquete 'Bipartite' del Software R (Dormann *et al.*, 2008).

#### **Análisis estadístico.**

El efecto de los rasgos morfológicos de plantas y polinizadores sobre la duración de la visita se evaluó mediante un modelo lineal mixto (LMM). Previamente se evaluó la correlación entre las variables predictoras para excluir aquellas variables altamente correlacionadas ( $r > 0,7$ ). El ancho de la corola fue excluido de los análisis debido a su alta correlación con el largo de la corola ( $r = 0,95$ ). De igual forma, el largo de la lengua fue excluido por su alta correlación con la masa corporal de los himenópteros ( $r = 0,91$ ). Así, las variables predictoras que finalmente se

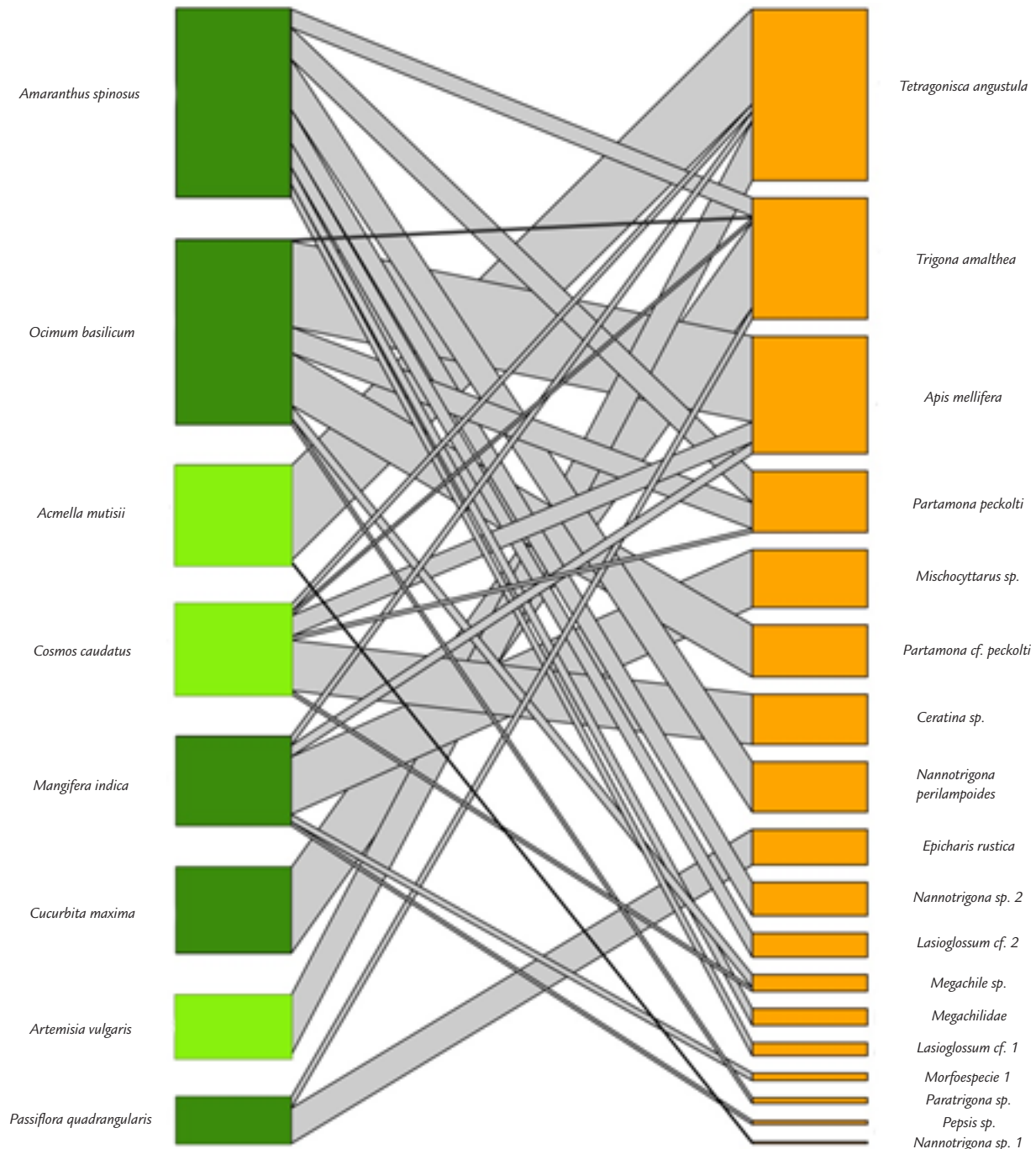
incluyeron en el modelo fueron la abundancia de las flores, el largo de la corola y la masa corporal de los polinizadores. Como variable de respuesta se usó la duración de las visitas (i.e. promedio de la duración de las visitas individuales por especie de polinizador en cada especie de planta). Todas las variables se transformaron logarítmicamente (base 10), se escalaron y se centraron para ser incluidas en el modelo. Para identificar el mejor modelo, se construyó un modelo global incluyendo todas las variables predictoras como factores fijos (i.e. abundancia floral, largo de la corola, masa corporal de los polinizadores y la interacción entre la abundancia y masa). La identidad de la especie de planta fue incluida como factor aleatorio en el modelo, lo cual permite tener en cuenta el efecto de las múltiples observaciones registradas para cada especie de planta. Se compararon todas las combinaciones de modelos posibles dentro del modelo global usando el criterio de información de Akaike (AICc), mediante el uso de la función de 'dredge' (paquete 'MuMIn' en R, Barton, 2016). Se consideraron sólo los modelos con un  $\Delta AICc < 2$  y que fueron significativos (Burnham y Anderson, 2002). Al final, solo se obtuvo un único modelo como el mejor modelo y no hubo necesidad de obtener promedios ponderados de los estimados de múltiples modelos. Todos los análisis se hicieron con el paquete 'MuMIn' en el Software R (Barton, 2016; R ver. 3.3.3, R Core Team 2016).

