

**Estructura funcional de la red de interacción planta –
polinizador de un agroecosistema cafetero en la
subregión del Río Mayo, Nariño**

Kevin David González Pérez

Universidad de Nariño
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Programa de Biología
San Juan de Pasto
2022

Universidad de Nariño

**Estructura funcional de la red de interacción planta –
polinizador de un agroecosistema cafetero en la
subregión del Río Mayo, Nariño**

Kevin David González Pérez

Asesora de Trabajo, **Dora Nancy Padilla Gil**

Doctor en Ciencias (Sistemática)

Trabajo de grado presentado como requisito parcial
para la obtención del título de Biólogo

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Programa de Biología

San Juan de Pasto

2022

Nota de responsabilidad

“Las ideas y conclusiones aportadas en este trabajo de grado, son responsabilidades exclusivas del autor”

Artículo primero del acuerdo No. 324 de octubre 11 de 1966, emanado por el Honorable Consejo Directivo de la Universidad de Nariño.

NOTA DE ACEPTACIÓN

Dora Nancy Padilla Gil, PhD

Directora de trabajo

Paula Andrea Sepúlveda Cano, PhD

Jurado

Víctor Manuel Solarte Cabrera, Msc

Jurado

San Juan de Pasto, 28 de octubre de 2022

Agradecimientos

Este trabajo existe hoy gracias a múltiples eventos que, en mayor o menor medida, han influido en el transcurso de mi vida, y cada uno de los cuales se encuentra ligado a personas en cuya ausencia no habría sido capaz de superar ninguna adversidad ni de llegar hasta aquí.

Agradezco a todos los miembros de mi familia materna y paterna, así como a mis amigos, quienes me han apoyado constantemente en los últimos años.

A los estudiantes, docentes y administrativos del programa de Biología, quienes desde el momento que inicié mi carrera se comportaron como una verdadera familia.

A Edwin Realpe y su familia, quienes con entusiasmo abrieron las puertas de su parcela productiva para el desarrollo de este trabajo, y continúan trabajando por el desarrollo social, económico y ambiental del sector agrícola en su región.

A la Dra. Dora Nancy Padilla Gil, quien decidió apoyarme e impulsarme a nivel académico sin permitirme desfallecer, y quien fungió como una guía en momentos difíciles.

Y especialmente a Gina Noreidy y toda la familia Toro García, quienes me abrieron las puertas de su hogar, me acogieron y apoyaron con todo el amor que una familia puede brindar. Con ustedes estaré eternamente agradecido.

Dedicatoria

“Échese al aire un puñado de plumas, y todas caen al suelo, según leyes definidas; pero ¡qué sencillo es el problema de cómo caerá cada una comparado con el de la acción y reacción de las innumerables plantas y animales que han determinado en el transcurso de siglos los números proporcionales y las clases de árboles que crecen actualmente en las antiguas ruinas indias!”

*El Origen de las Especies
Charles Darwin*

Dedicado a la memoria de mis padres.

Resumen

La agroecología proporciona a un nuevo enfoque para el manejo de los recursos naturales en ecosistemas productivos en busca de promover su diversificación biológica y la permanencia de funciones ecológicas. Sin embargo, su eficiente e íntegra implementación y gestión requiere conocer las estructuras y dinámicas que sustentan todos los servicios ecológicos en el sistema productivo. Los sistemas agrícolas cafeteros cuentan con altos valores de diversidad y endemismo, sin embargo, la implementación de esquemas agroecológicos suele estar limitada al conocimiento empírico en su dimensión "ecológica productiva". Este trabajo evaluó la red de interacción entre las plantas de un agroecosistema cafetero y sus abejas polinizadoras en la subregión de Río Mayo, en el departamento de Nariño, para brindar así una base teórica a partir de la cual tomar y evaluar futuras decisiones de manejo.

Se encontró una red de gran tamaño, con 34 y 23 especies de plantas y abejas respectivamente. La red se mostró modular, especializada y con bajo grado de anidamiento, con las plantas presentando un mayor grado de especialización y por tanto una mayor dependencia de sus polinizadores que viceversa, y en donde las especies clave para el mantenimiento estructural y funcional de la red son en mayor medida plantas arvenses y abejas nativas. Esto se asemeja al patrón presentado por otras redes planta-polinizador en sistemas agroecológicos y semi-naturales o en estado de restauración.

Estas características brindan a la red robustez frente a eventos de perturbación que signifiquen la remoción aleatoria o dirigida de sus especies interactuantes, por encima de redes evaluadas presentes en sistemas de agricultura intensiva e incluso de otros sistemas agroecológicos, pero en menor grado que las redes presentes en sistemas naturales y de mayor complejidad. Ante esto, se brindan algunas recomendaciones para mantener y mejorar las características estructurales de la red en el agroecosistema cafetero, en busca de alcanzar los objetivos agroecológicos de productividad y sostenibilidad ambiental.

Abstract

Agroecology provides a new approach for the management of natural resources in productive ecosystems in search of promoting their biological diversification and the permanence of ecological functions. However, its efficient and comprehensive implementation and management requires knowing the structures and dynamics that support all the ecological services in the production system. Coffee agricultural systems have high values of diversity and endemism, however, the implementation of agroecological schemes is usually limited to empirical knowledge in its "productive ecological" dimension. This work evaluated the interaction network between the plants of a coffee agroecosystem and their pollinating bees in the subregion of Río Mayo, in the department of Nariño, in order to provide a theoretical basis from which to make and evaluate future management decisions.

A large network was found, with 34 and 23 species of plants and bees, respectively. The network was shown to be modular, specialized and with a low degree of nesting, with the plants presenting a greater degree of specialization and therefore a greater dependence on their pollinators than vice versa, and where the key species for the structural and functional maintenance of the network they are mostly weed plants and native bees. This resembles the pattern presented by other plant-pollinator networks in agroecological and semi-natural systems or in a state of restoration.

These characteristics provide the network with robustness against disturbance events that mean the random or directed removal of its interacting species, above evaluated networks present in intensive agriculture systems and even other agroecological systems, but to a lesser degree than the networks present in natural and more complex systems. Given this, some recommendations are provided to maintain and improve the structural characteristics of the network in the coffee agroecosystem, in search of achieving the agroecological objectives of productivity and environmental sustainability.

Contenido

1	Introducción	13
2	Marco Teórico	18
	a Importancia de la Polinización	18
	b Abejas Polinizadoras	20
	i <i>Disminución En La Diversidad De Abejas</i>	24
	ii <i>Abejas en Colombia</i>	26
	c Ecosistemas Cafeteros de Nariño	27
	d Agroecología	29
	e Redes de Interacción	33
	i <i>Propiedades Estructurales de las Redes de Interacción Mutualista</i>	34
	ii <i>Estudio de Redes en Agroecosistemas</i>	44
3	Materiales y Métodos	46
	a Zona de Estudio	46
	b Fases de la metodología	47
	i <i>Fase 1</i>	47
	ii <i>Fase 2</i>	48
	iii <i>Fase 3</i>	48
	c Objetivo 1: Identificación de las Especies de Plantas y Abejas que Conforman la Red de Polinización Presente en el Agroecosistema	48
	i <i>Plantas</i>	48
	ii <i>Polinizadores y polen de contacto</i>	49
	d Objetivo 2: Determinación y Análisis de las Características Estructurales de la Red de Polinización.	50
	i <i>Análisis de Datos y Métricas de la Red</i>	50
4	Resultados	57
5	Discusión	69
	Conclusiones	82
	Recomendaciones	84
	Referencias	88
	Anexos	101

Lista de Tablas

Tabla 1. Niveles de intervención para la Transición Agroecológica	31
Tabla 2. Métricas de la red de interacción a nivel de grupo y especies.....	67

Lista de Figuras

Figura 1. Mapa de ubicación de la zona de estudio en el municipio de Colón, Génova...	47
Figura 2. Gráfica bipartita de la red de polinización planta-abeja	58
Figura 3. Gráficos de anidamiento, modularidad y sus valores versus 1000 modelos nulos	61
Figura 4. Gráfica de distribución de conectividad para los dos niveles tróficos	64
Figura 5. Gráficas de las curvas de extinción secundaria en ambos grupos tróficos	65

Lista de Anexos

Anexo 1. Especies de abejas que interactúan en la red, clasificadas por familias, subfamilias, tribus y géneros.....	101
Anexo 2. Especies de plantas que interactúan en la red, clasificadas por familias y géneros.....	101

Introducción

Las comunidades ecológicas están estructuradas en redes de interacción de alta complejidad entre las especies que las conforman, generando dinámicas que permiten mantener la estabilidad del sistema y que a su vez son fundamentales para proveer funciones y servicios ecosistémicos. Entre estos se destaca la polinización, una interacción mutualista planta animal clave para la producción de biomasa, la reproducción de las plantas y la producción de alimento (Bascompte & Jordano, 2007; Maglianesi Sandoz & Jones Román, 2016). Se estima que un 94% de las angiospermas silvestres en comunidades tropicales y un 35% de las plantas consumidas por el hombre dependen de la polinización animal (Klein et al., 2007; Ollerton et al., 2011), siendo los insectos himenópteros, especialmente las abejas, considerados los principales polinizadores a nivel global (Kevan et al., 1990; Kremen et al., 2002; Potts et al., 2010).

No obstante, la progresiva disminución de las poblaciones de abejas que se ha venido registrando en las últimas décadas, tanto en áreas de cultivo como en ecosistemas naturales, impulsada por factores como la pérdida y fragmentación del hábitat o el uso de agroquímicos, entre otros, amenaza con una posible crisis en la polinización que afectaría significativamente el mantenimiento de la diversidad de plantas silvestres, la estabilidad de los ecosistemas, la producción de cultivos y el bienestar humano (Gallai et al., 2009; Potts et al., 2010; Zattara & Aizen, 2021).

Frente a esta y otras consecuencias de las estrategias productivas convencionales, la agroecología ha proporcionado un nuevo enfoque para el manejo de los recursos naturales en ecosistemas productivos, en donde se busca promover su diversificación biológica y la permanencia de funciones ecológicas como la polinización, eliminando el uso de agrotóxicos y mitigando así los efectos antrópicos sobre las

comunidades naturales. De esta manera se fomenta una productividad sostenible capaz de patrocinar su propio funcionamiento y que aprovecha los servicios prestados por el ecosistema, favoreciendo, a su vez, el mantenimiento de las relaciones entre especies de diversos taxones, brindando estabilidad a las comunidades biológicas locales (Aguado et al., 2019; M. A. Altieri, 2002; Francis et al., 2003). Sin embargo, su eficiente e íntegra implementación y gestión requiere conocer las estructuras y dinámicas que sustentan todos los servicios ecológicos en el sistema productivo (Tixier et al., 2013), ya que estos factores tienen impactos sustanciales en el desempeño de los ecosistemas (Bohan et al., 2013), y su desconocimiento podría acarrear decisiones que limiten la eficiencia productiva y sostenibilidad ecológica de estos sistemas agrícolas (Tixier et al., 2013), así como su resiliencia frente a diversas perturbaciones.

Por ello, el producir modelos de interacciones y servicios ecosistémicos emergentes que estén suficientemente cuantificados y validados, y que permitan generar predicciones que ayuden a la entrega más efectiva y sostenible de las funciones y servicios del ecosistema, es un desafío importante a ser abordado por la agroecología (Bohan et al., 2013; Kaiser-Bunbury & Blüthgen, 2015; Mulder et al., 2017; Tixier et al., 2013). A pesar de ello, es aún limitada la información que se tiene acerca de las redes ecológicas en agroecosistemas, especialmente de redes de polinización (Aguado et al., 2019; Bohan et al., 2013).

Los sistemas agrícolas cafeteros cuentan con altos valores de diversidad y endemismo (Rappole et al., 2003), y representan un importante espacio para la conservación de la diversidad de fauna polinizadora en áreas fragmentadas (Cepeda-Valencia et al., 2014; Méndez, 2004; Perfecto et al., 1997). Sin embargo, en la zona cafetera de la subregión del Río Mayo, al norte del departamento de Nariño, la implementación de sistemas de producción agroecológicos que permitan aprovechar y

mantener esta diversidad es escasa e incipiente y sus métodos o enfoques en su dimensión "ecológica productiva", aunque relevantes, cuentan con una base generalmente empírica y no tienen en cuenta dinámicas de interacción e interdependencia de las especies de las cuales emergen los servicios ecosistémicos, como la polinización, que hacen posible su productividad y sostenibilidad (Suyusama, 2020).

Esto representa un obstáculo en cuanto a que no se tiene una base ecológica desde una perspectiva funcional a partir de la cual plantear y evaluar futuras decisiones de manejo (como la introducción de nuevas especies de plantas o una modificación en las proporciones o eliminación de las ya cultivadas), o predecir el efecto de diversos eventos de perturbación, lo cual puede derivar en la alteración de la dinámica de la red y de la capacidad de resiliencia del agroecosistema, provocando una disminución o pérdida de productividad innecesaria, así como la reducción en su nivel de sostenibilidad ambiental.

El análisis de redes es un tema de investigación que permite abordar el estudio de las interacciones ecológicas en sistemas complejos, como los agroecosistemas, permitiendo describir y evaluar su estructura funcional y robustez frente a perturbaciones mediante la cuantificación y análisis de las características de la red, desarrollando una base empírica y teórica, sólida y unificada, que brinda la posibilidad de solventar las dificultades ya planteadas, y con el potencial de convertirse en paradigma central para lograr una agricultura intensiva a su vez que sostenible en el futuro (Tixier et al., 2013), permitiendo medir aspectos como el nivel de interdependencia de las especies interactuantes o la robustez del sistema frente a eventos de extinción, así como identificar las especies que cumplen un papel clave en el sostenimiento de la misma (Bascompte & Jordano, 2007; Bohan et al., 2013).

Las redes de interacción mutualista planta-polinizador se constituyen como la unidad básica de recuperación y mantenimiento de la biodiversidad, debido a la función

ecológica que desempeñan y su posición en la cadena trófica (Forup et al., 2008; Nates-Parra, 2016). Por ello, el estudio de éste tipo de redes en agroecosistemas resulta de gran importancia, dado que los servicios derivados favorecen no solo a los ecosistemas productivos, sino también a los naturales aledaños, aportando así directamente a los objetivos agroecológicos principales de productividad y sostenibilidad.

Aguado et al. (2019) describieron las características de la red planta-polinizador de un agroecosistema (no cafetero) en área de bosque seco tropical en el corregimiento Los Andes del departamento del valle del Cauca, brindando así un precedente en el estudio de este tipo de redes en agroecosistemas tropicales; sin embargo, sus resultados no pueden generalizarse a otros sistemas en diferentes ubicaciones geográficas, ya que factores como el manejo, estado del ambiente circundante y la composición de especies interactuantes, y por tanto las dinámicas y estructura misma de la red, pueden variar significativamente.

Por todo esto, el presente trabajo buscó definir las actuales características y estructura funcional de la red de polinización planta-polinizador asociada a un agroecosistema ubicado en zona cafetera de la subregión del Río Mayo en el departamento de Nariño, con enfoque en el grupo de las abejas (*Anthophila*) como principales polinizadores, brindando así las bases a partir de las cuales generar estrategias eficientes de manejo y productividad sostenible en este y otros sistemas agroecológicos cafeteros de la zona, planteando, para ello, la pregunta ¿Cómo se encuentra estructurada la red de interacción mutualista entre las plantas de un agroecosistema cafetero y sus himenópteros polinizadores?

Teniendo en cuenta el enfoque de productividad sostenible de los sistemas agroecológicos y su búsqueda de integración con los sistemas silvestres, los resultados obtenidos se contrastaron con los esperados para redes de polinización en entornos

naturales según la literatura, permitiendo definir las actuales diferencias entre estos dos ecosistemas, esperando para la red un moderado nivel de especialización ($H'2$), alto grado de anidamiento, elevada modularidad, entre otras características que indiquen robustez y capacidad de resiliencia de la red frente a perturbaciones. Así mismo, que las especies clave para el sostenimiento de la red en el grupo de himenópteros polinizadores fueran especies nativas, mientras que para el grupo de especies vegetales, este papel lo desempeñaran plantas no cultivadas (arvenses).

Marco Teórico

Importancia de la Polinización

Las plantas con flores, aunque pueden emplear diferentes estrategias de reproducción asexual, requieren del intercambio genético que se da durante la reproducción sexual para mantener la variabilidad genética y buena salud en sus poblaciones. Para ello, el polen debe ser transportado entre diferentes individuos de una misma especie, proceso denominado polinización, el cual puede ser realizado de manera abiótica o biótica, siendo esta última realizada por animales como vectores, los cuales visitan las flores para obtener recompensas florales. La mayoría de animales polinizadores son insectos, incluyendo trips, saltamontes, moscas, escarabajos, mariposas, abejas y avispas (Proctor et al., 1996), aunque también aves como los colibríes y algunos mamíferos como los murciélagos llevan a cabo esta labor.

Las angiospermas son el grupo dominante de plantas vasculares superiores, y a su vez el que más depende de la polinización biótica. Esto ha permitido considerar que este tipo de interacciones mutualistas entre plantas y polinizadores (especialmente insectos) pudieron impulsar la gran diversificación paralela en ambos grupos (Bascompte & Jordano, 2006), y aunque autores como Sanderson & Donoghue (1994) han debatido firmemente esta hipótesis, estudios ecológicos actuales con plantas han mostrado que la especiación y la coexistencia de especies es promovida por la especialización planta-polinizador (Nates-Parra, 2016). En la actualidad, se estima que en promedio un 87.5% de las angiospermas dependen en algún grado de los animales para su polinización, encontrando desde un 78% en comunidades de zonas templadas, hasta un 94% en comunidades tropicales, evidenciando el papel crucial que las interacciones planta - polinizador juegan para el mantenimiento de las funciones ecosistémicas (Ollerton et al., 2011).

Así mismo, esta dinámica constituye un importante servicio de base para los ecosistemas gestionados por el hombre y para su seguridad alimentaria, ya que una importante parte de la productividad agrícola depende de la polinización biótica. Klein et al. (2007) encontraron que un 35% de la producción de frutas, verduras o semillas de los principales cultivos alimentarios a nivel mundial dependen en algún grado de la polinización animal. A su vez, Gallai et al. (2009) estimaron un valor económico total para el servicio de polinización de 153 mil millones de euros, representando el 9.5% del valor de la producción agrícola mundial utilizada para la alimentación humana en el 2005, hallando en cada una de las 16 sub-regiones del mundo evaluadas al menos una categoría de cultivo altamente dependiente de los polinizadores, con índices de vulnerabilidad entre el 22% y el 94%, siendo a nivel general los cultivos de estimulantes (café, cacao, té, etc.), frutales y vegetales aquellos que sufrirían mayores impactos por la pérdida de polinizadores.

Por otro lado, la polinización biótica es capaz de propiciar la variabilidad genética a la vez que conservar la información genética de los parientes silvestre de las plantas cultivadas, permitiendo incrementar su potencial adaptativo ante variaciones climáticas, así como mejorar la respuesta frente a la infestación por patógenos o a herbívoros, esto a pesar de las presiones comerciales por mantener bajos márgenes de variación en los productos (Nates-Parra, 2016). Adicionalmente, la polinización biótica brinda un valor económico para los agricultores desde el punto de vista de la calidad, no solo de la cantidad, lo cual en muchos países con mercados de exportación selectivos puede ser de gran importancia, ya que por ejemplo frutos bien formados obtienen precios mucho más elevados (Chautá-Mellizo et al., 2012; FAO, 2008).

De esta manera, teniendo en cuenta la función ecológica que desempeña y su posición en la cadena trófica, es posible argumentar que la interacción entre plantas y

polinizadores se constituye como la unidad básica de recuperación y mantenimiento de la biodiversidad, afectando las dinámicas de otros grupos de organismos, frugívoros dispersores de semilla, herbívoros, etc. Por lo tanto, los programas de mantenimiento y restauración de los ecosistemas deben tener en cuenta además de los aspectos estructurales de la biodiversidad, tales como la riqueza y la abundancia de las especies, aspectos funcionales derivados de la misma, dado que al final la biodiversidad funcional es la sustentadora de la biodiversidad estructural (Forup et al., 2008; Nates-Parra, 2016).

Abejas Polinizadoras

Las abejas son consideradas como los polinizadores predominantes para la mayoría de plantas y ecosistemas tanto naturales como manejados, representando la mitad de todos los animales que polinizan las plantas tropicales (Roubik, 1995) y siendo comúnmente los visitantes de flores más frecuentes y por lo tanto, considerando que la tasa de visita es un predictor fiable de polinización según Vázquez et al. (2005), los que más contribuyen a la reproducción de las plantas (Potts et al., 2016; Vázquez et al., 2005; Winfree et al., 2011), encontrando que más del 90% de los 107 principales cultivos para uso humano a nivel mundial son visitados por abejas (Klein et al., 2007; Winfree et al., 2011).

Actualmente se han descrito más de 20 mil especies de abejas alrededor del mundo (Ascher & Pickering, 2020; Michener, 2007), algunas de las cuales son manejadas por el ser humano con el fin de maximizar la productividad aprovechando su eficiencia en la polinización. Entre estas, las más comunes son la abeja melífera occidental (*Apis mellifera*), la abeja melífera oriental (*A. cerana*), algunos abejorros, abejas sin aguijón (Meliponini) y abejas solitarias (Nates-Parra, 2016; Potts et al., 2016). Sin embargo, en algunos casos las abejas manejadas resultan no ser eficaces o no llegan a ser polinizadores óptimos, esto aunado a que sus poblaciones se enfrentan a crecientes

amenazas de plagas y enfermedades, hacen que el proceso de obtener polinizadores eficaces para los diferentes tipos de cultivo sea difícil de lograr, lo cual ha renovado el interés en implementar prácticas que favorezcan la presencia de polinizadores silvestres (FAO, 2008).

Estudios recientes han permitido resaltar cada vez más el valor de los insectos polinizadores silvestres para el rendimiento y la productividad agrícola, encontrando por ejemplo que el aumento en sus visitas es capaz de mejorar la producción de frutos hasta dos veces al de un aumento equivalente en *A. mellifera* manejada, aunque esta promoción en la productividad es independiente, permitiendo el uso de abejas manejadas de forma suplementaria más bien que substituta (Garibaldi et al., 2013). Así mismo, en la investigación de Winfree et al. (2007) enfocada en abejas nativas, se encontró que éstas por sí solas fueron capaces de proveer un servicio completo de polinización a >90% de las granjas de sandía estudiadas. Esta eficiencia, sin embargo, puede estar sujeta a factores como la proximidad de los cultivos al hábitat natural y al tipo de manejo de la tierra (orgánico o convencional), según lo reportado por Kremen et al. (2002), en cuyo trabajo se encontró que las abejas nativas únicamente prestaron un servicio completo de polinización en cultivos orgánicos y cercanos a hábitats naturales, en cualquier otro caso se encontró una diversidad y abundancia reducida de abejas nativas, que resultó en un servicio de polinización insuficiente sin la implementación de abejas manejadas. Así mismo, Greenleaf & Kremen (2006) encontraron que en 14 cultivos orgánicos de tomate en el norte de California, el servicio de dos especies de abejas nativas que coexisten en el área (*Anthophora urbana* y *Bombus vosnesenskii*) aumentó la producción de tomate, a pesar de presentar autopolinización, aunque en este caso la respuesta de las dos especies de abejas fue distinta entre sí frente a la cantidad de hábitat natural y su distancia al cultivo.

Esta sobresaliente eficiencia de las abejas como agentes polinizadores se debe a que dentro de los Hymenoptera este grupo desarrolló hábitos vegetarianos, convirtiéndose en florívoros obligados, requiriendo así el consumo de los recursos ofrecidos por las flores tanto en el estadio larval como en su fase adulta, mientras que en otros grupos de polinizadores, la visita a flores se encuentra restringida a la fase adulta. Así, las abejas consumen néctar para satisfacer los requerimientos metabólicos diarios y las hembras de especies no parasitarias pasan gran parte de su vida adulta recolectando polen para alimentar a sus crías. A su vez, las abejas muestran diversas estructuras especializadas en la recolección y transporte de polen, como por ejemplo la escopa gastral de la familia Megachilidae, los "cepillos de polen" presentes en las patas posteriores en grupos como el género *Andrena* o la corbícula en abejas de la familia Apidae, como la abeja melífera, euglosinos, abejorros y abejas sin aguijón. En la familia Colletidae el polen es cargado en el buche junto con el néctar (Nates-Parra, 2016). Así mismo, las abejas presentan una conducta denominada "constancia floral", tendiendo a visitar repetidamente flores de una misma especie y pasando por alto otras en la proximidad (Raine et al., 2006). Esto favorece el encuentro de las gametas conespecíficas vegetales, evitando así la interferencia causada por la deposición de polen equivocado en el estigma incorrecto (Nates-Parra, 2016).

De igual manera, las plantas polinizadas por abejas presentan un grupo de características o "síndromes" florales denominado melitofilia, que surgen de procesos co-evolutivos que han permitido un ajuste de rasgos entre las plantas y las abejas conllevando a un incremento en el desempeño biológico de ambos grupos y optimizando el beneficio en la reproducción sexual de la planta por parte de las abejas. Debido a la enorme variedad de interacciones ecológicas que involucra la melitofilia, estas características varían ampliamente y se acoplan a diferentes gremios ecológicos de

abejas, diferenciados principalmente por características morfológicas (longitud de las probóscides -abejas de lengua larga y de lengua corta- o tamaño corporal, por ejemplo) y fisiológicas (Nates-Parra, 2016). Las principales características de este síndrome floral son (tomado de Nates-Parra (2016):

1. Flores con antesis diurna.
2. Colores de la corola: azul, blanco, amarillo y rosado, usualmente con guías de néctar, y pétalos que reflejan la luz ultravioleta.
3. Ofrecen como recompensa néctar concentrado en un intervalo entre 30 y 50%, polen, o ambos.
4. El néctar es de difícil acceso, usualmente los nectarios tienen una posición escondida dentro de la flor.
5. Simetría floral actinomorfa o zigomorfa.
6. Flores de varias formas: discoidea o rotácea, tubular pequeña de limbo bilabiado, acampanada, papilionada, o en forma de cepillo. Usualmente las flores con simetría zigomorfa presentan un área floral que funciona como plataforma de aterrizaje, y las de simetría actinomorfa pueden presentar una estructura central con anteras conniventes de donde se sostienen las abejas.
7. Flores fragantes, con aromas generalmente dulces, suaves, frescos, y agradables.
8. Flores con el androceo muy reducido especializado para la polinización nototrófica (depositan el polen en la parte superior del animal) y productoras de néctar. Este tipo de flor es visitado únicamente por abejas recolectoras de néctar.

Adicionalmente, dentro de la melitofilia se encuentra un caso especial denominado euglosofilia, que hace referencia a la polinización de plantas epífitas tropicales llevada a

cabo por euglosinos que van en busca de néctar, así como a la polinización de numerosas orquídeas y gesneriáceas realizada por los machos de este grupo, los cuales son atraídos por perfumes florales para recolectar moléculas precursoras en la elaboración de feromonas (Nates-Parra, 2016).

El síndrome de polinización sigue siendo un modelo importante de estudio en la interacción planta-polinizador, y provee gran utilidad en el entendimiento de los mecanismos de diversificación floral, pero es necesario tener en cuenta que la selección sobre los rasgos florales es ejercida por gremios ecológicos, antes que por especies individuales (Fenster et al., 2004). A pesar de esto, Ollerton et al. (2009) encontraron que la hipótesis del síndrome de polinización no es capaz de describir completamente la diversidad de fenotipos florales ni de predecir efectivamente los polinizadores de la mayoría de especies de planta, por lo cual sugieren precaución al usar síndromes de polinización para organizar la diversidad floral o para inferir agentes de adaptación floral.

Disminución En La Diversidad De Abejas

A pesar del importante rol que cumplen las abejas para los ecosistemas naturales y manejados, existe substancial evidencia de una alarmante disminución en la riqueza y abundancia de sus poblaciones alrededor del mundo. Este fenómeno ha sido atribuido a diversos factores como la intensificación de la agricultura, la pérdida de hábitats naturales, la fragmentación y simplificación del paisaje, el uso de plaguicidas en la agricultura, los parásitos y las enfermedades, el cambio climático, entre otros (Klein et al., 2007; Nates Parra & Gonzales, 2000; Potts et al., 2010; Winfree et al., 2009). Esta disminución de abejas puede resultar en importantes pérdidas en los servicios ecológicos que afecten la estabilidad de los ecosistemas y la productividad de los cultivos, generando desequilibrios alimentarios y problemas de salud en las poblaciones humanas (FAO, 2008; Klein et al., 2007; Winfree et al., 2011). Se estima que para el 2050 la producción de alimentos deba

aumentar un 70% con el fin de suplir la demanda alimenticia, lo cual si se hace a costa de aumentar el número de hectáreas destinadas a la agricultura generará mayor escasez de hábitat silvestre apto para las poblaciones de polinizadores, incrementando así la crisis (Nates-Parra, 2016).

En el trabajo realizado por Rossi et al. (2020), se realiza una importante recopilación de 201 publicaciones científicas que evalúan los efectos de los plaguicidas y herbicidas sobre las abejas, encontrando por lo general resultados adversos, con efectos agudos y/o crónicos sobre éstas, dependiendo de la dosis utilizada. Por otro lado, Winfree et al. (2009), en un meta-análisis de 54 publicaciones, mostró que los disturbios antrópicos tuvieron un efecto negativo significativo sobre la riqueza y la abundancia de las abejas silvestres no manejadas, aunque no en gran magnitud, siendo la pérdida y fragmentación del hábitat en sistemas con muy poco hábitat natural el único tipo de perturbación que mostró un efecto estadísticamente significativo. Así mismo, en el trabajo realizado por Kennedy et al. (2013), en donde se evaluaron los efectos del manejo local y estructura del paisaje sobre abejas nativas en diversos cultivos, los investigadores encontraron que la abundancia y riqueza de abejas fue mayor en campos diversificados, orgánicos y con paisajes que comprenden hábitats de mayor calidad, por lo cual, concluyen, la persistencia de los polinizadores dependerá tanto del mantenimiento de hábitats de alta calidad alrededor de las granjas como de las prácticas de manejo local, lo que podría compensar los impactos de la agricultura de monocultivo intensivo.

Ante esta situación, se han recomendado diversas medidas para la conservación de los polinizadores, de las cuales muchas están directamente vinculadas al sector y las prácticas agrícolas (FAO, 2008). Así por ejemplo, aquellas prácticas que promueven una elevada diversidad en la explotación agrícola, incluidas a menudo en los sistemas agrícolas de pequeños propietarios y de subsistencia, así como sistemas de producción

orgánicos, pueden constituir una base sostenible para el crecimiento agrícola e impulsar la conservación deliberada de los polinizadores (FAO, 2008; Greenleaf & Kremen, 2006; Kennedy et al., 2013; Kremen et al., 2002). Estas prácticas dirigidas a la promoción de polinizadores pueden promover además otros servicios ecosistémicos, tales como el mejoramiento de los suelos mediante la producción de cultivos de cobertura, el aumento de la abundancia de diversos grupos funcionales del suelo; la gestión del hábitat de los enemigos naturales para la lucha contra las plagas o la interrupción de los ciclos de plagas perjudiciales mediante el aumento de la diversidad de los cultivos (FAO, 2008). Desafortunadamente, la base de conocimientos necesaria para promover estas prácticas favorables a los polinizadores en los sistemas agrícolas sigue siendo escasa y resalta la necesidad de comprender las dinámicas entre los diversos cultivos con sus polinizadores y de qué manera el manejo local del cultivo y del paisaje ayudan a sostener la diversidad genética y funcional en los cultivos y la producción local (FAO, 2008; Klein et al., 2007; Nates-Parra, 2016, Capítulo 2; Winfree et al., 2011).

Abejas en Colombia

En Colombia se considera que existe una alta diversidad de abejas, con un estimado de más de 800 especies para el país (Nates Parra & Gonzales, 2000; Vélez, 2011), y se sabe que sus servicios de polinización son de gran importancia para gran parte de su productividad agraria así como para el sostenimiento de sus ecosistemas naturales (Nates-Parra, 2016). Sin embargo, el estado del conocimiento que se tiene de la taxonomía y ecología de las abejas es aún escaso, especialmente en cuanto a su relación con plantas cultivadas o silvestres (Nates-Parra, 2016; Nates Parra & Gonzales, 2000; Vélez, 2011), lo cual conlleva a las dificultades ya mencionadas de planeación y manejo de los ecosistemas productivos y naturales. Así pues, teniendo en cuenta la clasificación actual propuesta por Michener (2007), para el país se cuenta con registros de cinco de las

siete familias vivientes de abejas: Colletidae, Andrenidae, Halictidae, Megachilidae y Apidae, siendo ésta última la más ampliamente estudiada en cuanto al grupo de abejas silvestres del país, particularmente grupos sociales como la tribu Meliponini, así como la especie alóctona y ya naturalizada *Apis mellifera* (Nates-Parra, 2005), mientras que de los grupos de abejas semi-sociales o solitarias en ésta y las demás familias se cuenta con información escasa, lo cual resalta la necesidad de enfocar los esfuerzos de investigación sobre estos grupos (González et al., 2005; Vélez, 2011). A pesar de esto, en las últimas décadas los estudios sobre abejas se han incrementado, lo que ha representado importantes avances en la generación de conocimiento de la fauna apoidea colombiana (Nates-Parra, 2016; Vélez, 2011), aunque Vélez (2011) resalta que, más allá de solo conocimientos básicos sobre los diferentes géneros y especies que se agrupan en estas familias, se requiere también información aplicada que permita comprender el valor real tanto ecológico como económico de las diversas formas de las abejas silvestres de Colombia.

Ecosistemas Cafeteros de Nariño

En Colombia, la región cafetera está ubicada entre los 1000 y 2000 msnm, en una franja que cubre varios tipos de ecosistemas a lo largo de la región andina y cuenta con altos valores de diversidad y endemismo (Rappole et al., 2003), representando un importante espacio para la conservación de la diversidad de fauna polinizadora en áreas fragmentadas (Cepeda-Valencia et al., 2014; Méndez, 2004; Perfecto et al., 1997). Sin embargo, los estudios relacionados con la polinización en el sector cafetero de Colombia han sido escasos, ya que las variedades de *Coffea arabica* que se emplean en el país presentan una elevada capacidad de autopolinización y no se ha considerado un factor limitante para su producción (Arcila Pulgarín, 2007). A pesar de esto, Klein et al. (2003) aportaron evidencia experimental de que la polinización cruzada por las abejas causa un

aumento significativo en la producción de frutos de las especies de café autoestériles y autofértiles, implicando que el rendimiento del café puede mejorarse mediante el manejo de los campos para aumentar la visita de las abejas a las flores. Así mismo, Jaramillo Delgado (2012) al examinar la influencia de la polinización abierta y en particular de las abejas como agentes polinizadores en cafetales de Antioquia, encontró que la polinización cruzada cumple un papel relevante para la producción y calidad de los frutos de café, ayudando a disminuir el número de pérdida de frutos, aumentando el tamaño y peso de los mismos así como su concentración de azúcares (grados brix), lo que puede mejorar el sabor del producto final.

El departamento de Nariño cuenta con 37.3 mil ha de café (Federación Nacional de Cafeteros de Colombia, 2018) distribuidas en 41 de los 64 municipios que lo conforman, encontrándose el 66.63% de predios dedicados a este cultivo en la zona norte del departamento, mientras que el 33.37 % restante se distribuye en la zona suroccidental del mismo (Criollo Escobar et al., 2016). Gómez et al. (1991) identificaron en el departamento dos zonas agroecológicas con características agroclimáticas similares propicias para el cultivo de café, que corresponden a los ecotopos 220A y 221A. Por definición, Ecotopo "es un espacio vital delimitado en el que reinan unas condiciones ambientales similares". El ecotopo 220A se encuentra ubicado al norte del departamento y comprende las regiones ubicadas en la cuenca del río Patía y las subcuencas de los ríos Juanambú y Mayo, entre las coordenadas 1°21' y 1°42'LN y en el rango altitudinal entre 1300 - 1800 msnm, abarcando los municipios de San Pablo, Génova, La Unión, La Cruz, Taminango, San José de Albán, San Lorenzo, Berruecos (Arboleda), El Tablón y Buesaco, presentando una precipitación anual de 1700 a 1900 mm y caracterizándose por poseer plantaciones con sombrero muy disperso. Por otro lado, el ecotopo 221A se encuentra localizado en las zonas que hacen parte de la cuenca del río Guátara, entre

1°05' y 1°36'LN, entre 1400 y 2100 msnm y con una precipitación anual de 1400 a 1700mm, presentando la mayor parte de las plantaciones con sombrío.

En total, la zona cafetera representa alrededor del 1% de la superficie del departamento de Nariño. Sin embargo, a pesar de la baja proporción de cobertura de las plantaciones de café respecto al área del departamento, la progresiva transformación de los cultivos tradicionales cafeteros de sombra en monocultivos expuestos directamente al sol y la elevada tasa de pérdida de la cobertura vegetal original (Castillo & Calderón Leytón, 2017) ha generado cambios en el paisaje que pueden reducir de manera acelerada la diversidad de himenópteros y otros insectos (Méndez, 2004; Perfecto et al., 1997), implicando una reducción en los servicios ecosistémicos que estos sustentan. Para contrarrestar esta pérdida e intentar recuperar las funciones originales de estos sistemas, han surgido iniciativas agroecológicas en la zona orientadas a restablecer la biodiversidad, mejorar el equilibrio de los agroecosistemas, aumentar la cantidad y calidad de productos para su comercialización y permitir la suficiencia alimentaria de los agricultores. Según Alulima (2012), las principales prácticas llevadas a cabo en la producción del café agroecológico son aquellas destinadas a la conservación del suelo, rejuvenecimiento continuo del cafetal, la implementación de sistemas agroforestales dado que el cultivo requiere sombra y al tiempo de este sistema se puede aprovechar la producción de leña, frutas y madera, y preparación de abono y fertilizantes orgánicos con materiales propios de la zona, con el fin de contrarrestar los agentes que causan pérdidas en la producción.

Agroecología

La agroecología puede definirse como la ciencia que estudia la estructura y función de los agroecosistemas desde el punto de vista de sus relaciones ecosistémicas y culturales (León, T y Altieri, 2010), reconociendo en ellos múltiples interacciones de tipo

biofísico, social, económico, político y tecnológico (M. Altieri, 1999), y a menudo incorporando ideas sobre un enfoque de la agricultura más ligado al medio ambiente y más sensible socialmente, centrándose no sólo en la producción sino también en la sostenibilidad ecológica del sistema de producción (M. Altieri, 1999).