## **RESULTADOS**

Las plantas de cultivo seleccionadas pertenecen a cinco familias taxonómicas, mientras que todas las plantas arvenses pertenecieron a la familia Asteraceae. En relación con los polinizadores, se identificaron en total 17 especies de cinco familias del orden Hymenoptera (Fig. 2), las cuales visitaron las plantas presentes en el agroecosistema. Todas las especies de polinizadores son nativas de Colombia, excepto la abeja doméstica *Apis mellifera* (Nates-Parra, 2005). La familia de himenópteros con mayor cantidad de especies registradas fue Apidae con 11 especies, de las cuales, ocho pertenecen a la tribu Meliponini. Esta tribu es una de las más representativas de la fauna himenóptera nativa de Colombia (Nates-Parra y Rosso-Londoño, 2013). Las avispas estuvieron representadas únicamente por dos especies, *Pepsis* sp. y *Mischocyttarus* sp.

#### **Red de polinizadores.**

La red de polinizadores estuvo conformada por 25 especies entre plantas e himenópteros (Fig. 2). Las plantas tuvieron un promedio de enlaces por especie de 4,6, mientras que los polinizadores de 2,6. Se encontró que la red es especializada, con un  $H_2' = 0,8$  y con un grado de anidamiento notablemente bajo (NODF= 10,4). Igualmente, la conectancia a nivel de red fue baja ( $C = 0,2$ ).



**Figura 2.** Red de polinizadores del agroecosistema de Los Andes, Valle del Cauca, Colombia. La red incluye ocho especies de plantas (cinco plantas de cultivo y tres especies arvenses) y 17 de polinizadores pertenecientes a cinco familias del orden Hymenoptera. El color verde claro representa las plantas arvenses, el verde oscuro las plantas de cultivo y el color naranja representa los polinizadores; las bandas grises son el número de enlaces entre plantas y animales. El grosor de la banda representa la fuerza o importancia de la interacción entre el par de especies.

Se encontró que los polinizadores serían más robustos ( $R=0,7$ ) a la pérdida de plantas, y que las plantas son levemente más sensibles a la pérdida de polinizadores ( $R=0,6$ ). La superposición de nicho para las plantas fue notablemente baja, es decir, que hay una alta partición de los nichos de las plantas ( $SN=0,10$ ). Igualmente, para los polinizadores la superposición de nicho fue baja ( $SN=0,18$ ), lo que muestra

complementariedad funcional y poca redundancia en las interacciones.

A nivel de especies se encontró que las plantas fueron altamente especializadas y dependientes de unos pocos polinizadores (Tabla 1), siendo el zapallo (*Cucurbita maxima*) la especie con el índice más alto de especialización ( $d'=0,85$ ), seguida por la badea (*Passiflora quadrangularis*) ( $d'=0,80$ ).

El zapallo sólo fue visitado por una especie de polinizador (*Trigona amalthea*) y la badea por dos especies (*T. amalthea* y *Epicharis rustica*). Se encontró que las plantas del agroecosistema son más especialistas que los polinizadores, ya que el 75 % de las especies tienen un  $d' > 0,7$ .