El estudio de los procesos e interacciones ecológicas que se dan en los sistemas de cultivo constituye la base de la agroecología, y su conocimiento pueden permitir la construcción de procesos agrarios diferentes al convencional, con una mejor administración de los sistemas agroecológicos, con menores impactos negativos en el medio ambiente y la sociedad, de manera más sostenible y con menor uso de insumos externos (M. Altieri, 1999; S. R. Gliessman, 1998; León, T y Altieri, 2010).

En Colombia las iniciativas que impulsan la agroecología en distintas regiones y a diferentes niveles se han construido sobre la base de una gran variedad de experiencias distintas entre sí, pero cuyo principal interés común ha sido conservar la biodiversidad, recuperar suelos y ecosistemas, así como aprovechar los residuos y subproductos de la finca, para de esta manera cerrar el ciclo productivo (Suyusama, 2020). Sin embargo, teniendo en cuenta el contexto sociopolítico, cultural y de conflicto armado en el territorio, estas iniciativas han sabido enfocarse más bien en el aspecto social de la agroecología, contando en general con escasas bases ecológicas que permitan aventurarse en el aprovechamiento concienzudo de los servicios ecosistémicos locales (p.e. la polinización realizada por especies de animales silvestres) para la mejora en la productividad y sostenibilidad de los agroecosistemas (León Sicard et al., 2015; Suyusama, 2020).

Lo anterior puede representar una de las limitaciones al momento de consolidar la producción agroecológica en el país, encontrando que actualmente en los mercados de exportación las incursiones más cercanas a procesos agroecológicos han sido de producción orgánica, pero que aún se mantienen distantes de la agroecología (Suyusama,

2020). Esto a su vez significa una gran desventaja para los cultivadores y dueños de fincas quienes conocen y siguen el actual modelo de globalización alimentaria, disuadiendo una posible transición agroecológica de su parte y por lo tanto prolongando las situaciones de ineficiencia que han llevado al agotamiento de los recursos productivos y a importantes disfunciones ecosistémicas de los sistemas agrarios mediante la implementación de monocultivos, los cuales, debido a su baja diversidad, son susceptibles a desastres climáticos, brotes de plagas y enfermedades (Suyusama, 2020).

S. Gliessman (2013) explica que una transición agroecológica en las fincas implica promover la acción participativa en la investigación y educación con un enfoque transdisciplinar, buscando soluciones alternativas a problemas complejos de los sistemas agroalimentarios, tales como el agotamiento de los recursos naturales, la degradación del medio ambiente, la pérdida de agrobiodiversidad, el hambre y la inseguridad alimentaria, la prepotencia de la industria alimentaria, el cambio climático, y la pérdida de agricultores y tierras de cultivo, estableciendo para ello un modelo lineal de 4 niveles (Tabla 1):

Tabla 1

Niveles de intervención para la Transición Agroecológica (Gliessman, 2010).

Nivel 1	Incrementar la eficiencia de las prácticas convencionales para reducir el consumo y uso de insumos externos costosos, escasos, o ambientalmente nocivos.
Nivel 2	Sustituir prácticas e insumos convencionales con prácticas alternativas o ecológicas.
Nivel 3	Rediseño del agroecosistema de manera que funcione sobre la base de un nuevo conjunto de procesos y relaciones ecológicas sustentables.

Nivel 4	Cambio de valores. Cultura de sustentabilidad. Reorganización social en el agroecosistema. Reestablecer una relación directa entre producción y consumo.
----------------	--

Nota: Extraído de Suyusama (2020).

En el trabajo de Suyusama (2020) se realizó un diagnóstico del estado de la agroecología en el suroccidente colombiano, comprendiendo los departamentos de Cauca y Nariño, identificando las redes, organizaciones, comunidades y/o productores que aplican principios agroecológicos en la producción agropecuaria y de conservación de la biodiversidad, y exponen las dificultades y perspectivas a futuro para la región. De esta manera, en Suyusama (op.cit.) encuentran que en general la transición agroecológica en Cauca y Nariño se ha centrado en el Nivel 2, en lo que se puede llamar “Agricultura orgánica de sustitución de insumos”, encontrando algunos casos de agroecosistemas Nivel 3 y 4, pero siendo éstos escasos (Tabla 1). Para alcanzar estos niveles, desde una dimensión ecológico-productiva (Sevilla Guzmán, 2006), resulta necesario identificar y entender los procesos y relaciones ecológicas que se dan en el agroecosistema posibilitando así un rediseño del mismo.

Por otro lado, de este mismo trabajo es posible inferir que en la dimensión ecológico-productiva el enfoque de las experiencias o procesos evaluados que impulsan una transición agroecológica se centra principalmente en los siguientes aspectos: (a) prácticas de recuperación y conservación de suelos, (b) manejo de organismos nocivos, (c) manejo eficiente del recurso hídrico, (d) incorporación de prácticas silvícolas y (e) manejo de residuos sólidos, lo que podría evidenciar un vacío en el conocimiento de los servicios ecológicos derivados de interacciones mutualistas limitando su aprovechamiento para mejorar la productividad y eficiencia de los sistemas. Justamente en Suyusama

(op.cit.) se menciona que una de las dificultades en esta dimensión es la falta de estudios científicos y sistematización de prácticas de manejo de finca agroecológica que permitan generar experiencias exitosas e impulsar la producción agroecológica a pequeña y gran escala, con la que se pueda generar ingresos y asegurar el buen vivir. Así mismo los autores esperan que a futuro se incrementen los volúmenes de producción agroecológica, así como también el autoconsumo y el consumo a nivel local, mejorando las técnicas de producción y haciendo más eficiente los sistemas finca. De esta manera queda claro que estudios que permitan un aprovechamiento más eficiente y sostenible de los servicios ecosistémicos locales resulta, más que pertinente, necesario para la agroecología en la región.

Redes de Interacción

La mejor manera de abordar el estudio de las interacciones entre las plantas y sus polinizadores es a través del enfoque de redes, en el cual las especies son representadas como nodos que se conectan a través enlaces cuando se presenta interacción entre ellas. Las redes mutualistas planta-animal pueden ser descritas como redes bipartitas que representan las interacciones entre (pero no intra) dos conjuntos distintos: plantas y animales, cuyas interacciones resultan netamente positivas en ambas direcciones (Bascompte & Jordano, 2006, 2007). Según Bascompte & Jordano (2008), dichas redes “constituyen la arquitectura de la biodiversidad”, y el entendimiento de su organización permite comprender más profundamente las condiciones por las que la vida se sustenta, acercando los estudios ecológicos a predecir la estructura, la dinámica y las respuestas de los sistemas ecológicos a perturbaciones, lo cual será fundamental en los años futuros para gestionar y preservar los sistemas ecológicos en la era del cambio global (Bascompte & Jordano, 2008; Montoya et al., 2006).

Las redes mutualistas se caracterizan por tener una mayor heterogeneidad en comparación a una red aleatoria, presentando una elevada variabilidad en el número de interacciones entre especies, lo cual significa que la mayoría de las especies (nodos en la red) presentan conexiones o interacciones con un grupo restringido de especies, mientras que algunas otras se hallan mucho más conectadas, tornándose más generalistas. Sin embargo, a diferencia de Internet y otras redes complejas, la probabilidad de encontrar especies altamente conectadas es ligeramente menor, hallándose las distribuciones de conectividad truncadas para valores muy elevados. Esta última característica se debe a la existencia de “interacciones prohibidas” debidas, principalmente, al desacople fenológico/espacial o incompatibilidades fenotípicas (Bascompte & Jordano, 2008; Vázquez et al., 2009) entre las especies que integran una comunidad y que reducen la probabilidad de que incluso las más generalistas puedan interaccionar con todas las especies.

Este patrón arquitectónico permite que las redes mutualistas, al ser más heterogéneas que una red aleatoria, presenten una mayor robustez ante la extinción de especies al azar o la pérdida de conexiones; y al no alcanzar el grado de heterogeneidad de otras redes complejas, resultan menos vulnerables ante la pérdida de las especies más generalistas (Bascompte & Jordano, 2008; Fortuna & Bascompte, 2006).

Propiedades Estructurales de las Redes de Interacción Mutualista

Diversidad de Interacción.

En su forma más simple, es el número de interacciones o enlaces entre las especies que conforman una red, siendo generalmente medida en términos relativos al número de especies o al número de enlaces potenciales, obteniéndose con este último su valor de conectancia (Tylianakis et al., 2010).

Una mayor diversidad de interacción en una red mutualista puede aumentar la tasa de procesos de los ecosistemas, así como estabilizarlos en el tiempo ante condiciones cambiantes, permitiendo de esta manera el mantenimiento de la resiliencia de los ecosistemas (Tylianakis et al., 2010). Por ejemplo, en el estudio realizado por Hoehn et al. (2008) se demostró que una mayor diversidad de polinizadores aumenta la producción de semillas debido a una complementariedad funcional, y Winfree & Kremen (2009) identificaron que una amplia diversidad de respuestas en las comunidades de abejas nativas resulta en un factor importante para el mantenimiento de las tasas de polinización de la sandía.

A menudo, el número de enlaces y la conectancia se utilizan para cuantificar el grado de especialización entre socios, pero dado que éstos índices se basan en datos cualitativos de presencia-ausencia, ignoran las frecuencias de interacción y dependen mucho del tamaño de la red o la intensidad de muestreo (Blüthgen et al., 2006).

Anidación.

La anidación es una característica de las redes mutualistas en donde las especies que interaccionan solo de manera especialista lo hacen preferentemente con especies más generalistas, y a su vez estas últimas interaccionan con un grupo aún más generalista, estructurando la red en una suerte de capas donde la más exterior está conformada por los más especialistas, mientras que los más generalistas constituyen el núcleo interno de la red, generando así una marcada asimetría en la especificidad de las interacciones (Bascompte et al., 2006; Bascompte, Jordano, Melián, et al., 2003; Bascompte & Jordano, 2008; Tylianakis et al., 2010; Vazquez & Aizen, 2004). Este patrón de ensamblaje aumenta con la complejidad o número de interacciones de la red, de esta manera, para un número definido de especies, aquellas comunidades con un mayor

número de interacciones resultan ser las más anidadas (Bascompte, Jordano, Melian, et al., 2003).

Esta característica proporciona un amortiguador contra extinciones secundarias o fluctuaciones temporales en la abundancia de las especies mutualistas, principalmente de las especies más especializadas que, según Henle et al. (2004), suelen ser las primeras en extinguirse; así, si la red se encuentra anidada, las especies restantes aún tendrán otras con las cuales interactuar debido a la redundancia de sus interacciones, aumentando notablemente la robustez de las redes (Bascompte, Jordano, Melian, et al., 2003; Bascompte & Jordano, 2008; Burgos et al., 2007; Memmott et al., 2004; Tylianakis et al., 2010; Vazquez & Aizen, 2004). De esta manera es posible discernir el recableado (cambios en las conexiones) de las especies cuando su recurso preferido no está disponible (Campos-Navarrete et al., 2013). Así mismo, el anidamiento de la red es capaz de reducir la competencia interespecífica efectiva y aumentar el número de especies coexistentes, dado que el número de socios compartidos es mayor los efectos positivos del mutualismo superan a los negativos de la competencia (Bastolla et al., 2009). Adicionalmente, según Fortuna & Bascompte (2006), la anidación junto con la heterogeneidad que presentan las redes mutualistas hace de ellas más resistentes frente a la pérdida del hábitat, permitiendo que conserven su funcionalidad hasta valores elevados de destrucción.

Modularidad.

La compartimentalización o modularidad se refiere a la estructuración de una red en compartimentos o subconjuntos dentro de los cuales las especies interactúan frecuentemente entre sí, pero poco con otras especies fuera de su compartimento. Esta característica puede ser causada por coevolución (especialización trófica; Dupont & Olesen, 2009; Olesen et al., 2007), como polinizadores de lengua / pico largo y flores

tubulares, indicando que la modularidad puede depender del agrupamiento de especies filogenéticamente relacionadas, aunque puede ser más común en redes antagónicas que mutualistas (Dupont & Olesen, 2009; Olesen et al., 2007; Tylianakis et al., 2010). A menudo se supone que la compartimentación aumenta la estabilidad de las redes de interacción, ya que las perturbaciones se propagarán en promedio más lentamente a través de una red compartimentada (aunque pueden extenderse rápidamente dentro de un compartimento). Las especies muy conectadas dentro de un compartimento se denominan "centros de módulos" y las especies que unen dos o más compartimentos se denominan "conectores", perteneciendo éstos últimos más probablemente al nivel trófico más alto. Se predice que la extinción de los conectores de módulos conduciría a la fragmentación del compartimento o de toda la red (respectivamente), con extinciones en cascada dentro o entre compartimentos (Olesen et al., 2007), sin embargo aún hace falta investigación empírica que permita confirmar dichas predicciones (Tylianakis et al., 2010). Olesen et al. (2007) afirman que todas las redes de polinización más grandes son modulares y esa modularidad es complementaria al anidamiento y la especificidad del enlace.

Intensidad de Interacción.

La intensidad o fuerza de las interacciones se refiere al grado de dependencia recíproca entre pares de especies que integran una red mutualista (planta-animal para redes de polinización). Ésta, tal como sucede con el número de interacciones por especie, resulta muy heterogénea en tales redes ecológicas, lo cual significa que existen unas pocas interacciones muy fuertes en una matriz de interacciones débiles conformada por la mayoría de las especies en la red (Bascompte et al., 2005, 2006; Bascompte & Jordano, 2008; Tylianakis et al., 2010). Adicional a esto, dichas interacciones también son altamente asimétricas, de modo que si una planta, sea el caso, depende fuertemente de

un polinizador, éste apenas dependerá de la planta (Bascompte et al., 2005, 2006; Bascompte & Jordano, 2008). Dicha especialización asimétrica resulta bastante común en las interacciones planta-polinizador, encontrándose que las interacciones más asimétricas se presentan en las comunidades grandes y con muchos pares de especies que interactúan (Vazquez & Aizen, 2004).

Esta conjunción de interacciones débiles y asimétricas permite que toda la red en conjunto sea más resistente a las extinciones secundarias. Esto se debe a que se evita la disminución poblacional en una especie a causa de la reducción de otra con la que interactúa, fenómeno que podría extenderse por toda la red y desencadenar cascadas de extinción. De esta manera las dependencias débiles y asimétricas mejoran la coexistencia a largo plazo favoreciendo la persistencia de especies en una comunidad y por tanto facilitando el mantenimiento de la biodiversidad (Bascompte et al., 2006; Bascompte & Jordano, 2008).

Distribución de Grado o de Conectividad.

La conectividad (*degree*) es el número de interacciones que implica a cada especie. La distribución de conectividad se refiere a la distribución de frecuencia de la cantidad de interacciones por especie, siendo análogo a la distribución de abundancia de especies, pero teniendo en cuenta el número de enlaces de cada especie y no la abundancia (Tylianakis et al., 2010).

Conocer la distribución de grado o de conectividad permite obtener información que sugiera procesos de formación de la red dependiendo del modelo ajustado, así como sus inherentes características de robustez y fragilidad. Existen tres modelos a los cuales la distribución de conectividad puede ajustarse. 1) El primero es el modelo aleatorio, en el cual nuevos nodos que ingresan a la red son capaces de interactuar con cualquier nodo existente con la misma probabilidad, conduciendo a una distribución de conectividad

exponencial. Las redes ajustadas a este modelo se denominan “de escala única” y demuestran fragilidad ante la eliminación (extinción) aleatoria de nodos. 2) El segundo es el modelo de vinculación preferencial, en el cual los nuevos nodos que ingresan a la red tienden a interactuar preferentemente con nodos que ya se encuentren bien conectados, lo cual conduce a una distribución de ley de potencia. Las redes que se ajustan a este modelo se denominan “de escala libre” ya que en ellas no se presenta una única escala en conectividades sino un amplio espectro desde especialistas a supergeneralistas. Éstas resultan mucho más robustas que las exponenciales ante la eliminación aleatoria de nodos, sin embargo, son muy frágiles a la eliminación selectiva de nodos hiperconectados. 3) Por último está el modelo de vinculación truncada. Las redes que se ajustan a este modelo se denominan “de escala amplia” y presentan características similares a las de escala libre. Su distribución de conectividad presenta un régimen de ley de potencia, sin embargo este es seguido por un marcado decaimiento exponencial o truncamiento indicando que los valores de conectividad se restringen después de alcanzar un cierto valor (valor de truncamiento), prohibiéndose así la hiperconectividad de los nodos, de esta manera se puede evitar la fragilidad ante la eliminación de nodos altamente conectados mientras se mantiene la robustez ante la desaparición aleatoria de estos (Albert & Barabási, 2000; Amaral et al., 2000; Bascompte & Jordano, 2008; Jordano et al., 2003).

Según Jordano et al. (2003), la mayoría de redes mutualistas de plantas y animales presentan patrones generalizados de escala amplia. Esto se debe a la existencia de enlaces prohibidos que surgen principalmente de atributos biológicos de las especies que conforman una red, como es el caso de la incompatibilidad fenológica o espacial entre plantas y animales con potencial para interactuar o las características fenotípicas adaptadas de estos (morfológicas o fisiológicas), que limitan el número de

especies en la comunidad con la que cualquiera de ellas realmente interactúa (Vázquez et al., 2009). Este escalamiento amplio en las redes mutualistas, además de brindar robustez ante la extinción de especies altamente conectadas, tiene importantes implicaciones para los procesos coevolutivos en ensamblajes de alta diversidad debido a la posibilidad de que las interacciones coevolutivas vuelvan a formarse a medida que las especies individuales entren al ensamblaje o se extingan, esto se debe a que la tendencia de que un nuevo nodo que ingresa a la red se conecte a otro que ya presente muchas conexiones (como en el caso de las redes de escala libre) disminuye (Jordano et al., 2003).

Centralidad.

Dado que no todos los nodos resultan igualmente importantes para la dinámica y estabilidad del sistema, la centralidad se encarga de cuantificar su importancia topológica individual en la red. Esto ilustra cuán rápido se pierde la estructura de la red cuando se eliminan selectivamente los nodos con mayor importancia o centrales en comparación a cuando se eliminan nodos al azar. Los diferentes índices de centralidad miden diferentes aspectos relacionados con la posición de un nodo dentro de su red. Por ejemplo, la centralidad de proximidad (CC) mide la proximidad de un nodo a todos los demás nodos de la red, es decir, los nodos con valores altos de CC pueden afectar rápidamente a otros nodos y viceversa. Por otro lado, la centralidad de intermediación (BC) describe la importancia de un nodo como conector entre diferentes partes de la red, encontrando que nodos con valores $BC > 0$ conectan áreas de la red que de otra manera estarían escasamente o no conectadas. En otras palabras, este índice se puede describir como la fracción de todos los “camino más cortos” entre nodos que pasan a través del nodo evaluado (Dormann, 2011). De esta manera, es posible identificar especies clave capaces de cumplir diferentes roles topológicos en la red, teniendo en cuenta su potencial de

afectar a muchas otras especies (*CC* alto) y su importancia como conector para la cohesión de la red (*BC* positivo) (Martín González et al., 2010).

Grado de Especialización.