Con relación a los polinizadores, se encontró que cuatro especies de polinizadores son especialistas ( $d' > 0,7$ ) y 13 son generalistas (Tabla 1). Los polinizadores más especializados de la red fueron *E. rustica* ( $d' = 0,91$ ), *Tetragonisca angustula* ( $d' = 0,85$ ), *Mischocyttarus* sp. ( $d' = 0,84$ ) y *Ceratina* sp. ( $d' = 0,79$ ). Por el contrario, *A. mellifera* tuvo un comportamiento generalista ( $d' = 0,48$ ). Con respecto a los valores del índice de servicio de polinización (PSI), se encontró que *T. amalthea*, *E. rustica* y *T. angustula* son las especies de himenópteros más

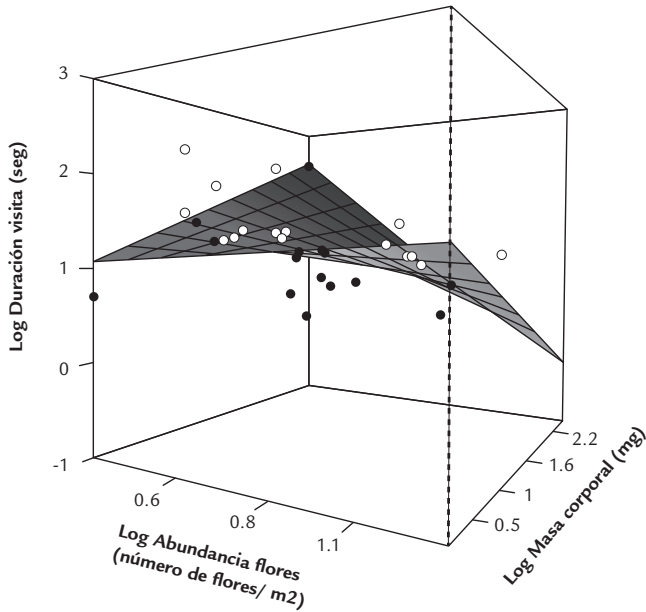
importantes en el agroecosistema debido a su servicio como polinizadores, ya que fueron las especies con los valores más altos de PSI (i.e. 0,75; 0,76; 0,90; respectivamente). Las 13 especies restantes no mostraron un servicio de polinización considerable en la comunidad de plantas agroecológicas (Tabla 1).

#### Rasgos morfológicos.

El análisis de los rasgos morfológicos reveló que la duración de las visitas de los polinizadores está influenciada por la masa de los polinizadores, la abundancia floral y la interacción entre masa y abundancia (Fig. 3). Se encontró que la abundancia de las flores tuvo un efecto negativo en la duración de la visita y la masa corporal de los polinizadores

**Tabla 1.** Métricas de la red de interacción a nivel de especie para las plantas y polinizadores en el agroecosistema de Los Andes, Valle del Cauca, Colombia. Las métricas representan el valor del número de interacciones por especie (degree), el índice de especialización ( $d'$ ) y la importancia en el servicio de polinización (PSI) para los himenópteros.

| Especie                           | Degree | $d'$ | PSI  |
|-----------------------------------|--------|------|------|
| <b>PLANTAS</b>                    |        |      |      |
| <i>Acmella mutisii</i>            | 2      | 0,73 | -    |
| <i>Amaranthus spinosus</i>        | 7      | 0,80 | -    |
| <i>Artemisia vulgaris</i>         | 1      | 0,59 | -    |
| <i>Cosmos caudatus</i>            | 6      | 0,55 | -    |
| <i>Cucurbita máxima</i>           | 1      | 0,85 | -    |
| <i>Mangifera indica</i>           | 5      | 0,73 | -    |
| <i>Ocimum basilicum</i>           | 6      | 0,78 | -    |
| <i>Passiflora quadrangularis</i>  | 2      | 0,80 | -    |
| <b>POLINIZADORES</b>              |        |      |      |
| <i>Apis mellifera</i>             | 3      | 0,48 | 0,39 |
| <i>Ceratina</i> sp.               | 1      | 0,79 | 0,56 |
| <i>Epicharis rustica</i>          | 1      | 0,91 | 0,76 |
| <i>Lasioglossum</i> c.f 1         | 1      | 0,34 | 0,07 |
| <i>Lasioglossum</i> c.f 2         | 1      | 0,42 | 0,13 |
| <i>Megachile</i> sp.              | 2      | 0,28 | 0,06 |
| <i>Megachilidae</i>               | 1      | 0,42 | 0,08 |
| <i>Mischocyttarus</i> sp.         | 1      | 0,84 | 0,65 |
| <i>Nannotrigona perilampoides</i> | 1      | 0,53 | 0,27 |
| <i>Nannotrigona</i> sp. 1         | 1      | 0,14 | 0,02 |
| <i>Nannotrigona</i> sp. 2         | 1      | 0,46 | 0,18 |
| <i>Paratrigona</i> sp.            | 1      | 0,20 | 0,03 |
| <i>Partamona</i> c.f peckolti     | 1      | 0,54 | 0,28 |
| <i>Partamona peckolti</i>         | 3      | 0,26 | 0,15 |
| <i>Pepsis</i> sp.                 | 1      | 0,31 | 0,04 |
| <i>Tetragonisca angustula</i>     | 4      | 0,85 | 0,90 |
| <i>Trigona amalthea</i>           | 5      | 0,66 | 0,75 |



**Figura 3.** Relación entre la abundancia de las flores, la masa corporal de los polinizadores y la duración de la visita de los himenópteros de la red de polinizadores del agroecosistema de Los Andes, Valle del Cauca, Colombia. Los valores representados en los ejes corresponden al logaritmo base 10 de los valores reales. Los valores mayores a la predicción del modelo se muestran en color blanco y los valores menores en color negro.

no tuvo efecto significativo como variable individual. Sin embargo, la combinación de abundancia y masa corporal tuvo un efecto negativo significativo en la duración de la visita (Tabla 2).

### DISCUSIÓN

Los resultados de nuestro estudio muestran que las interacciones entre plantas de uso agrícola y sus polinizadores son altamente especializadas, tanto a nivel de red como a nivel de especie. A nivel de red se encontró un grado de especialización particularmente alto ( $H_2' = 0,8$ ). Se encontró además un nivel de anidamiento bajo, y por ende, una baja redundancia en las interacciones. Esto indica que tanto plantas como polinizadores tienen una partición de nicho elevada, es decir que las especies se estructuran en

grupos funcionales complementarios. Sin embargo, aunque se ha propuesto que la diversidad de especies y la riqueza de nichos funcionales reduce la competencia interespecífica (Blüthgen y Klein, 2011) y mejoran la provisión del servicio de polinización (Fründ *et al.*, 2013), la alta especialización y complementariedad encontrada en este agroecosistema sugiere vulnerabilidad ante posibles perturbaciones como la desaparición parcial o total de alguna de las especies interactuantes en el agroecosistema (Bascompte y Jordano, 2007).

A nivel de especie nuestros resultados sugieren que las plantas son más especialistas y menos resilientes que los polinizadores, lo que indica que las plantas son más dependientes a polinizadores específicos, particularmente a especies nativas. Como resultado, habría un menor grado de resiliencia en caso de pérdida de alguna especie de polinizador en el agroecosistema. En contraste, los polinizadores no mostraron altos grados de especialización, lo que indica una mayor flexibilidad de los himenópteros a cambios en la oferta de flores gracias a su capacidad de vuelo que les permite encontrar recursos según su disponibilidad (Blüthgen y Klein, 2011). Nuestros resultados indican que los valores de PSI para tres especies de polinizadores fueron altos, lo cual sugiere que esas especies son altamente requeridas dentro de la comunidad agroecológica por su contribución a la polinización. Si bien *A. mellifera* es ampliamente utilizada en programas de polinización dirigida, se ha demostrado en varios estudios que la presencia de especies de himenópteros nativos es indispensable para asegurar la polinización de algunos cultivos neotropicales, por ejemplo de tomate, aguacate y cucurbitáceas (e.g. Quezada-Euán, 2009; Garibaldi *et al.*, 2011; 2013). En nuestro sistema de estudio, *A. mellifera* no obtuvo un índice de servicio de polinización alto para ninguna especie de planta. En contraste, las especies nativas obtuvieron un índice de servicio de polinización alto, por ejemplo, *T. amalthea* (PSI = 0,75;  $d' = 0,66$ ) con relación al zapallo, *E. rustica* (PSI = 0,76;  $d' = 0,91$ ) en relación a la badea y la avispa *Mischocyttarus* sp. (PSI = 0,65;  $d' = 0,84$ ) quien fue importante en la polinización del mango. En consecuencia, nuestro estudio resalta la importancia de las especies de abejas y avispas nativas en la polinización de alimentos comunes en la dieta de los colombianos.