La especialización o generalización de interacciones se ha representado más comúnmente como el número de socios (o "vínculos") que presenta cada nodo o especie en la red siguiendo una representación binaria de presencia-ausencia (diversidad de interacción: *degree*). Sin embargo, este enfoque cualitativo ignora cualquier distinción entre interacciones fuertes y débiles u ocasionales, además de sufrir fuertes efectos de muestreo. Por ejemplo, en un escenario donde el 99% de los individuos de una especie animal interactúa con una sola especie de planta, pero ocasionalmente un individuo se encuentra en otra planta, resulta indistinguible de un escenario diferente donde una especie animal interactúa regularmente con dos especies de plantas. Esto puede representar un gran inconveniente, ya que muchos descriptores de redes se relacionan directa o indirectamente con la especialización, siendo un concepto central en ecología. Por tanto, se han desarrollado varios enfoques para incluir directamente la variación en las frecuencias de interacción para cuantificar la especialización de la red, y aunque en general todas las métricas presentan sesgos en algún grado, algunas de ellas pueden considerarse relativamente imparciales y bastante consistentes en todas las intensidades de muestreo (Blüthgen, 2010; Blüthgen et al., 2006; Valdovinos, 2019). Fründ et al. (2016) argumentan que la implementación de un modelo de nicho, que simulan interacciones como búsqueda de consumidores que se mueven libremente con preferencias, puede permitir establecer el grado de especialización de la red y entender la variación en la estructura de la red capturando tanto los efectos de muestreo como su significado biológico, lo cual resulta necesario para conectar la ciencia de redes con la teoría

ecológica fundamental y para dar respuestas cuantitativas sólidas a problemas ecológicos aplicados.

En general, es posible distinguir dos niveles de medidas de especialización: (1) sobre especies focales y (2) sobre la red completa, que representa un conjunto de especies y sus socios de interacción. Los análisis a nivel de especie presentan una fácil interpretación biológica y permite comparar el grado de especialización entre las especies que conforman la red. Por otro lado, los análisis a nivel de red son útiles para realizar comparaciones entre redes, independientemente del tipo, y permiten estudiar patrones a nivel comunitario, como adaptaciones coevolutivas, estabilidad o resiliencia del ecosistema (Blüthgen et al., 2006).

El uso de las herramientas analíticas que permiten identificar propiedades de las redes, permite a su vez la simulación de escenarios predictivos útiles para el manejo, conservación y restauración del servicio de polinización, superando así el nivel meramente descriptivo de los estudios planta-polinizador al integrar la información de la interacción considerando tanto su estructura, funcionalidad y robustez (Memmott et al., 2004; Nates-Parra, 2016).

Sin embargo, Blüthgen (2010) alerta sobre las trampas que presentan estos análisis, mostrando que en múltiples casos las propiedades estructurales observadas en redes mutualistas pueden emerger de artefactos o sesgos muestrales, especialmente las propiedades de estructura binaria que surgen a partir de datos cualitativos de presencia/ausencia. Así, por ejemplo, las interacciones que a menudo faltan entre especies raras (características del anidamiento y distribuciones de grado heterogéneas) son el resultado de esfuerzos de muestreo escasos que no registran las interacciones de especies raras, subestimando así el número de interacciones y sobrestimando el grado de especialización. Por fortuna, explica Valdovinos (2019), los recientes modelos basados en

niche (p.e. Fründ et al., 2016) han ayudado a separar el efecto del muestreo incompleto del efecto de la abundancia y los rasgos de las especies en la estructuración de redes mutualistas, y que la implementación de fuentes de datos complementarias, como por ejemplo datos de transporte de polen, puede reducir la incidencia de enlaces perdidos causados por un muestreo incompleto y, por lo tanto, reducir los impactos del esfuerzo de muestreo en los datos de la red (Bosch et al., 2009; Coux et al., 2016; Jordano, 2016; Olesen et al., 2010). Así mismo, Las métricas de red cuantitativas que utilizan frecuencias de interacción como peso del enlace son más sólidas frente a la variación en el esfuerzo de muestreo y, a menudo, son más significativas que las métricas que solo asignan enlaces como presentes o ausentes (Blüthgen, 2010; Blüthgen et al., 2008).

A pesar de esto, los métodos cualitativos aún permiten un análisis detallado de los patrones de interacción dentro y entre redes, tal como comparaciones de redes entre diferentes tipos de interacción, gradientes biogeográficos, gradientes de biodiversidad y uso de la tierra, robustez de las redes contra los riesgos de extinción, asimetrías entre plantas y animales y relaciones entre especialización y abundancia (Blüthgen et al., 2006).

Así pues, la mayoría de redes mutualistas empíricas reportadas alrededor del mundo han presentado una estructura común, exhibiendo: (1) más especies de animales que de plantas, (2) conectancia moderada, (3) distribución de grados muy heterogénea, (4) alta anidación y (5) modularidad moderada (Bascompte & Jordano, 2007; Valdovinos, 2019). Esto les confiere robustez ante las perturbaciones y eventos de coextinción o pérdida de conexiones, entendiéndose que la capacidad de resiliencia de una comunidad mutualista se verá incrementada al mantener los valores más altos de diversidad de especies y de interacciones, ya que muestran relaciones en gran medida positivas de complejidad y estabilidad (Okuyama & Holland, 2008). Sin embargo, los disturbios a los hábitats naturales, así como el manejo de intensivo de los sistemas productivos, pueden

crear condiciones que incrementen la probabilidad de colapso de las redes de interacción. Por todo esto, conocer la estructura y el funcionamiento de dichas interacciones, tanto en ambientes conservados como intervenidos, resulta imprescindible para el diagnóstico, la conservación y la restauración de las comunidades de plantas y polinizadores y sus servicios derivados (Memmott et al., 2004; Menz et al., 2011; Tylianakis et al., 2010).

Estudio de Redes en Agroecosistemas

Actualmente la mayoría de estudios con enfoque de red en agroecosistemas se han dirigido a describir redes tróficas con el objetivo de controlar plagas y enfermedades (Tixier et al., 2013). Sin embargo, a pesar de la importancia de los polinizadores en la producción de alimentos, poco se ha estudiado sobre las redes de polinización y la dependencia de las plantas a polinizadores en agroecosistemas, especialmente en regiones tropicales. En este contexto, Aguado et al. (2019) brindan un precedente al describir las características de la red de polinizadores asociada a un agroecosistema en área de bosque seco tropical en Colombia y evaluar la influencia de los rasgos morfológicos de las especies en la polinización. Encontraron que la red conformada por 17 especies de himenópteros polinizadores y ocho especies de plantas (cinco agrícolas y tres arvenses) fue especializada, con un grado de anidamiento bajo y que las plantas fueron especialistas y dependientes a los polinizadores, sugiriendo así vulnerabilidad y un menor grado de resiliencia de la red ante posibles perturbaciones como la desaparición parcial o total de alguna de las especies interactuantes en el agroecosistema, especialmente de especies polinizadoras. Así mismo encontraron que las especies de himenópteros más importantes por su servicio de polinización fueron especies nativas, encontrándose incluso por encima de *A. mellifera*. 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.

Según Pocock et al. (2016), dado el atractivo visual y la simplicidad para comunicar la interdependencia de las especies (incluidos los humanos), el estudio de las comunidades ecológicas desde un enfoque de redes y la divulgación de sus resultados puede fungir como una herramienta fundamental para respaldar la participación pública y mejorar el valor de la ciencia ciudadana, en la que las personas contribuyen activamente a la investigación científica, y tiene el potencial de impulsar el compromiso de los tomadores de decisiones y las partes interesadas en su aplicación a sistemas socioeconómicos complejos, proporcionando una visión general de los datos basada en evidencia.

Materiales y Métodos

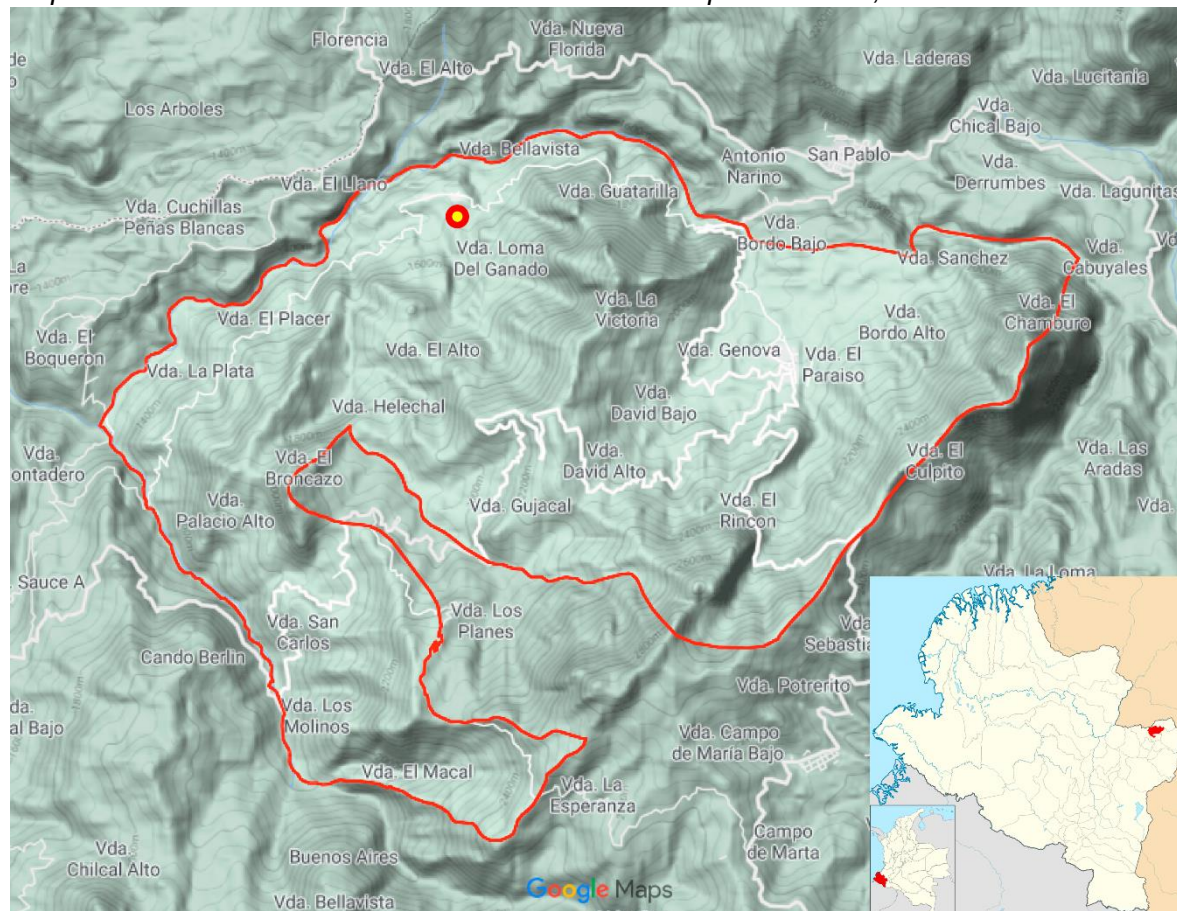
Zona de Estudio

El estudio se realizó en una finca agroecológica cafetera ubicada en la vereda Loma de Ortiz, corregimiento de Villa Nueva del municipio de Colón Génova, en la subregión Río Mayo del departamento de Nariño, en las coordenadas 1°39'44.8"N 77°03'33.0"W, y a una altitud de 1520 msnm. La finca presenta una extensión de 3 hectáreas, donde se han implementado 1.5 ha de cultivo con esquemas agroecológicos.

La precipitación promedio anual en el municipio es de 1597 mm, con picos máximos de 3430 mm en los meses de Enero-Abril y de Octubre-Noviembre, y mínimos de 492 mm en los meses de Junio-Agosto. La temperatura promedio anual es de 15.6 °C, oscilando entre 9.1 y 24 °C. La zona se encuentra dominada por vegetación de Bosque Seco Premontano (Holdridge, 1967), con sistemas productivos principalmente de café con sombra dispersa, encontrándose también lulo, tomate de mesa, tomate de árbol, banano, caña panelera, yuca y pastos (CORPONARIÑO, 2008).

Figura 1

Mapa de ubicación de la zona de estudio en el municipio de Colón, Génova.



Fases de la metodología

Fase 1

Esta fase correspondió al trabajo de campo y tuvo una duración de 3 meses. Se realizaron muestreos durante 50 días (no sucesivos) sin lluvia y preferiblemente soleados, distribuidos entre los meses de junio y agosto del 2021, siendo éste el lapso de mínima precipitación anual en la zona según la literatura. Los 7 primeros días de muestreo se destinaron exclusivamente a la identificación de plantas en estado de floración del agroecosistema y al muestreo de su contenido polínico. En los días siguientes se realizó

la captura, el muestreo de cargas polínicas y la clasificación morfoespecífica de las abejas presentes en la zona.

Fase 2

Durante esta fase, que contó una duración de 5 meses, correspondientes a septiembre-octubre (2021) y enero-marzo (2022), se realizó la identificación de las especies de abejas colectadas, así como el proceso correspondiente a la preparación, identificación y conteo de palinomorfos de las muestras obtenidas en campo.

Fase 3

En esta fase, que contó con una duración de 2 meses, entre marzo y mayo (2022), se llevó a cabo el análisis de los datos obtenidos y la cuantificación de las métricas de la red.

Objetivo 1: Identificación de las Especies de Plantas y Abejas que Conforman la Red de Polinización Presente en el Agroecosistema.

Plantas

Se identificaron y se tomaron muestras del contenido polínico de todas las especies de plantas que se encontraron en etapa de floración durante el periodo de muestreo. Este se realizó siguiendo transectos lineales con una separación de 2 metros entre los mismos y abarcando la totalidad del agroecosistema. La identificación preliminar de las especies en campo se realizó mediante la aplicación de la plataforma iNaturalista en su versión para Android, y posteriormente teniendo en cuenta repositorios de colecciones en línea como *biovirtual* de la Universidad Nacional de Colombia o *Global Plants* de la librería académica JSTOR.

Se tomaron muestras de polen fresco de los botones florales y de flores en estado de antesis de las plantas seleccionadas, frotando gelatina glicerizada en las anteras y depositando las muestras en tubos Eppendorf. Adicionalmente, se tomaron muestras de

botones florales y de estambres de flores en estado de antesis (preservados en alcohol) de las plantas seleccionadas, para su posterior disección y extracción de polen en laboratorio. Todas las muestras de polen fueron procesadas siguiendo el método de Acetólisis de Erdtman (1960), que consiste en una hidrólisis ácida del material polínico, donde se elimina la celulosa y componentes orgánicos del polen como intina y protoplasma, esto con el fin de dejar intacta la exina o capa externa facilitando la observación al microscopio de luz de su estructura y escultura. Posteriormente se elaboró una colección palinológica de referencia (palinoteca) de las plantas pertenecientes al agroecosistema que se empleó en la posterior identificación del polen de contacto transportados por las abejas.

Como apoyo, se recurrió a la clave interactiva ofrecida por la *Red de Catálogos Polínicos Online* (RCPOL), así como a bases de datos de polen neotropical (Weng et al., 2011), para la correcta identificación y clasificación de los palinomorfos muestreados.

Polinizadores y polen de contacto

Se realizó una captura dirigida de abejas mediante red entomológica dentro de los límites de la finca, en días sin lluvia y preferiblemente soleados. Con los primeros individuos de cada morfoespecie capturada, se elaboró una colección preliminar de referencia con la ayuda de la aplicación *iNaturalista* que permitió la diferenciación en campo de las morfoespecies observadas con base en características morfológicas evidentes a simple vista como tamaño y coloración. Los individuos fueron sacrificados en cámara letal con acetato de etilo y posteriormente frotados con gelatina glicerizada para muestrear el polen de contacto. Los trozos de gelatina cargados se guardaron en tubos Eppendorf individuales con su respectiva etiqueta. Los individuos colectados fueron depositados, igualmente, en tubos Eppendorf para su posterior montaje e identificación en laboratorio mediante el uso de claves taxonómicas (Michener, 2007; Silveira et al., 2002;

Smith-Pardo & Rita-Velez, 2008) y el apoyo de expertos del Laboratorio de Investigaciones en Abejas de la Universidad Nacional de Colombia (LABUN).

Objetivo 2: Determinación y Análisis de las Características

Estructurales de la Red de Polinización.

El muestreo de las interacciones se realizó mediante la identificación de las cargas polínicas de las abejas colectadas, lo cual, según Bosch et al. (2009), puede brindar evidencia más robusta de las interacciones que el muestreo por observación focal, detectando incluso aquellas entre especies raras.

Las muestras de polen en gelatina fueron acetolizadas y montadas en láminas porta-objetos y observadas en microscopio óptico. Se identificaron las especies vegetales del agroecosistema cuyo polen se encontró presente en cada muestra, usando para ello la base de datos palinológica referencial previamente construida. La presencia de más de 2 granos de polen de una especie vegetal del agroecosistema en la muestra de un individuo de una especie animal se registró como una interacción entre ambas especies.

Análisis de Datos y Métricas de la Red

Los datos de interacción obtenidos en el anterior apartado metodológico fueron consignados en una matriz de contingencia cuantitativa con las especies vegetales (P) en las filas y las especies animales (A) en las columnas, registrando la proporción de las interacciones entre una especie animal y una vegetal sobre el total de individuos muestreados de la especie animal, esto a fin de reducir el sesgo producido por la heterogeneidad del muestreo.

El análisis de la matriz se realizó usando el paquete Bipartite (v. 2.16) del software R (Dormann, 2011; Dormann et al., 2008, 2021; Dormann, Frund, et al., 2009), analizando las métricas de red correspondientes a la diversidad de interacción, anidación,

modularidad, intensidad de interacción, distribución de grado, centralidad, grado de especialización, robustez y el índice del servicio de polinización, usando las alternativas ponderadas cuando fue posible, dada su robustez frente a sesgos muestrales y mayor significancia frente a las métricas que solo usan presencia-ausencia (Bersier et al., 2002; Blüthgen, 2010; Blüthgen et al., 2008).

Diversidad de Interacción.

Inicialmente se calculó el número de especies de plantas (P), el número de especies animales (A), el tamaño de la red (S) y el número de interacciones observado (I).

Con esta información se procedió a determinar los siguientes parámetros:

1. Interacciones potenciales (AxP), que describe la cantidad de conexiones máxima posibles en la red.
2. Conectancia, $C = I/(AxP)$, que mide el número de conexiones en términos relativos al número de interacciones potenciales.
3. Densidad de la red o número medio de interacciones por especie (cualitativo), $\langle k \rangle = I/(A+P)$.

Su equivalente ponderado se calcula como el promedio entre el número efectivo de especies vegetales por especies polinizadoras (generaidad) y el número efectivo de especies polinizadoras por especies vegetales, ponderados por sus totales marginales (Bersier et al., 2002; Tylianakis et al., 2007).

Así mismo, se calculó la cantidad de especies del gremio contrario con las que interactúa cada especie en particular, lo cual funge como una métrica de especialización cualitativa denominada *degree* o grado de conectividad. Otras métricas de especialización usadas son descritas más adelante.

Anidación.

Este parámetro será calculado usando la alternativa ponderada del algoritmo *NODF* de Almeida-Neto et al. (2008) (*wNODF*). Los valores de *wNODF* oscilan entre 0 y 100, donde *wNODF* toma valores próximos a 100 en matrices perfectamente anidadas.

Modularidad.

La modularidad (Q) es una medida del grado en el que la red se encuentra organizada en módulos claramente delimitados. Este parámetro fue calculado usando la medición de modularidad de Beckett (2016). Los valores de Q oscilan entre 0 y 1, donde valores cercanos a 1 indican una mayor modularidad en la red. Debido a su naturaleza heurística, los resultados pueden variar con diferentes corridas, por lo cual el algoritmo se corrió 10 veces y se reportó el valor máximo de modularidad obtenido.