**Tabla 2.** Efecto de la abundancia, masa corporal e interacción en la duración de la visita de los 17 polinizadores, en las ocho especies de plantas del agroecosistema de Los Andes, Valle del Cauca, Colombia. Se reportan los valores estimados del mejor modelo con un valor de  $\Delta AICc < 2,0$ .

| Variable                        | Estimado | SE   | Df    | T     | Pr (> t ) |
|---------------------------------|----------|------|-------|-------|-----------|
| Intercepto                      | 1,27     | 0,10 | 5,26  | 12,29 | <0,01     |
| Abundancia máxima               | -0,35    | 0,10 | 6,67  | -3,71 | 0,01      |
| Masa corporal                   | 0,02     | 0,07 | 26,62 | 0,37  | 0,72      |
| Interacción (Abundancia : Masa) | -0,23    | 0,06 | 27,81 | -4,05 | <0,01     |



Se ha sugerido que los mecanismos responsables de los grados de especialización y complementariedad funcional en las redes de polinización son los rasgos morfológicos y ecológicos de las especies interactuantes (Maglianesi *et al.*, 2014). Nuestros resultados destacan la relación existente entre la masa corporal de los insectos y la abundancia de las flores, como dos factores que influyen la duración de las visitas en una comunidad de plantas agroecológicas. El comportamiento de forrajeo de los polinizadores está fuertemente vinculado a la disponibilidad de los recursos florales y el número de flores visitadas depende de las distancias entre flores y/o plantas (Ghazoul, 2005; Gutiérrez-Chacón *et al.*, 2018). Nuestros resultados muestran que hay una relación negativa entre abundancia floral y duración de visita, lo que indica que la duración de las visitas de los himenópteros de menor tamaño aumenta cuando la abundancia de flores disminuye. Es decir, si la abundancia de flores en una comunidad es baja, los polinizadores se verían forzados a permanecer más tiempo en las flores para obtener la mayor cantidad de recursos nutricionales posibles, antes de movilizarse a otros recursos (Ortiz-Sánchez y Tinaut, 1994). Este comportamiento podría facilitar la polinización de especies particulares, debido a que las visitas largas podrían incrementar el contacto entre el polen recolectado y las partes internas de la flor, así, la deposición del polen podría ser más efectiva para la polinización. Por el contrario, si hay una mayor abundancia de flores, las visitas de los polinizadores de gran masa corporal tienden a ser cortas (Ortiz-Sánchez y Tinaut, 1994), lo que podría incidir en un mayor movimiento de polen entre las flores de una especie. Nuestros resultados ilustran que la masa corporal únicamente tiene un efecto ligado a la abundancia de las flores (i.e. la interacción), es decir que cuando los polinizadores son grandes y el recurso floral es abundante, las visitas tienden a ser cortas y viceversa. Esto sugiere que los himenópteros de gran masa corporal podrían ser más eficientes que los himenópteros pequeños en el forrajeo, lo cual podría deberse a que los himenópteros grandes requieren mayores cantidades de proteínas y azúcares, por lo que resulta más eficiente buscar dichos componentes cuando la abundancia floral es alta (Greenleaf *et al.*, 2007; Blüthgen y Klein, 2011). En nuestro estudio, especies de gran tamaño como *E. rustica* y *Pepsis sp.* realizaron visitas prolongadas en plantas con poca abundancia como la badea y el mango, respectivamente, lo que sugiere que hay un mayor aprovechamiento de los recursos ofrecidos por estas especies, en vista de la poca abundancia de flores. Nuestros resultados se corresponden con estudios previos que examinan el comportamiento de los polinizadores dentro de las flores para determinar su efectividad en la polinización. Ivey *et al.*, (2003) encontraron que, el taxón de insectos más efectivo en la transferencia de polen consume más tiempo forrajeando en cada flor. Esto sugiere que las

plantas atractivas para polinizadores que invierten mucho tiempo en las flores suelen tener un éxito de polinización mayor. De esta forma, los requerimientos nutricionales de los polinizadores, el tamaño corporal, la abundancia de las flores y el comportamiento de forrajeo de los insectos podrían determinar la intensidad en la explotación de los recursos disponibles en una comunidad o agroecosistema.

La alta dependencia de las plantas agroecológicas a polinizadores específicos encontrada en este estudio sugiere una mayor vulnerabilidad de las plantas frente a eventos de pérdida de polinizadores. Esto se relaciona con la potencial crisis que enfrentan los sistemas agrícolas a nivel mundial debido a la tendencia actual de disminución de poblaciones de polinizadores naturales (Kremen *et al.*, 2002; Martin, 2015). Una alternativa para atraer polinizadores es tener diferentes tipos de flores. Por ejemplo, en el caso de la agroecología, uno de sus principios es la promoción de plantas silvestres y/o arvenses dentro de los agroecosistemas, pues éstas contribuyen al mantenimiento y atracción de la diversidad de polinizadores naturales (Nicholls y Altieri, 2013). Nuestros resultados muestran que las plantas arvenses fueron atractivas para varios polinizadores de las plantas de cultivo. Por ejemplo, la especie arvense *Cosmos caudatus* fue visitada por seis especies de polinizadores, donde la mayoría de ellos visitaron todas las especies de cultivo del agroecosistema. Por lo tanto, nuestro estudio señala la importancia de implementar sistemas agrícolas heterogéneos y diversos (i.e. diversidad de especies cultivadas y plantas arvenses) para atraer y maximizar la diversidad de polinizadores que visitan los agroecosistemas, y así minimizar la vulnerabilidad en la polinización. De esta manera, se podrían incorporar prácticas para ayudar al mantenimiento de la diversidad de polinizadores en los sistemas de producción. Así, los agroecosistemas tienen la capacidad de potencializar, desde una perspectiva ecológica, la relación entre diversidad y función.

La cuantificación de la especialización y la estructura de las redes ecológicas podrían estar afectadas por sesgos del muestreo. Sin embargo, estudios previos como el realizado por Fründ *et al.*, (2016) demuestran que el sesgo asociado al muestreo es menor en redes especializadas que en redes generalistas. En las redes especializadas, se ha identificado que las métricas con menos riesgo a sesgo son  $d'$ ,  $H_2'$  y PSI, métricas que se usaron en este estudio. De igual forma, se ha establecido que una posible regla para determinar el número de observaciones requerido para obtener una red cuantitativa y con métricas confiables se logra a partir de un rango de 15-24 observaciones por especie de consumidor (Fründ *et al.*, 2016). En nuestro estudio, el número de observaciones realizadas a 17 especies de polinizadores se ubica dentro de ese rango sugerido. Solo dos especies, *Pepsis sp.* y *Nannotrigona sp.* (con dos y una observación, respectivamente) quedaron

por debajo del rango; éstas fueron especies raras dentro de la red. Así, aunque el muestreo fue corto, las métricas estimadas generan resultados sólidos. No obstante, cabe la posibilidad que un muestreo más intensivo y a largo plazo, que incluya tanto polinizadores diurnos como vespertinos, genere cambios en los patrones de especialización de la red de interacción, lo que podría originar mayores valores de anidamiento o modularidad (Fründ *et al.*, 2016).

## CONCLUSIONES

Nuestro estudio evidenció que la estructura de la red de himenópteros polinizadores revela patrones como complementariedad funcional y especialización en las interacciones entre plantas y polinizadores de un agroecosistema, y que estas interacciones son dependientes de los rasgos específicos de las especies interactuantes. Futuras investigaciones podrían ser encaminadas a abordar el espectro completo de las demás interacciones planta-animal que ocurren en los agroecosistemas (i.e. las relaciones de herbívora). Al conocer la red antagonista de las plantas se podrían ejercer mecanismos de control adecuados para maximizar el rendimiento de estos sistemas de cultivo y controlar las pérdidas por daño de herbivoría en los agroecosistemas. La inclusión y manejo de otras redes de interacción en los agroecosistemas fortalecería los fundamentos sobre los cuales se basa la agroecología, y le darían valor y sostenibilidad en el tiempo. La implementación del estudio de redes de interacción, particularmente las de polinización, en agroecosistemas podría ser una herramienta útil para monitorear y optimizar la producción de alimentos en los territorios rurales del país y América Latina.

## CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no existen conflictos de intereses.

## REFERENCIAS

Aizen MA, Garibaldi LA, Cunningham SA, Klein AM. How much does agriculture depend on pollinators? Lessons from long-term trends in crop production. *Ann Bot.* 2009;103(9):1579-1588. Doi: <https://doi.org/10.1093/aob/mcp076>.

Almeida-Neto M, Loyola RD, Ulrich W, Guimaraes P, Guimaraes Jr. PR. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos.* 2008;117(8):1227-1239. Doi: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16644.x>.

Altieri M. Agroecology: the science of natural resource management for poor farmers in marginal environments. *Agric Ecosyst Environ.* 2002;93(1-33):1-24. Doi: [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(02\)00085-3](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(02)00085-3).

Barton K. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.15.6. 2016. Disponible en <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.

Bascompte J, Jordano P. The structure of plant-animal mutualistic networks. En: Pascual M., Dunne J, editores. *Ecological networks*. Oxford, US: Oxford University Press; 2006. p. 143-159.