Así mismo, se calcularon los valores de conexión estandarizada y de participación, llamados c y z respectivamente, propuestos por Olesen et al. (2007) y Guimerà & Amaral (2005), donde c indica el grado de conectividad entre módulos y z el grado de conectividad intra módulos. Las especies que superan valores críticos en ambos estadísticos a la vez ($c = 0.625$ y $z = 2.5$), según Guimerà & Amaral (2005) se consideran “hubs” o “centrales”, ya que presentan una alta conectividad entre e intra módulos.

Modelo Nulo.

Luego de obtener los valores de anidación y modularidad, se evaluó si éstos resultan significativos en comparación con una expectativa aleatoria. De lo contrario, la estructura de la red detectada podría ser solo una consecuencia de la densidad de enlaces o de la conectividad (es decir, la fracción de enlaces reales en relación con el número total de enlaces posibles). Para ello se trabajó con un modelo nulo probabilístico, el cual mantiene una estructura bipartita y presenta una probabilidad de error de tipo I pequeña en comparación a otros modelos. Este modelo mantiene probabilísticamente el

número total de interacciones observado y aproximadamente mantiene el número de interacciones, o grado, por especie. La probabilidad de generar una interacción entre cualquier planta (huésped) y animal (polinizador) es la media aritmética de la probabilidad de interacción de la planta y el animal. Por tanto, la probabilidad de generar una interacción es proporcional al grado tanto de la planta como del animal (Fortuna et al., 2010).

Se generó un ensamble de 1000 matrices aleatorias, y para cada una se calcularon los valores de anidación y modularidad los cuales fueron comparados con los valores de la red real.

Intensidad de Interacción y Grado de Asimetría de Dependencia (ISA).

La intensidad de interacción se define como la suma de dependencias de cada especie, buscando una cuantificación de la relevancia de las especies entre todos sus compañeros (Bascompte et al., 2006).

A partir de lo anterior es posible obtener el grado de asimetría de dependencia (ISA), el cual puede interpretarse como una medida de especialización que indica el grado de dependencia de un nivel trófico en el otro. Valores positivos indican alta dependencia en el nivel trófico más alto y valores negativos dependencia del nivel trófico bajo (Bascompte et al., 2006; Blüthgen et al., 2007).

Distribución de Grado o de Conectividad.

La conectividad es el número de interacciones registradas para cada especie animal (A_i) o vegetal (A_j) (*degree*).

La distribución de conectividad se refiere a la distribución de frecuencia de la cantidad de interacciones por especie, siendo análogo a la distribución de abundancia de especies, pero teniendo en cuenta el número de enlaces de cada especie y no la

abundancia (Tylianakis et al., 2010). Este parámetro ajusta la distribución de grado de cada nivel trófico a una de tres funciones: exponencial, ley de potencia y ley de potencia truncada. La función ajustada indica la robustez de la red frente a la eliminación tanto aleatoria como selectiva de nodos, siendo el ajuste de ley de potencia truncada la más robusta frente a ambos casos y a la que la mayoría de redes mutualistas naturales se ajustan.

Centralidad.

La centralidad se encarga de cuantificar la importancia topológica individual de cada nodo en la red. Para los índices de centralidad se utilizaron proyecciones unidireccionales de las redes bipartitas para cada grupo (plantas y abejas), donde se asigna un enlace a un par de especies que comparten una interacción con un miembro del otro conjunto (Martín González et al., 2010).

Centralidad de proximidad (CC), mide la proximidad de un nodo a todos los demás nodos de la red, es decir, los nodos con valores altos de CC pueden afectar rápidamente a otros nodos y viceversa.

Centralidad de Intermediación (BC), describe la importancia de un nodo como conector entre diferentes partes de la red evaluando la proporción de “camino más cortos” entre nodos que pasan a través de este, encontrando que nodos con valores $BC > 0$ conectan áreas de la red que de otra manera estarían escasamente o no conectadas.

Grado de Especialización.

Especialización de la red. Índice H_2' . Este índice cuantitativo describe el nivel de “especialización complementaria” (o selectividad) de una red bipartita completa (Blüthgen et al., 2006). Describe en qué medida las interacciones observadas se desvían de las que se esperarían dados los totales marginales de las especies. Cuanto más selectiva es una

especie, más grande es H_2' para la web. Según Blüthgen et al. (2008), H_2' es un índice fuertemente asociado al anidamiento, que describe la especialización en términos de exclusividad o especialización recíproca, en donde $H_2'=0$ representa un escenario con una especialización más bien asimétrica entre compañeros y que representa el escenario más anidado posible, mientras que $H_2'=1$ la mayor desviación posible de este ensamblaje anidado debido a una fuerte especialización simétrica.

Índice d' , calcula cuán fuertemente se desvía una especie de una muestra aleatoria de socios interactuantes disponibles. Los valores oscilan entre 0 (sin especialización) a 1 (especialista perfecto). En el caso de una red de polinización, un polinizador puede estar interactuando solo con una especie de planta, pero si esta especie es la más dominante, habrá evidencia limitada de especialización. Por tanto, este polinizador recibiría un valor bajo. Por el contrario, un polinizador que interactúe solo con las dos plantas más raras tendría un valor muy alto de d' . Blüthgen et al. (2008) describen este índice como una medida del grado de interacción exclusiva de una especie con su socio (es decir especialización recíproca), teniendo en cuenta tanto la cantidad de socios como el peso de sus interacciones, en donde un $d' = 1$ indica especialización o dependencia mutua simétrica y total de la especie con su compañero y nula redundancia con sus competidores putativos, mientras que un $d' = 0$ indica generalización y/o una fuerte asimetría de dependencia entre socios.

Robustez de la red

El grado de robustez (R) evalúa la estabilidad de la red frente a la pérdida de especies de manera diferencial para cada grupo o gremio trófico, calculando el área debajo de una curva de extinción acumulada aleatoria (Burgos et al., 2007; Memmott et al., 2004).

Para una comparación visual, se realizaron curvas de extinción acumulada de especies para cada grupo trófico de dos maneras diferentes: (1) removiendo especies de forma aleatoria y (2) removiendo selectivamente desde las especies mejor conectadas hasta aquellas con menos conexiones.

Índice del Servicio de Polinización PSI.

El índice del servicio de polinización (*PSI*) o índice de soporte a polinizador (dependiendo del nivel trófico), estima la importancia de un polinizador para todas las especies de plantas. Para ello se llevan a cabo tres pasos: primero, se calcula, para cada especie polinizadora, la proporción en la que visita cada especie de planta. Segundo, se calcula la proporción en la que una planta es visitada por cada especie polinizadora. Al multiplicar estas dos proporciones, se obtiene la porción de polen propio para cada especie de planta (porque esto depende tanto de la especialización de polinizadores (paso 1) como de la receptividad específica de la planta (paso 2). Finalmente, se suman las proporciones de polen propio entregado en todas las especies de plantas. Éste es el valor *PSI*. Cuando el valor es máximo, 1, indica que todo el polen se entrega a una especie de planta que depende completamente del polinizador monoléctico. Cuando el valor es mínimo, 0, indica que un polinizador es irrelevante para todas las especies de plantas (Dormann et al., 2021).

Resultados

A nivel de red se encontró que ésta se encuentra conformada por 34 especies de plantas (*P*) que interactuaron con 23 especies de abejas (*A*) dentro del agroecosistema, conformando un tamaño de red de 57 especies (*S*) (Figura 2). Se registró un total de 106 interacciones (*I*) de 782 posibles ($A \times P$), arrojando un bajo valor de conectancia (*C*) de 0.135, con su equivalente ponderada de 0.09, y un número medio de 1.86 interacciones por especie, con una densidad de enlaces (equivalente ponderada) de 5.34. La mayoría de especies vegetales presentaron un escaso número de interacciones (*degree*, Tabla 2), mostrándose como especialistas a nivel de grupo, presentando interacciones con 3.12 especies de abeja en promedio, mientras que las abejas se mostraron más generalistas en comparación, interactuando con 4.61 especies vegetales en promedio. Sus equivalentes ponderadas arrojan promedios de 7.65 interacciones para las plantas y 5.51 interacciones para las abejas, lo cual, teniendo en cuenta la cantidad de especies promedio con las que interactúa cada grupo, indica una asimetría en las fuerzas de interacción (Dormann, Fründ, et al., 2009) (Tabla 2).

Las plantas del agroecosistema que participan en la red de interacción evaluada pertenecen a 20 familias, siendo la más representativa Asteraceae con 10 especies (*Ageratum conyzoides*, aff. *Acmella* sp *Bidens* sp, *Emilia* sp, *Galinsoga* sp, *Jaegeria* sp, *Pseudelephantopus spicatus*, *Sigesbeckia* sp, *Synedrella* sp, y *Tithonia diversifolia*) (Anexo 2), todas consideradas arvenses dentro del agroecosistema. Dentro de este mismo subgrupo de arvenses se destacan las especies *Bidens* sp. (Asteraceae) y *Sida* sp. (Malvaceae) como aquellas que presentan interacción con mayor número de especies polinizadoras con 16 y 10 interacciones respectivamente, mostrándose a su vez como las más generalistas en todo el gremio de plantas, seguidas por *Hypoxis* sp. (Hypoxidaceae),

Salvia sp. (Lamiaceae) y *Piper sp.* (Piperaceae) con 7, 6 y 5 interacciones respectivamente (*degree* en Tabla 2; Figura 2).

La vegetación de carácter productivo o de propósito está compuesta por las familias Rubiaceae (*Coffea arabica*), Musaceae (*Musa acuminata*), Myrtaceae (*Psidium sp.*), Cucurbitaceae (*Cucurbita sp.*), Fabaceae (*Inga sp* y *Arachis pintoï*), Bixaceae (*Bixa orellana*), Rutaceae (*Citrus x aurantium*) y Lauraceae (*Persea americana*). En este subgrupo, aquellas especies que presentaron interacción con un mayor número de especies polinizadoras fueron *Coffea arabica* y *Psidium sp.*, con 4 interacciones cada una (*degree* en Tabla 2; Figura 2).

Las abejas que conforman la red pertenecen a las familias Apidae y Halictidae, encontrando 7 géneros en cada una, siendo *Augochlora* (Halictidae) el género más representativo con 7 especies (Anexo 1). Se destaca la especie *Apis mellifera* (Apidae) como aquella que presenta interacción con un mayor número de especies vegetales, con 20 interacciones, seguida de *Tetragonisca sp* (Apidae) con 12 interacciones y *Lasioglossum sp.* (Halictidae), *Paratrigo sp* (Apidae) y *Partamona sp* (Apidae) con 10 interacciones cada una (*degree* en Tabla 2; Figura 2). Exceptuando *A. mellifera*, todas las especies de polinizadores son nativas de la región (Nates-Parra, 2005).

Figura 2

Gráfica bipartita de la red de polinización planta-abeja.

especies cultivadas o de propósito; las 23 especies de abejas se ubican al lado derecho, siendo representadas en color amarillo las abejas nativas, mientras que *A. mellifera* se representa con el color rosa. El tamaño de los nodos (especies) representa su dominancia en las interacciones de la red. Las bandas grises son los enlaces o interacciones entre plantas y animales. El grosor de la banda representa la fuerza o importancia de la interacción entre el par de especies. La codificación se indica en la Tabla 2.

La red de interacción presenta una estructura muy poco anidada (*weighted NODF* = 17.77), lo cual se evidencia al compararse con los valores de anidamiento esperados para redes de tamaño similar (modelos nulos) (Figura 3.C), indicando una organización con tendencia a la aleatoriedad y en donde las especies tienden a interactuar con otras que presentan un grado de conectividad similar, a diferencia de lo que se esperaría en la mayoría de redes mutualistas (patrón de muñecas rusas).

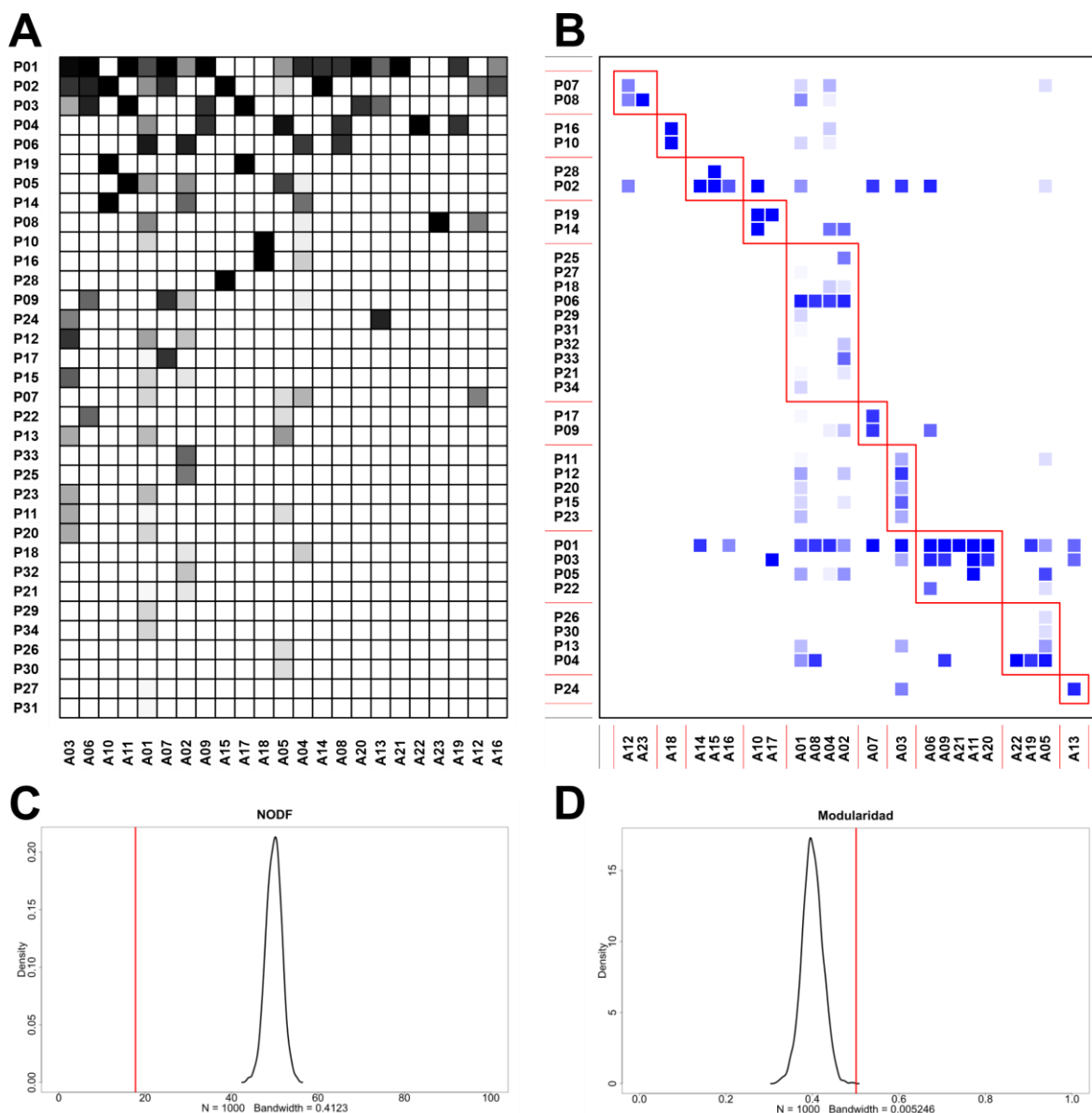
Así mismo, la estructura de la red se muestra modular ($Q = 0.5$), encontrando 10 módulos diferenciados en los cuales las especies que los conforman interactúan más entre ellas que con las especies de otros grupos dentro de la red (Figura 3.B), y siendo este valor mayor que lo esperado para modelos nulos (Figura 3.D). Esto indica una subestructuración de los gremios en grupos funcionales complementarios y escasamente redundantes en términos de frecuencia de interacción, con una escasa competencia experimentada por las especies de un mismo gremio ubicadas en diferentes módulos, lo cual se ve reflejado en los bajos valores de solapamiento de nicho mostrados tanto por plantas como por abejas (*Niche overlap* = 0.14 y 0.25 respectivamente, Tabla 2).

Dentro de esta propiedad modular es posible encontrar cuatro especies con un grado de conectividad entre módulos (c) superior a 0.625: *Bidens sp* ($c = 0.71$), *Sida sp* ($c = 0.63$) y *Piper sp* ($c = 0.63$) del lado de las plantas, y tan solo *Paratrigona sp* ($c = 0.63$) del lado de las abejas (Tabla 2), siendo estas especies aquellas que permiten que los

módulos interactúen entre sí de manera significativa dentro de la red y mantienen la cohesión en la estructura modular de la misma. Por otro lado, para el grado de conectividad intra modular (z), tan solo se encontró una especie vegetal con un valor superior a 2.5: *Coffea arabica* ($z = 2.84$), mientras que ninguna especie de polinizador superó dicho valor (Tabla 2); esto indica un importante grado de fragilidad interna de los módulos individuales frente a perturbaciones aleatorias, exceptuando el módulo de mayor tamaño en el que *C. arabica* funge como centro de módulo. Ninguna especie de ambos grupos presentó a la vez valores de c y z superiores a los límites establecidos por Guimerà & Amaral (2005), por lo cual se considera que la red no presenta “hubs” estructurales en su modularidad.

Figura 3

Gráficos de anidamiento, modularidad y sus valores versus 1000 modelos nulos.



Nota. Matriz de interacciones planta-abeja con filas y columnas organizadas de manera que se optimiza la visualización del **A.** anidamiento y **B.** la modularidad. Cada cuadro oscuro representa una interacción registrada entre plantas (filas) y las abejas polinizadoras (columnas), y su opacidad o intensidad de color representa la fuerza de esa interacción. **C** y **D.** Gráficas de distribución para los valores *weighted-NODF* (anidamiento) y *Q* (modularidad) de los modelos nulos generados. Las líneas rojas representan los valores *weighted-NODF* y *Q* reales arrojados para la red estudiada.

La red presenta una tendencia hacia la especialización recíproca ($H_2'=0.6$), concordando y explicando el bajo grado de anidamiento y notable modularidad registrados. A nivel de grupo, se encontraron únicamente dos especies de abejas significativamente especialistas de manera recíproca: *Lasioglossum (Dialictus) sp2* que interactúa con *Ageratum conyzoides* y *aff.Acmella sp*, presentando un valor $d'=0.96$, y *Exomalopsis sp* interactuando con *Psidium sp* y presentando un valor $d'=0.83$ (Figura 2, Tabla 2), las cuales, dado que sus valores se aproximan a 1, pueden ser consideradas especialistas casi perfectas en esta red y cuya actividad polinizadora no compete con los demás miembros de su grupo dada la reciprocidad de sus interacciones. Por otro lado, las especies vegetales mantuvieron valores bajos de especialización recíproca, indicando una asimetría de dependencia individual con sus polinizadores asociados.

Así, el grado de asimetría de dependencia (ISA) arrojó un valor de -1.35, lo cual evidencia esa mayor dependencia por parte de las plantas hacia los polinizadores que viceversa. Es decir, para esta red, la mayoría de especies vegetales en conjunto tienden a ser más dependientes en relación a las abejas, presentando pocas o una sola interacción significativamente fuerte con su compañero polinizador, mientras que la dependencia de éstos últimos tiende a estar dividida entre varios enlaces.