Bascompte J, Jordano P. Plant-Animal mutualistic networks: The architecture of biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 2007;38:567-593. Doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818>.

Blüthgen N, Fründ J, Vázquez DP, Menzel F. What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecology.* 2008;89(12):3387-3399. Doi: <https://doi.org/10.1890/07-2121.1>.

Blüthgen N, Klein A. Functional complementarity and specialization: The role of biodiversity in plant-pollinator interactions. *Basic Appl Ecol.* 2011;12(4):282-291. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.11.001>.

Blüthgen N, Menzel F, Blüthgen N. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecol.* 2006;6(1):9. Doi: <https://doi.org/10.1186/1472-6785-6-9>.

Blüthgen N. Why network analysis is often disconnected from community ecology: A critique and an ecologist's guide. *Basic Appl Ecol.* 2010;11(3):185-195. Doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.baae.2010.01.001>.

Bohan DA, Raybould A, Mulder C, Woodward G, Tamaddoni-Nezhad A, Blüthgen N, *et al.* Networking agroecology: integrating the diversity of agroecosystem interactions. En: Woodward G, Bohan DA, editores. *Advances In Ecological Research*, Vol. 49, Amsterdam, The Netherlands: Academic Press; 2013. p. 1-67.

Burnham KP, Anderson DR. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Segunda edición. New York, Springer. 2002.

Cariveau DP, Nayak GK, Bartomeus I, Zientek J, Ascher JS, Gibbs J, *et al.* The allometry of bee proboscis length and its uses in ecology. *PLoS ONE.* 2016;13(11):e0151482. Doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151482>.

De Groot RS, Wilson MA, Boumans RMJ. A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecol Econ.* 2002;41(3):393-408. Doi: [http://dx.doi.org/10.1016/S0921-8009\(02\)00089-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0921-8009(02)00089-7).

Devictor V, Clavel J, Julliard R, Lavergne S, Mouillot D, Thuiller W, *et al.* Defining and measuring ecological specialization. *J Appl Ecol.* 2010;47(1):15-25. Doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01744.x>.

Dohzono I, Takami Y, Suzuki K. Is bumblebee foraging efficiency mediated by morphological correspondence to flowers? *Int J Insect Sci.* 2011;3:1-10. DOI: <https://doi.org/10.4137/IJIS.S4758>.

Dormann C, Gruber B, Fruend J. Introducing the Bipartite Package: analyzing Ecological Networks. *R News*, 2008; 8(2): 8-11.

Dormann C. How to be a specialist? Quantifying specialization in pollination networks. *Network Biology.* 2011;1:1-20.