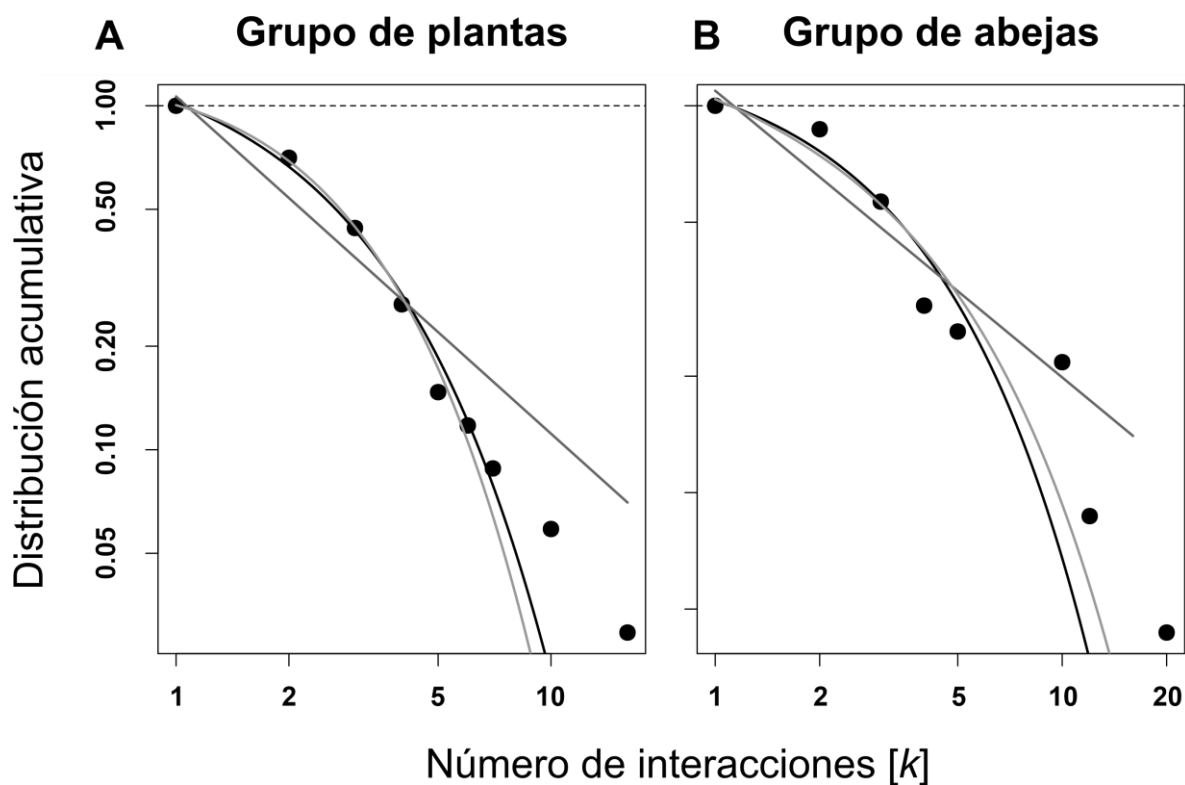
La distribución de conectividad para las especies vegetales se ajustó mejor a una curva exponencial ($p=1.32e-07$), aunque el ajuste con la curva de ley de potencia también resultó significativo ($p=6.23e-05$), mientras que para las especies de polinizadores, la distribución se ajustó mejor a una curva de ley de potencia ($p=0.0009$) (Figura 4).

Ambos grupos tróficos en la red se mostraron relativamente robustos frente a la pérdida aleatoria de sus compañeros, encontrando en las abejas un valor mayor de robustez general frente a la pérdida aleatoria de especies vegetales ($R=0.74$) (Figura 5.A), mientras que las plantas se mostraron levemente más sensibles ante la eliminación de

abejas ($R=0.68$) (Figura 5.B). Por otro lado, la remoción selectiva de las especies más conectadas generó extinciones secundarias mucho más rápidamente, tanto para la eliminación de plantas ($R=0.42$) como de abejas ($R=0.36$) (Figura 5.C,D), indicando una importante vulnerabilidad de la red, especialmente de las especies vegetales presentes en el agroecosistema, ante eventos de este tipo.

Figura 4

Gráfica de distribución de conectividad para los dos niveles tróficos.



Nota. A. Nivel trófico bajo (plantas) y B. el nivel trófico alto (abejas). En las abscisas se muestra el número de enlaces que pueden presentar las especies de ese grupo y en las ordenadas se indica la distribución acumulativa de las especies o la proporción de las mismas que presenta un número dado de enlaces. Se indican las curvas de ajuste de los modelos exponencial (negro), ley de potencia (gris oscuro) y ley de potencia truncada

(Gris claro), siendo este último el modelo al cual se suelen ajustar la mayoría de redes mutualistas en entornos naturales registradas en la literatura, pero no en este trabajo.

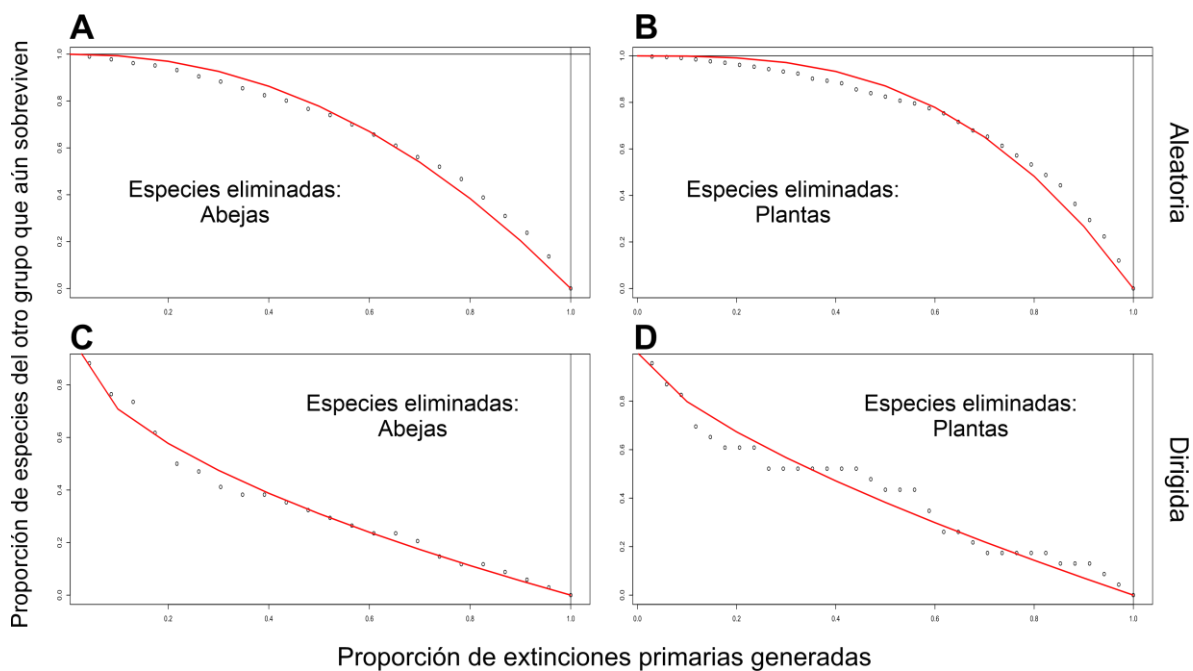
En cuanto a las medidas de centralidad de proximidad (CC), se encontraron valores entre 0.003 y 0.088 para el grupo de plantas y entre 0.016 y 0.035 para las abejas, los cuales resultan bastante bajos para ambos grupos, indicando que, en la red, no hay una especie (nodo) superconectada y que sea capaz de afectar rápidamente a las demás especies en su grupo trófico (Tabla 2).

Para la centralidad de intermediación (BC) se encontró que las especies con los valores más significativos fueron *Bidens sp* (0.538), *Coffea arabica* (0.209) y *Sida sp* (0.159) para el grupo vegetal, mientras que *Apis mellifera* (0.262), *Lasioglossum sp* (0.140), *Augochlora (Oxystoglocella) sp1* (0.119), *Paratrigona sp* (0.117) y *Agapostemon sp* (0.117) destacaron como los intermediarios más efectivos en el grupo de polinizadores (Tabla 2). Estas especies fungen como los conectores o intermediarios más importantes para su grupo trófico, cuya disminución o desaparición podría implicar una reducción en la cohesión de la red, y por ende la fragmentación de la comunidad.

En cuanto a los polinizadores, se encontró que la especie más importante para el agroecosistema con base en su servicio como polinizador fue *Lasioglossum (Dialictus) sp2* ($PSI=0.92$), de cuyo servicio dependen *Ageratum conyzoides* y *aff.Acmella sp*. Detrás de esta se encontraron *Exomalopsis sp* ($PSI=0.67$), polinizadora de *Psidium sp*, y *Augochlora (Oxystoglocella) sp3* ($PSI=0.59$), polinizadora de *Sida sp* y *Cucurbita sp*. Las demás especies no mostraron valores significativos en su servicio de polinización dentro de la comunidad agroecológica (Tabla 2).

Figura 5

Gráficas de las curvas de extinción secundaria en ambos grupos tróficos.



Nota. Tasa de extinción en plantas al remover las especies animales (izquierda) y en abejas al remover las especies vegetales (derecha) en la red estudiada. En las abscisas se indica la proporción de especies removidas y en las ordenadas la proporción de las especies en el otro grupo trófico que permanecen aún con vida. Se usaron dos métodos de remoción de especies: **A,B.** mediante remoción aleatoria de especies (opción por defecto para la evaluación de la red) y **C,D.** mediante la remoción dirigida de las especies mejor conectadas en la red. Este último representa el peor caso posible para una comunidad biológica.

Tabla 2

Métricas de la red de interacción a nivel de grupo y especies.

Código	Especie	degree	Enlaces promedio	Enlaces promedio (pond.)	c	z	CC	BC	d'	Niche overlap	R	PSI
Plantas												
P01	Bidens sp.	16	3.12	7.65	0.71	1.39	0.09	0.54	0.00	0.14	0.68	-
P02	Sida sp.	10			0.63	0.71	0.07	0.16	0.00			-
P03	Hypoxis sp.	7			0.57	0.06	0.07	0.01	0.00			-
P04	Salvia sp.	6			0.40	1.50	0.07	0.05	0.19			-
P05	Piper sp.	5			0.63	-0.67	0.06	0.00	0.00			-
P06	Coffea arabica	4			0.00	2.84	0.09	0.21	0.00			-
P07	Oplismenus burmannii	4			0.41	0.71	0.02	0.00	0.00			-
P08	Psidium sp.	4			0.12	0.00	0.03	0.00	0.15			-
P09	Solanum sp.	4			0.59	-0.71	0.05	0.00	0.00			-
P10	Ageratum conyzoides	3			0.15	1.41	0.01	0.03	0.06			-
P11	Commelina sp.	3			0.60	0.71	0.02	0.00	0.00			-
P12	Emilia sp.	3			0.45	0.00	0.04	0.00	0.00			-
P13	Jaegeria sp.	3			0.62	-0.45	0.03	0.00	0.00			-
P14	Sigesbeckia sp.	3			0.50	-0.71	0.05	0.00	0.00			-
P15	Tinantia sp.	3			0.38	-0.71	0.03	0.00	0.00			-
P16	aff. Acmella sp.	2			0.15	-	0.01	0.00	0.19			-
P17	Chaetogastra sp.	2			0.11	0.71	0.03	0.00	0.00			-
P18	Citrus x aurantium	2			0.00	0.00	0.01	0.00	0.00			-
P19	Persea americana	2			0.00	0.00	0.04	0.00	0.20			-
P20	Persicaria sp.	2			0.47	-0.25	0.02	0.00	0.00			-
P21	Pseudelephantopus spicatus	2			0.00	-0.36	0.01	0.00	0.00			-
P22	Synedrella sp.	2			0.31	-0.71	0.03	0.00	0.00			-
P23	Tithonia diversifolia	2			0.50	-0.71	0.02	0.00	0.00			-
P24	Tradescantia sp.	2			0.24	-0.79	0.04	0.00	0.03			-
P25	Amaranthus sp.	1			0.00	-0.18	0.02	0.00	0.12			-
P26	Arachis pintoi	1			0.00	-0.21	0.00	0.00	0.13			-
P27	Bixa orellana	1			0.00	-0.35	0.00	0.00	0.03			-
P28	Cucurbita sp.	1			0.00	-0.35	0.04	0.00	0.39			-
P29	Galinsoga sp.	1			0.00	-0.36	0.01	0.00	0.03			-
P30	Inga sp.	1			0.00	-0.39	0.00	0.00	0.13			-
P31	Musa acuminata	1			0.00	-0.39	0.00	0.00	0.03			-
P32	Oplismenus sp.	1			0.00	-0.52	0.01	0.00	0.08			-
P33	Phyllanthus sp.	1			0.00	-0.52	0.03	0.00	0.13			-
P34	Spermacoce sp.	1			0.00	-0.71	0.01	0.00	0.03			-
Abejas												
A01	Apis mellifera	20	4.61	5.51	0.48	0.98	0.02	0.26	0.00	0.25	0.74	0.24
A02	Tetragonisca sp.	12			0.23	0.73	0.02	0.00	0.30			0.44
A03	Lasioglossum sp.	10			0.35	-	0.03	0.14	0.15			0.35
A04	Paratrigona sp.	10			0.63	-0.72	0.02	0.12	0.00			0.15
A05	Partamona sp.	10			0.37	1.15	0.02	0.05	0.02			0.26
A06	Augochlora (Augochlora) sp.2	5			0.45	0.99	0.04	0.08	0.02			0.23
A07	Pseudaugochlora sp.	4			0.21	-	0.03	0.01	0.13			0.35
A08	Augochlora (Augochlora) sp.1	3			0.59	-0.99	0.02	0.01	0.00			0.13
A09	Augochlora (Oxystoglocella) sp.1	3			0.48	-0.63	0.03	0.12	0.00			0.12
A10	Augochlora (Oxystoglocella) sp.2	3			0.24	0.71	0.03	0.01	0.47			0.43
A11	Ceratalictus sp.	3			0.00	1.18	0.03	0.05	0.21			0.30
A12	Ceratina sp.	3			0.12	0.71	0.02	0.02	0.29			0.25
A13	Lasioglossum (Dialictus) sp.1	3			0.23	-	0.02	0.00	0.19			0.39
A14	Agapostemon sp.	2			0.34	-0.38	0.03	0.12	0.00			0.14
A15	Augochlora (Oxystoglocella) sp.3	2			0.00	1.13	0.03	0.00	0.58			0.59
A16	Caenaugochlora sp.	2			0.34	-0.76	0.02	0.00	0.00			0.05
A17	Centris sp.	2			0.44	-0.71	0.03	0.00	0.48			0.37
A18	Lasioglossum (Dialictus) sp.2	2			0.00	-	0.02	0.00	0.96			0.92
A19	Lasioglossum (Dialictus) sp.3	2			0.38	-0.64	0.02	0.00	0.00			0.10
A20	Neocorynura sp.	2			0.00	-0.63	0.03	0.00	0.00			0.11
A21	Augochlora sp.1	1			0.00	-0.91	0.03	0.00	0.00			0.10
A22	Augochlora sp.2	1			0.00	-0.51	0.02	0.00	0.46			0.29
A23	Exomalopsis sp.	1			0.00	-0.71	0.02	0.00	0.83			0.67

Nota. En el grupo de las plantas, en resaltado naranja las especies productivas o de propósito; en verde las especies arvenses. En el grupo de las abejas, en rosa la especie

considerada como introducida; en amarillo las especies silvestres. Las casillas en gris indican valores destacables en cada métrica, cuando aplica.

Discusión

Se presenta la primera caracterización de la estructura funcional de una red de interacción entre plantas de un sistema cafetero con estándares agroecológicos y sus abejas polinizadoras en la región. Se encontró que, a pesar de las limitaciones espaciales de la finca, la red presenta un gran tamaño en cuanto a cantidad de especies interactuantes (57 especies, Figura 2), en comparación con la red de polinización evaluada por Aguado et al. (2019) en un sistema agroecológico tropical no cafetero, la cual estuvo conformada por tan solo 25 especies interactuantes (8 especies vegetales; 18 himenópteros). Esto puede explicarse debido a la diversificación vegetal impulsada por la administración de la finca evaluada en este trabajo, así como a la gran diversidad que albergan los ecosistemas cafeteros, los cuales, según diferentes autores (Cepeda-Valencia et al., 2014; Giraldo R. et al., 2009; Méndez, 2004; Perfecto et al., 1997, 2014; Rappole et al., 2003), fungen como refugios para la diversidad de insectos polinizadores. Curiosamente, la proporción entre grupos de plantas y animales resultó opuesta a lo reportado en la mayoría de estudios enfocados en redes planta-polinizador, las cuales generalmente encuentran una mayor cantidad de especies polinizadoras que de plantas (Alvarado Ospino et al., 2020; Campos-Navarrete et al., 2013; Olesen et al., 2007; Reis Diniz & Tunes Buschini, 2015), lo cual, y de manera similar (aunque menos evidente) que la red planta-polinizador en meliponinos descrita por Garzón Tovar (2019), puede deberse a la delimitación de este trabajo al grupo Anthofila, dado que este grupo resultan taxonómicamente menos amplio que los grupos de polinizadores evaluados en la mayoría de trabajos; esto además de la diversificación vegetal que la administración de la parcela productiva ha buscado de manera activa, aumentando así la cantidad de especies vegetales presentes en la finca.

La red presenta una estructura modular con un valor $Q=0.5$ y 10 módulos identificados, siendo una característica común en las redes de interacción planta-polinizador, asemejándose al promedio de los datos evaluados por Olesen et al. (2007) ($mod=0.52$ y 8.8 módulos; algoritmos diferentes a los usados en este trabajo) y por Beckett (2016) ($Q = 0.47$ con 7.26 módulos; algoritmo usado en este trabajo) para las redes mutualistas naturales usadas como dataset en sus respectivos trabajos. Según Olesen et al. (2007), Tylianakis et al. (2010) y Dormann et al. (2017), un valor alto en esta característica puede incrementar la estabilidad global de las redes al prevenir la propagación de una cadena de extinción de especies a toda la red, y al no presentarse especies "hubs" o supergeneralistas, como es el caso, se reduce la fragilidad del sistema frente a la propagación de perturbaciones como patógenos o enfermedades. De manera complementaria, el escaso sobrelapamiento de nicho mostrado por ambos grupos tróficos (*Niche overlap*, Tabla 2) indica una subestructuración de los gremios en grupos funcionales complementarios y escasamente redundantes en términos de frecuencia de interacción, lo cual, como se argumenta en los trabajos de Bastolla et al. (2009), Tylianakis et al. (2010) y Dormann et al. (2017), reduce la competencia experimentada por las especies de un mismo gremio ubicadas en diferentes módulos, incrementando así su capacidad de coexistencia.