- Dunne JA, Williams RJ, Martinez ND. Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2002;99(20):12917-12922. Doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.192407699>.
- Francis C, Lieblein G, Gliessman S, Breland TA, Creamer N, Harwood R, *et al*. Agroecology: the ecology of food systems. *Agroecol Sust Food*. 2003;22(3):99-118. Doi: [https://doi.org/10.1300/J064v22n03\\_10](https://doi.org/10.1300/J064v22n03_10).
- Fründ J, Dormann CF, Holzschuh A, Tscharrntke T. Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. *Ecology*. 2013;94(9):2042-2054. Doi: <https://doi.org/10.1890/12-1620.1> Fründ J, Linsenmair KE, Blüthgen N. Pollinator diversity and specialization in relation to flower diversity. *Oikos*. 2010;119(10):1581-1590. Doi: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18450.x>.
- Fründ J, McCann K.E., Williams N.M. Sampling bias is a challenge for quantifying specialization and network structure: lessons from a quantitative niche model. *Oikos* 2016;125(4): 502-513. Doi: <https://doi.org/10.1111/oik.02256>.
- Gallai N, Salles JM, Settele J, Vaissière BE. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecol Econ*. 2009;68(3):810-821. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2008.06.014>.
- Garibaldi L, Steffan-Dewenter I, Kremen C, Morales JM, Bommarco R, Cunningham SA, *et al*. Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecol Lett*. 2011;14(10):1062-1072. Doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01669.x>.
- Garibaldi L, Steffan-Dewenter I, Winfree R, Aizen MA, Bommarco R, Cunningham SA, *et al*. Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science*. 2013;339(6127):1608-1611. Doi: <https://doi.org/10.1126/science.1230200>.
- Ghazoul J. Pollen and seed dispersal among dispersed plants. *Biol Rev*. 2005;80(3):413-443. Doi: <https://doi.org/10.1017/S1464793105006731>.
- Greenleaf SS, Williams NM, Winfree R, Kremen C. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*. 2007;153(3):589-596. Doi: <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0752-9>.
- Gutiérrez-Chacón C., Dormann C.F. y Klein A.M. Forest-edge associated bees benefit from the proportion of tropical forest regardless of its edge length. *Biol Cons*. 2018;220:149-160. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.02.009>.
- Hoehn P, Tscharrntke T, Tylanakis JM, Steffan-Dewenter I. Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proc Biol Sci*. 2008;275:2283-2291. Doi: <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0405>.
- Holdridge LR. Life zone ecology. San José, Costa Rica: Tropical Science Center. 1976. p. 206.
- Ings TC, Montoya JM, Bascompte J, Blüthgen N, Brown L, Dormann CF, *et al*. Ecological networks – beyond food webs. *J Anim Ecol*. 2009;78(1):253-269. Doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01460.x>.
- Ivey CT, Martinez PyWyatt R. Variation in pollinator effectiveness in swamp milkweed, *Asclepias incarnata* (Apocynaceae). *Am. J. Bot*. 2003;90(2):214-225. Doi: <https://doi.org/10.3732/ajb.90.2.214>.
- Kevan P, Clark EA, Thomas V. Insects pollinators and sustainable agriculture. *Am J Alternative Agr*. 1990;5(1):13-22. Doi: <https://doi.org/10.1017/S0889189300003179>.
- Klein AM, Vaissière BE, Cane JH, Steffan-Dewenter I, Cunningham SA, Kremen C. *et al*. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc Biol Sci*. 2007;274(1608):303-313. Doi: <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>.
- Kluser S, Peduzzi P, United Nations Environment Programme. Global pollinator decline: a literature review. Université de Genève. 2007. Disponible en: <http://archive-ouverte.unige.ch/unige:32258>.
- Kremen C, Williams NM, Thorp RW. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2002;99(26):16812-16816. Doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.262413599>.
- Maglianesi MA, Blüthgen N, Böhning-Gaese K, Schleuning M. Morphological traits determine specialization and resource use in plant-hummingbird networks in the neotropics. *Ecology*. 2014;95(12):3325-3334. Doi: <https://doi.org/10.1890/13-2261.1>.
- Martin C. A re-examination of the pollinator crisis. *Curr Biol*. 2015;25(19):811-815. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.09.022>.
- Nates-Parra G, Rosso-Londoño JM. Diversidad de abejas sin aguijón (Hymenoptera: Meliponini) utilizadas en meliponicultura en Colombia. *Acta Biolo Colomb*. 2013; 18(3):415-426.
- Nates-Parra G. Abejas silvestres y polinización. *Manejo Integrado de Plagas y Agroecología*, 2005;75:7-20.
- Nicholls C, Altieri M. Plant biodiversity enhances bees and other insect pollinators in agroecosystems. A review. *Agron Sustain Dev*. 2013;33(2):257-274. Doi: <https://doi.org/10.1007/s13593-012-0092-y>.
- Ortiz-Sánchez F.J. y Tinaut A. Composición y dinámica de la comunidad de polinizadores potenciales del girasol (*Heliantus annuus* L.) en Granada (España). *Bol. San. Veg. Plagas* 1994;20(3):737-756.
- Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin WE. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol Evol*. 2010;25(6):345-353. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>.
- Potts SG, Vulliamy B, Dafni A, Ne'eman G, Willmer P. Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities? *Ecology*. 2003;84(10):2628-2642. Doi: <https://doi.org/10.1890/02-0136>.
- Quezada-Euán JJ. Potencial de las abejas nativas en la polinización de cultivos. *Acta Biolo Colomb*. 2009;14(2): 169-172.

- R Development Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Smith-Pardo A, Vélez-Ruiz R. Abejas de Antioquia- Guía de Campo. Medellín: Universidad Nacional de Colombia; 2008. p. 25-73.
- Stang M, Klinkhamer P, Waser NM, Stang I, van der Meijden E. Size-specific interaction patterns and size matching in a plant-pollinator interaction web. *Ann Bot.* 2009;103(9):1459-1469. Doi: <https://doi.org/10.1093/aob/mcp027>.
- Thompson JD. How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system? *Oecologia.* 2001;126(3):386-394. Doi: <https://doi.org/10.1007/s004420000531>.
- Waser NM, Chittka L, Price MV, Williams NM, Ollerton J. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology.* 1996;77(4):1043-1060. Doi: <https://doi.org/10.2307/2265575>.
- Wilson P, Thomson JD. Heterogeneity among floral visitors leads to discordance between removal and deposition of pollen. *Ecology.* 1991;72(4):1503-1507. Doi: <https://doi.org/10.2307/1941124>