Por otro lado, la red del agroecosistema cafetero se mostró escasamente anidada ($NODF=17.7$), esto a pesar de que el anidamiento se presenta como una propiedad característica que promueve la estabilidad de las redes mutualistas naturales actuando como amortiguador frente a extinciones secundarias (Almeida-Neto et al., 2007; Bascompte, Jordano, Melián, et al., 2003; Bascompte & Jordano, 2006; Bosch et al., 2009; Memmott et al., 2004; Tylianakis et al., 2010), encontrando un valor promedio de 0.88, o cercano, en estas redes (Olesen et al., 2007). Sin embargo, un patrón menos

anidado, según lo hallado por Dáttilo et al. (2016), puede contribuir a reducir la fragilidad de la red frente a perturbaciones que amenacen a las especies más generalistas. Blüthgen et al. (2008) expresan que un bajo grado de anidamiento se correlaciona con un alto grado de especialización recíproca y, según Blüthgen et al. (2007), las redes de polinización se presentan como significativamente más especializadas que otras redes mutualistas, como podrían ser las de dispersión de semillas, encontrando valores H'_2 promedio de 0.55 en redes naturales de polinización, muy similar a lo hallado en este trabajo ($H'_2=0.60$). Esta característica, según los autores, podría indicar mayor eficiencia durante el servicio de polinización, ya que se incrementa la probabilidad de visitas conespecíficas reduciendo, por lo tanto, la transferencia heteroespecífica de polen. Por su parte, Morrison (2019) encontró que la intensificación agrícola puede provocar la desaparición de las especies e interacciones más especialistas en la red, reduciendo significativamente el grado de especialización. Teniendo esto en cuenta, se puede afirmar que una red de polinización con un alto grado de especialización, como es el caso para la red aquí evaluada, estaría indicando que la red ha sido sometida a un bajo grado de perturbación, especialmente relevante en un sistema productivo.

Este patrón de alta modularidad y especialización con un bajo grado de anidamiento en conjunto, según lo hallado por Escobedo-Kenefic et al. (2020) para redes planta-polinizador, puede estar indicando, además, abundancia en la oferta de recursos florales y una consecuente reducción en la intensidad de la competencia entre las especies interactuantes, que para este caso significa efectividad en el propósito de sostenibilidad ambiental de la finca. Estos datos coinciden con lo hallado por Kishi et al. (2017) en su evaluación de las redes de polinización planta-insecto en la isla volcánica Miyake, en proceso de restauración 12 años después de un evento de erupción, en donde las redes se mostraron especializadas y modulares con un bajo grado de anidamiento. De

igual manera, Hadrava et al. (2022) encontraron que, en siete sitios de República Checa, las redes de polinización planta-abeja en hábitats seminaturales tienden a ser mucho menos anidadas ($wNODF=15.83$), más especializadas ($H'_2=0.49$) y con una mayor cantidad de especies interactuantes, tanto de plantas como de abejas, en comparación con hábitats aledaños dedicados únicamente al cultivo de flores ($wNODF=33.15$; $H'_2=0.25$). De igual manera, Aguado et al. (2019) en un sistema agroecológico tropical no cafetero, hallaron para la red de polinización planta-himenóptero un grado de anidamiento notablemente bajo ($NODF= 10.4$) y un valor de especialización muy alto ($H'_2=0.8$), coincidiendo en tendencia con los valores obtenidos en este trabajo, pero resultando notablemente más extremos.

Por otro lado, estos datos difieren con trabajos como el de Diniz & Buschini (2015), quienes describieron la red de interacción entre *Eugenia uniflora* L. (Myrtaceae) y sus abejas visitantes en áreas fragmentadas de bosque subtropical al sur de Brasil, encontrando un patrón de red altamente anidado ($NODF=77.39$) y baja especialización ($H'_2=0.22$), sin embargo, estos datos pueden no ser comparables al estar el estudio delimitado a las interacciones de primer y segundo nivel de una sola especie vegetal, no teniendo en cuenta especies con muy poca o ninguna relación con *E. uniflora* L., lo cual propicia los valores entregados. Dáttilo et al. (2016), por su parte, hallaron que las redes de polinización se presentan como significativamente anidadas y exhibiendo patrones de notable modularidad; esta diferencia en cuanto al grado de anidamiento con respecto a lo encontrado en este trabajo puede deberse a la mayor complejidad que presentó la red evaluada al encontrarse en un entorno natural e incluir una gama taxonómica mucho más amplia de polinizadores (insectos en general y colibríes), dado que, según Bascompte, Jordano, Melián, et al. (2003), el grado de complejidad (número de interacciones dado un número de especies interactuantes) de una red se encuentra relacionado positivamente

con el grado de anidamiento. De cualquier manera, sus resultados coinciden con lo reportado por múltiples autores para redes naturales de polinización (p.e. Bascompte, Jordano, Melián, et al., 2003; Bascompte & Jordano, 2006; Tylianakis et al., 2010)

Lo anterior, permite notar que la red de polinización evaluada en este trabajo presenta características estructurales similares a redes polinizadoras de comunidades semi-naturales, levemente intervenidas o en estado de restauración, difiriendo significativamente con las redes de comunidades plenamente agrícolas y, en menor medida, también de aquellas en ambientes naturales o conservados, principalmente debido a su menor complejidad estructural.

A nivel de grupo, las especies vegetales que integran la red se presentaron como especialistas, tanto a nivel específico como de gremio (*degree* y *Enlaces promedio*, Tabla 2). Esto, en conjunto con el valor relativamente alto de enlaces promedio ponderados (Tabla 2), explica la elevada y asimétrica dependencia que presentan las plantas del agroecosistema con relación al grupo de polinizadores ($ISA = -1.35$). Por otro lado, el grupo de abejas se presentó como más generalista, tanto a nivel específico como de gremio (*degree* y *Enlaces promedio*, Tabla 2). Lo anterior (plantas y abejas) indicaría, según la descripción topológica de redes realizada por Bascompte, Jordano, Melián, et al. (2003), que las plantas conforman en mayor medida la periferia estructural de la red, por lo cual se verían más afectadas por las perturbaciones, mostrando una notable sensibilidad específica y menor grado de resiliencia frente a la pérdida de compañeros polinizadores, y que los efectos de perturbaciones que impliquen la remoción de estas especies vegetales de la red no se difundirían fácilmente a través de la misma dada su baja conectividad, esto exceptuando a *Bidens sp* y *Sida sp* las cuales cuentan con la mayor cantidad de conexiones en su gremio (*degree* = 16 y 10 respectivamente, Tabla 2); mientras que las abejas se encuentran conformando en mayor proporción la parte central

y mejor conectada de la red, principalmente *A. mellifera*, *Tetragonisca sp*, *Lasioglossum sp*, *Paratrigona sp* y *Partamona sp.*, las cuales cuentan con los valores más altos en cantidad de conexiones (*degree* = 20, 12, 10, 10 y 10 respectivamente, Tabla 2), indicando que las perturbaciones aleatorias que impliquen la remoción de estas especies de la red afectaría más notoriamente la estructura y funcionalidad de la misma.

Lo anterior se ve reflejado en los valores de robustez hallados para ambos gremios, tanto para escenarios de remoción aleatoria ($R_P=0.68$ y $R_A=0.74$) como de remoción dirigida ($R_P=0.36$ y $R_A=0.42$), en donde las plantas se muestran más afectadas frente a la desaparición de especies polinizadoras que viceversa, coincidiendo con lo descrito por Dáttilo et al. (2016) para redes de polinización en su evaluación de la arquitectura y robustez de las redes mutualistas, quienes además de hallar de manera coincidente que *A. mellifera* y *Bidens pilosa* se presentan como las especies más generalistas con 30 y 24 enlaces respectivamente, encontraron una robustez general de 0.62 para el gremio de plantas y de 0.72 para los polinizadores en un escenario de remoción aleatoria y de 0.38 y 0.47 respectivamente en un escenario de remoción dirigida. Así mismo, Aguado et al. (2019) hallaron que las plantas del sistema agroecológico tropical no cafetero fueron más especialistas que sus himenópteros polinizadores, siendo estos últimos a su vez más robustos ($R=0.7$) frente a la pérdida aleatoria de especies vegetales, mientras que las plantas fueron levemente más sensibles a la pérdida de polinizadores ($R=0.6$), asemejándose con los resultados de este trabajo, pero mostrándose ligeramente más frágiles en comparación.

De las cuatro especies vegetales que pueden ser consideradas clave para el sostenimiento estructural y funcional de la red, 3 son arvenses: *Bidens sp.*, *Sida sp* y *Piper sp*, las cuales, gracias a su función como conectoras inter-modulares (*c*), mantienen la comunicación entre diferentes módulos, evitando la fragmentación estructural y

funcional de la red (Guimerà & Amaral, 2005; Olesen et al., 2007; Tylianakis et al., 2010). *C. arabica* es la única especie cultivada con propósito productivo en este grupo, fungiendo como conectora intra-modular y centro estructural del mayor módulo en la red (z), aumentando la estabilidad y robustez de este módulo frente a perturbaciones (Guimerà & Amaral, 2005; Olesen et al., 2007; Tylianakis et al., 2010). *Bidens sp.*, *Sida sp.* y *C. arabica* en conjunto se presentan como especies intermediarias (BC), por lo cual, según Dormann (2011) y Martín González et al. (2010), son capaces de comunicar diferentes sectores estructurales de la red que de otra forma tendrían escasa o nula conexión, manteniendo así la cohesión e integridad funcional de la misma, siendo entre estas *Bidens sp.* la especie centro de intermediación más importante en toda la red ($BC=0.54$, Tabla 2).

En el grupo de las abejas, se pudo identificar 8 especies clave, 7 de las cuales son abejas nativas: *Lasioglossum sp.*, *Paratrigona sp.*, *Augochlora (Oxystoglocella) sp1*, *Agapostemon sp.*, *Lasioglossum (Dialictus) sp2*, *Exomalopsis sp.* y *Augochlora (Oxystoglocella) sp3*. Las cuatro primeras fungen como intermediadoras en la red (BC), y entre estas, *Paratrigona sp.* se presenta como la única conectora inter-modular en el gremio (c). *Lasioglossum (Dialictus) sp2* se cataloga como especie clave gracias al valor significativamente alto en la evaluación del índice del servicio de polinización ($PSI = 0.92$) en relación a *Ageratum conyzoides* y aff. *Acmella sp.*, seguida por *Exomalopsis sp* ($PSI = 0.67$) en relación a *Psidium sp.*, y por *Augochlora (Oxystoglocella) sp3* ($PSI = 0.59$) que funge como polinizadora de *Sida sp.* y *Cucurbita sp.*, lo cual, según Dormann (2011) y Dormann et al. (2021), dada la relación entre su exclusividad y fuerza de interacción en la red, indica la importante contribución y calidad en el servicio de polinización prestado por estas especies a sus socios vegetales, los cuales verían su eficiencia reproductiva drásticamente disminuida en ausencia de estos polinizadores. *A. mellifera*, por su parte,

se presenta como la única especie polinizadora alóctona en la red y como una especie clave para la misma, fungiendo igualmente como centro de intermediación, presentando a su vez el valor más alto de este índice en su gremio ($BC=0.26$) y siendo la segunda especie intermediadora en toda la comunidad luego de *Bidens sp.*, y aportando igualmente a la cohesión estructural de la red. A pesar de esto, y siendo la especie más generalista en toda la red ($degree = 20$), *A. mellifera* no obtuvo un valor significativo de *PSI*, indicando que su servicio de polinización no es indispensable para las plantas con las que interactúa dentro de la red, relegando este papel a las abejas nativas, lo cual coincide con lo hallado por Aguado et al. (2019) para un sistema agroecológico no cafetero, en donde las especies polinizadoras más importantes (*PSI*) fueron de igual manera abejas nativas.

No se encontraron especies centrales en cuanto a conectividad general en la red (closeness: *CC*) en ninguno de los dos grupos, hallando que todos los valores permanecieron por debajo de 0.09. Esto último resulta bastante atípico en redes de polinización y contrasta con lo reportado por Martín González et al. (2010) en su evaluación de las medidas de centralidad en diversas redes de este tipo, encontrando en general valores base superiores a 0.2 en las especies más especialistas de cada red (menor *degree*) y aumentando de manera lineal con el nivel de generalización (mayor *degree*). Sin embargo, según Opsahl et al. (2010), la aplicabilidad de esta métrica se ve fuertemente limitada en redes con desconexión entre sus componentes, lo cual, teniendo en cuenta los valores de modularidad, especialización y anidamiento de esta red, explica la ausencia de especies clave en este apartado, y los bajos valores generales indican que cualesquiera de las especies interactuantes tendrán una distancia no finita con las especies más alejadas en la estructura de la red y/o pertenecientes a diferentes módulos. Esto supone que la red no cuenta con ninguna especie cuya conectividad soporte la

totalidad de su estructura y robustez frente a perturbaciones aleatorias, pero a su vez reduce la fragilidad de la misma frente a perturbaciones dirigidas.

Las 9 especies vegetales cultivadas o de propósito presentes en la red (resaltadas en naranja, Tabla 2 y Figura 2) interactuaron con un total de 10 especies de abeja, de las cuales 7 pertenecen a la familia Apidae (*A. mellifera*, *Tetragosnisca sp.*, *Centris sp.*, *Partamona sp.*, *Paratrigona sp.*, *Exomalopsis sp.* y *Ceratina sp.*) y 3 pertenecen a Halictidae (*Augochlora (Oxystoglocella) sp2*, *Augochlora (Oxystoglocella) sp2* y *Augochlora (Augochlora) sp1*). Estas últimas interactuaron únicamente con 1 de 3 especies vegetales cultivadas (*P. americana*, *Cucurbita sp* y *C. arabica* respectivamente), entre las cuales tan solo *Cucurbita sp.* no registró interacciones con ninguna especie de la familia Apidae. *C. arabica*, la principal especie productiva de la finca, por su parte, tuvo interacción con 3 especies de la familia Apidae (*A. mellifera*, *Tetragosnisca sp* y *Paratrigona sp*) y 1 especie de Halictidae (*Augochlora (Augochlora) sp1*), pero mostrando una mayor dependencia con *A. mellifera* y *Tetragonisca sp* (Figura 2), las cuales se encuentran reportadas en trabajos como el de Roubik (2002), Veddeler et al. (2008) o Jaramillo Delgado (2012) como visitantes frecuentes de *C. arabica* en el neotrópico (principalmente *A. mellifera*; ver Klein et al., 2003b, 2003a). Todo lo anterior indica que las especies pertenecientes a la familia Apidae cumplen un rol importante como las principales polinizadoras de las especies cultivadas, y su presencia, según autores como Classen et al. (2014), Garibaldi et al. (2013) y Jaramillo Delgado (2012), podría estar aumentando la calidad y cantidad de los frutos, incluyendo al café, impulsando así el apartado productivo de los agroecosistemas cafeteros en la región.

Por su parte, la mayoría de abejas de la familia Halictidae interactuaron preferentemente con plantas arvenses, alineándose con lo reportado en diversos trabajos (Hudewenz & Klein, 2013; Nicholls & Altieri, 2013; Scheper et al., 2015) donde se afirma

que la presencia de este tipo de especies vegetales en los sistemas productivos, o el mantenimiento de hábitats semi-naturales, sostiene y promueve la diversidad de polinizadores naturales, tanto dentro como fuera del sistema agrícola, gracias a la mayor oferta de recursos alimenticios o habitacionales aprovechables. Esto también coincide con lo hallado por Hadrava et al. (2022) y Wood et al. (2017), en cuyos trabajos observaron que solo una minoría de las especies de abejas solitarias (entre las que incluyen las pertenecientes a la familia Halictidae) visitaron especies de plantas sembradas y recolectaron su polen, mientras que la mayoría se restringieron a visitar plantas silvestres. Lo anterior, permite afirmar que las plantas arvenses en el sistema agroecológico cafetero se encuentran cumpliendo un rol importante para el mantenimiento de la funcionalidad ecológica de la red de polinización en el sistema productivo, propiciando una mayor riqueza y complejidad en la red, y evidenciando a su vez la efectividad del agroecosistema en su propósito de sostenibilidad ambiental. De poseer un estándar convencional, este tipo de vegetación sería constantemente removido del sistema, provocando la fragmentación de la red, alterando negativamente las dinámicas de polinización en su interior y reduciendo, por lo tanto, la robustez y resiliencia del sistema productivo.

Así pues, es posible afirmar que la presencia de todas las especies clave ya mencionadas y presentes en la parcela productiva permiten mantener la integridad y complejidad estructural de la red, siendo principalmente especies de plantas arvenses y abejas nativas aquellas que aportan en mayor proporción a la estructura y funcionalidad de la misma, y su desaparición, según autores como Saavedra et al. (2011), Olesen et al. (2007) y Vidal et al. (2014) p.e., acarrearía consecuencias importantes para la dinámica ecológica del sistema, iniciando una cascada de pérdida de interacciones que implicaría la disminución en las poblaciones de las especies interactuantes y la reducción de su persistencia general a largo plazo, afectando fuerte y negativamente la estructura y

funcionalidad de la red, disminuyendo a su vez, según diversos autores (Bascompte & Jordano, 2007; Bohan et al., 2013; Klein et al., 2003b, 2003a, 2007; Martín González et al., 2010; Potts et al., 2010, 2016; Winfree & Kremen, 2009), la calidad productiva y la sostenibilidad ambiental del agroecosistema.

En términos generales, los resultados obtenidos en este trabajo para la red de polinización en un sistema agroecológico cafetero se asemejan en tendencia con los obtenidos por Aguado et al. (2019) para un sistema agroecológico no cafetero, indicando un patrón común para las redes planta-polinizador en sistemas productivos con estándares agroecológicos, y en general con sistemas semi-naturales, mostrando una estructura especializada, modular y muy poco anidada, en la cual el grupo vegetal presenta un mayor grado de especialización y por tanto una mayor dependencia de sus polinizadores y en donde las especies clave son en mayor medida plantas arvenses y abejas nativas. Sin embargo, el agroecosistema cafetero aquí evaluado se muestra más robusto y complejo en comparación al agroecosistema de frutales y hierbas aromáticas evaluado por los autores (op.cit.). Esto probablemente se debe a la gran diversidad que albergan los ecosistemas cafeteros en comparación con otros sistemas productivos (Cepeda-Valencia et al., 2014; Giraldo R. et al., 2009; Méndez, 2004; Perfecto et al., 1997, 2014; Rappole et al., 2003), a pesar de que las familias Apidae y Halictidae se mantienen numerosas y abundantes en los diversos ecosistemas tropicales (Galindo Panqueva, 2016; Rodríguez-Parilli et al., 2010; Smith-Pardo & Gonzalez, 2007). Lo anterior, aunado al aumento en la riqueza de especies vegetales impulsado de manera activa por la administración de la finca, puede estar propiciando un aumento en la complejidad estructural de la red, y por lo tanto, según Jordano et al. (2003) y Okuyama & Holland (2008) reduciendo su fragilidad frente a perturbaciones. Esto puede ser un indicador de la eficacia en la implementación de estándares agroecológicos en sistemas

productivos cafeteros, permitiendo cumplir su propósito ambiental a la vez que productivo al ser capaces de mantener y aprovechar una estructura funcional de red polinizadora en buen grado similar a las presentes en sistemas naturales (exceptuando valores de anidamiento), y diferenciándose notablemente de aquellas presentes en sistemas dedicados a la producción intensiva. A pesar de esto, aún es necesario plantear estrategias de manejo que permitan mejorar la robustez y resiliencia del sistema, conservando a su vez las características deseables ya presentes en la red, para de esta manera reducir al mínimo posible el impacto del agroecosistema en la comunidad de plantas y abejas presentes en la zona.

La estructura y propiedades emergentes de la red identificadas en este trabajo funcionan como una base a partir de la cual plantear estrategias de cuidado y manejo, brindando un soporte ecológico a la implementación de estándares agroecológicos en sistemas productivos de café en la región, así como una base comparativa para futuras evaluaciones a nivel de red. Sin embargo, es necesario tener en cuenta que los resultados obtenidos podrían presentar afectación debido a sesgos durante el muestreo, el cual no fue homogéneo para todas las especies de abejas, encontrando que de algunas se capturaron muy pocos individuos (especialmente con abejas de la familia Halictidae) indicando una posible incompletitud muestral. Según Blüthgen (2010) y Blüthgen et al. (2008), este se presenta como un problema omnipresente en los estudios ecológicos de redes y representa un factor importante a tener en cuenta al momento de discutir los resultados. A pesar de ello, métricas cuantitativas como el anidamiento, la modularidad, la robustez de la red, índices de especialización H'_2 y d' y el PSI se muestran poco afectadas ante un muestreo incompleto de especies animales, no así para las métricas de conectancia y centralización, las cuales tienden a ser más sensibles. Así mismo, una posible falta de uniformidad muestral en las especies vegetales puede influenciar los

valores de robustez de las plantas frente a la pérdida de polinizadores, subestimando los valores reales (Blüthgen et al., 2008; Rivera-Hutinel et al., 2012). En este trabajo, la falta de uniformidad muestral en las especies vegetales se puede ver representada como la no identificación de algunos palinomorfos en el polen de contacto de los polinizadores debido a posibles errores metodológicos o falta de experticia del investigador, así como por el no registro de interacciones en la red debido a asincronías entre la fenología floral y el lapso del muestreo, aspecto que escapa al control del investigador y plantea la posibilidad de variaciones en la estructura de la red en diferentes periodos del año.

Conclusiones

La red de polinización planta-abeja presente en el agroecosistema cafetero presenta una estructura de gran tamaño, especializada, modular y muy poco anidada, en la cual el grupo vegetal presenta un mayor grado de especialización y por tanto una mayor dependencia de sus polinizadores (y, por ende: mayor fragilidad). Con especies clave conformadas en mayor medida por plantas arvenses y abejas nativas. Esto, según la literatura, parece ser un patrón común para las redes planta-polinizador en sistemas productivos con estándares agroecológicos, y en general en sistemas semi-naturales o en estado de restauración.

Se identificaron cuatro especies vegetales (*Bidens sp*, *Sida sp*, *Piper sp* y *Coffea arabica*) y 8 especies polinizadoras (*Lasioglossum sp*, *Paratrigona sp*, *Augochlora (Oxystoglocella) sp1*, *Agapostemon sp*, *Lasioglossum (Dialictus) sp2*, *Exomalopsis sp* y *Augochlora (Oxystoglocella) sp3*. y *Apis mellifera*) consideradas **claves** para el sostenimiento estructural y funcional de la red, siendo principalmente especies de plantas arvenses y abejas nativas aquellas que aportan en mayor proporción a este fin. Su desaparición acarrearía consecuencias importantes para la dinámica ecológica del sistema, afectando fuerte y negativamente la estructura y funcionalidad de la red, disminuyendo a su vez la calidad productiva y la sostenibilidad ambiental del agroecosistema.

Se identificó que el apartado de "*Productividad*" del sistema se encuentra dominado y soportado principalmente por las interacciones que presentan las abejas de la familia Apidae, mientras que el apartado de "*Sostenibilidad ambiental*" se encuentra soportado en primera instancia por la vegetación arvense y reforzado por la actividad polinizadora de las abejas de la familia Halictidae.

La red en general presenta características de robustez frente a eventos de perturbación que signifiquen la remoción aleatoria o dirigida de sus especies interactuantes, por encima de redes evaluadas presentes en sistemas de agricultura intensiva e incluso de otros sistemas agroecológicos, pero en menor grado que las redes presentes en sistemas naturales y de mayor complejidad. Esto evidencia la eficacia de la implementación de estándares agroecológicos en sistemas productivos cafeteros, cumpliendo su propósito ambiental a la vez que productivo al ser capaces de mantener y aprovechar una estructura funcional de la red polinizadora. A pesar de esto, aún es necesario plantear estrategias de manejo que permitan mejorar la robustez y resiliencia del sistema, conservando a su vez las características deseables ya presentes en la red, para de esta manera reducir al mínimo posible el impacto del agroecosistema en la comunidad de plantas y abejas presentes en la zona.

Recomendaciones

La estructura y propiedades emergentes de la red identificadas en este trabajo fungen como una base a partir de la cual plantear estrategias de cuidado y manejo, brindando un soporte ecológico a la implementación de estándares agroecológicos en sistemas productivos de café en la región, así como una base comparativa para futuras evaluaciones a nivel de red. En tal sentido, se recomienda tener como centro estratégico de planeación a aquellas especies consideradas clave para el sostenimiento de la red de interacción, manteniendo un concienzudo equilibrio entre la cobertura de vegetación productiva y vegetación arvense en el caso de las plantas, e impulsando la diversidad de abejas nativas mediante la oferta constante de recursos florales, zonas de nidificación y la no afectación de su supervivencia con, por ejemplo, el uso de agroquímicos.

Según Kaiser-Bunbury & Blüthgen (2015), cualquier estrategia que busque incrementar la estabilidad y el desempeño funcional en una red de polinización debe tener como objetivo incrementar la diversidad de interacciones mediante tres estrategias de manejo: (i) incrementando la diversidad de especies en la red, (ii) incrementando la abundancia (densidad) de cada especie en la red y, así, aumentar la probabilidad de interacción, y/o (iii) reduciendo la especialización de las especies existentes. Teniendo en cuenta las características presentadas por la red asociada al agroecosistema, resulta necesario que las estrategias de manejo y productividad planteadas a corto y mediano plazo se enfoquen hacia el incremento en la abundancia de las especies interactuantes dentro de la finca a fin de fortalecer aspectos como la escasa conectividad intra modular y su muy marcada asimetría de dependencia por parte de las especies vegetales, mejorando así la resiliencia de la red, manteniendo a su vez las características que brindan robustez a la red como la modularidad, la complementariedad funcional y aprovechamiento de las especies clave ya presentes. Esto se puede lograr, en primera

instancia, aumentando la densidad de aquellas especies vegetales con menor abundancia dentro de la parcela productiva, tales como *Cucurbita sp* o *Citrus x aurantium*, por ejemplo, de las cuales se observaron durante los muestreos tan solo dos y un individuo respectivamente. De esta manera se aumenta la oferta de recursos para aquellas especies polinizadoras ocasionales, fomentando desde mejores frecuencias de visita hasta el anidamiento dentro del sistema productivo (Gill et al., 2016; Raderschall et al., 2021). Posteriormente, se recomienda plantear estrategias de manejo que busquen incrementar la riqueza de especies en la red, permitiendo así aumentar el grado de anidamiento y reducir moderadamente su especialización. Para ello, es necesaria la introducción gradual y homogénea de nuevas especies vegetales que bien puedan ser consideradas generalistas, capaces de interactuar tanto con las especies polinizadoras ya presentes en la red como con aquellas que no lo hacen pero que sí se encuentran en la región, o que en conjunto reduzcan el nivel de especialización de algunas de las abejas más especialistas y cuyo servicio resulte importante para la productividad de alguna de las especies vegetales. La baja redundancia funcional puede indicar cierta plasticidad de la red ante la introducción de nuevas especies en el sistema productivo, sin embargo, es recomendable que las especies introducidas 1) no funjan como supergeneralistas (al menos no en su totalidad), dado que en este caso pueden generar la fusión de módulos y por tanto reducir la estabilidad de la red (Olesen et al., 2007; Tylianakis et al., 2010) y que 2) no compitan fuertemente con las especies que integran los módulos más pequeños de la red, dada su sensibilidad frente a las perturbaciones. Bajo estos parámetros, se debería buscar que las especies introducidas funjan como centros de módulos capaces de aumentar la robustez de los mismos, siendo capaces de interactuar con varios de los polinizadores que integran un mismo módulo, pero no limitándose a ellos. Para ello, sin embargo, es necesario reducir el vacío de conocimiento que existe sobre la diversidad de especies polinizadoras y sus recursos demandados en la región y zonas afines.

Es importante tener en cuenta que cualquier alteración del agroecosistema, sea debido a perturbaciones no controladas o por decisiones de manejo, tienen el potencial de afectar negativamente a la red. Por ello, si se quiere mantener el enfoque medioambiental del sistema productivo a la vez que asegurar su eficiencia, es necesario plantear estrategias de cuidado y conservación enfocadas a las especies clave de la red (Pocock et al., 2012). Es primordial el mantenimiento y cuidado de las especies centrales, especialmente en el grupo de las plantas ya que, además de estar bajo control directo del agricultor, su desaparición puede afectar significativamente (en términos de conectividad) al gremio de abejas polinizadoras, dada su distribución de grado, generando una rápida pérdida de interacciones. La desaparición de aquellas especies que fungen además como conectoras de módulos (alto c) puede resultar en fragmentación de la red y cascadas de pérdida de interacciones dentro de los módulos (Olesen et al., 2007; Tylianakis et al., 2010). Cabe resaltar que *C. arabica* se posiciona como una especie de particular interés debido a su valor como conector intra-modular del mayor módulo en la red, el cual, a pesar de ser robusto frente a perturbaciones aleatorias, resulta bastante vulnerable frente a aquellas que afecten directamente a esta especie. Sin embargo, dado el enfoque productivo de la finca, es muy poco probable que esto suceda, ya que implicaría la remoción total del principal cultivo en el sistema, siendo tal vez el escenario de mayor riesgo la contaminación por fitopatógenos específicos. Finalmente, las especies con alto d' y bajo *degree* también pueden representar objetivos que merezcan especial atención (Blüthgen et al., 2008), ya que, aunque su remoción no implique una significativa afectación a la productividad principal del sistema, su presencia favorece una mayor diversidad y complejidad estructural de la red, permitiendo mantener la robustez del agroecosistema y su carácter de “ambientalmente sostenible”, y pueden fungir como especies bandera en futuras estrategias de promoción de las alternativas a la productividad tradicional en la región.

Se recomienda realizar estudios que tengan en cuenta un rango taxonómico más amplio de polinizadores, para así describir de manera más completa la red de polinización dentro del agroecosistema. Así mismo, lapsos más amplios que permitan establecer los periodos de coincidencias y/o complementariedad fenológica entre compañeros interactuantes (Blüthgen & Klein, 2011). De igual manera, se recomienda realizar análisis de redes que tengan en cuenta no solo las especies vegetales del agroecosistema, sino también a aquellas silvestres y ubicadas al exterior del mismo, lo cual permitirá evaluar la participación y relevancia del sistema productivo en las dinámicas de polinización a nivel de ecosistema, así como la vulnerabilidad del mismo ante eventos de perturbación a nivel ecosistémico, permitiendo plantear estrategias de conservación a mayor escala, integrando diversos sistemas productivos, e incluso a la población humana que los administra. Adicionalmente, dado el vacío de información acerca de la diversidad de cualquier grupo de polinizadores en la región, así como de sus recursos demandados, una exploración en este aspecto (particularmente en el grupo Anthophila) podría ayudar a plantear estrategias que aprovechen la diversidad de especies presente en la región y cuya interacción no se encuentre registrada en la red de polinización en el sistema productivo.

Referencias

- Aguado, D., Gutierrez-Chacón, C., & Muñoz, M. C. (2019). Estructura funcional y patrones de especialización en las relaciones planta-polinizador de un agroecosistema en el Valle del Cauca, Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 24(2), 331–342. <https://doi.org/10.15446/abc.v24n2.73177>
- Albert, R., & Barabási, A. L. (2000). Topology of evolving networks: Local events and universality. *Physical Review Letters*, 85(24), 5234–5237. <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.85.5234>
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães Jr, P. R., Loyola, R. D., & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 1227–1239. <https://doi.org/10.1111/j.2008.0030-1299.16644.x>
- Almeida-Neto, M., R. Guimarães Jr, P., & M. Lewinsohn, T. (2007). On nestedness analyses: rethinking matrix temperature and anti-nestedness. *Oikos*, 116(4), 716–722. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15803.x>
- Altieri, M. (1999). *Agroecología: Bases científicas para una agricultura sustentable*. Editorial Nordan–Comunidad. <http://www.leisa-al.org/web/images/stories/revistapdf/vol22n2.pdf#page=30>
- Altieri, M. A. (2002). Agroecology: the science of natural resource management for poor farmers in marginal environments. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 93, 1–24. <https://doi.org/10.3923/pjn.2006.387.397>
- Alulima, M. (2012). *Alternativas Agroecológicas para el manejo del café (coffea arabica)* (p. 32). Universidad de Cuenca.
- Alvarado-Ospino, D. F., Miranda, K. F., & Sepúlveda-Cano, P. A. (2020). *Pollen load analysis of wild bees in an oil palm crop in Magdalena, Colombia*.
- Amaral, L. A. N., Scala, A., Barthélémy, M., & Stanley, H. E. (2000). Classes of small-world networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(21), 11149–11152. <https://doi.org/10.1073/pnas.200327197>
- Arcila-Pulgarín, J. (2007). Crecimiento y desarrollo de la planta de café. En *Sistemas de producción de café en Colombia* (pp. 21–60).
- Ascher, J. S., & Pickering, J. (2020). *Discover Life bee species guide and world checklist (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila)*. https://www.discoverlife.org/mp/20q?guide=Apoidea_species&flags=HAS
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2006). The Structure of Plant-Animal Mutualistic Networks. En *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs* (pp. 143–159). Oxford University Press, Oxford. <https://doi.org/10.23943/princeton/9780691131269.003.0003>

- Bascompte, J., & Jordano, P. (2007). Plant-Animal Mutualistic Networks : The Architecture of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 567–593. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818>
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2008). Redes mutualistas de especies. *Investigación y Ciencia*, 50–59. http://www.investigacionyciencia.es/Archivos/09-08_Bascompte.pdf
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(16), 9383–9387. <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>
- Bascompte, J., Jordano, P., Melian, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(16), 9383–9387. <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>
- Bascompte, J., Jordano, P., & Olesen, J. M. (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312(5772), 431–433. <https://doi.org/10.1126/science.1123412>
- Bascompte, J., Melián, C. J., & Sala, E. (2005). Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(15), 5443–5447. <https://doi.org/10.1073/pnas.0501562102>
- Bastolla, U., Fortuna, M. A., Pascual-García, A., Ferrera, A., Luque, B., & Bascompte, J. (2009). The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature*, 458(7241), 1018–1020. <https://doi.org/10.1038/nature07950>
- Beckett, S. J. (2016). Improved community detection in weighted bipartite networks. *Royal Society Open Science*, 3(1). <https://doi.org/10.1098/rsos.140536>
- Bersier, L.-F., Banašek-Richter, C., & Cattin, M.-F. (2002). Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology*, 83(9), 2394–2407.
- Blüthgen, N. (2010). Why network analysis is often disconnected from community ecology: A critique and an ecologist's guide. *Basic and Applied Ecology*, 11(3), 185–195. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.01.001>
- Blüthgen, N., Fründ, J., Vazquez, D. P., & Menzel, F. (2008). What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecology*, 89(12), 3387–3399. <https://doi.org/10.1890/07-2121.1>
- Blüthgen, N., & Klein, A. M. (2011). Functional complementarity and specialisation: The role of biodiversity in plant-pollinator interactions. En *Basic and Applied Ecology* (Vol. 12, Issue 4, pp. 282–291). Elsevier GmbH. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.11.001>
- Blüthgen, N., Menzel, F., & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-6-9>
- Blüthgen, N., Menzel, F., Hovestadt, T., Fiala, B., & Blüthgen, N. (2007). Specialization, Constraints, and Conflicting Interests in Mutualistic Networks. *Current Biology*, 17(4), 341–346. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.12.039>

- Bohan, D. A., Raybould, A., Mulder, C., Woodward, G., Tamaddon-Nezhad, A., Bluthgen, N., Pocock, M. J. O., Muggleton, S., Evans, D. M., Astegiano, J., Massol, F., Loeuille, N., Petit, S., & Macfadyen, S. (2013). Networking agroecology: integrating the diversity of agroecosystem interactions. En G. Woodward & D. A. Bohan (Eds.), *Advances in Ecological Research* (Vol. 49, pp. 1–67). Academic Press.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-420002-9.00001-9>
- Bosch, J., Martín-González, A. M., Rodrigo, A., & Navarro, D. (2009). Plant-pollinator networks: Adding the pollinator's perspective. *Ecology Letters*, 12(5), 409–419.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01296.x>
- Burgos, E., Ceva, H., Perazzo, R. P. J., Devoto, M., Medan, D., Zimmermann, M., & María Delbue, A. (2007). Why nestedness in mutualistic networks? *Journal of Theoretical Biology*, 249(2), 307–313. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2007.07.030>
- Campos-Navarrete, M. J., Parra-Tabla, V., Ramos-Zapata, J., Díaz-Castelazo, C., & Reyes-Novelo, E. (2013). Structure of plant-Hymenoptera networks in two coastal shrub sites in Mexico. *Arthropod-Plant Interactions*, 7(6), 607–617.
<https://doi.org/10.1007/s11829-013-9280-1>
- Castillo, Y. V., & Calderón-Leytón, J. J. (2017). Plantas usadas por aves en paisajes cafeteros de Nariño, Colombia. *Revista de Ciencias Agrícolas*, 34(2), 3–18.
<https://doi.org/10.22267/rcia.173402.68>
- Cepeda-Valencia, J., Gómez P., D., & Nicholls, C. (2014). La estructura importa: Abejas visitantes del café y estructura agroecológica principal (EAP) en cafetales. *Revista Colombiana de Entomología*, 40(2), 241–250.
- Chautá-Mellizo, A., Campbell, S. A., Bonilla, M. A., Thaler, J. S., & Poveda, K. (2012). Effects of natural and artificial pollination on fruit and offspring quality. *Basic and Applied Ecology*, 13(6), 524–532. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2012.08.013>
- Classen, A., Peters, M. K., Ferger, S. W., Helbig-Bonitz, M., Schmack, J. M., Maassen, G., Schleuning, M., Kalko, E. K. V., Böhning-Gaese, K., & Steffan-Dewenter, I. (2014). Complementary ecosystem services provided by pest predators and pollinators increase quantity and quality of coffee yields. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1779). <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3148>
- CORPONARIÑO. (2008). *Programa Familias Guardabosques Productivas - diagnóstico biofísico y socioeconómico del municipio de colon-genova* (Programa Familias Guardabosques Productivas).
- Coux, C., Rader, R., Bartomeus, I., & Tylianakis, J. M. (2016). Linking species functional roles to their network roles. *Ecology Letters*, 19(7), 762–770.
<https://doi.org/10.1111/ele.12612>
- Criollo Escobar, H., Lagos Burbano, T. C., Bacca Ibarra, T., & Muñoz Belalcazar, J. A. (2016). Characterization of Coffee Production Systems In Nariño, Colombia. *U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*, 19(1), 105–113.
- Dáttilo, W., Lara-Rodríguez, N., Jordano, P., Guimarães, P. R., Thompson, J. N., Marquis, R. J., Medeiros, L. P., Ortiz-Pulido, R., Marcos-García, M. A., & Rico-Gray, V. (2016).

- Unravelling darwin's entangled bank: Architecture and robustness of mutualistic networks with multiple interaction types. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1843). <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1564>
- Diniz, M. E. dos R., & Buschini, M. L. T. (2015). Pollen analysis and interaction networks of floral visitor bees of *Eugenia uniflora* L. (Myrtaceae), in Atlantic Forest areas in southern Brazil. *Arthropod-Plant Interactions*, 9(6), 623–632. <https://doi.org/10.1007/s11829-015-9400-1>
- Dormann, C. F. (2011). How to be a specialist? Quantifying specialisation in pollination networks. *Network Biology*, 1(1), 1–20. <https://doi.org/10.0000/issn-2220-8879-networkbiology-2011-v1-0001>
- Dormann, C. F., Fruend, J., & Gruber, B. (2021). *Visualising Bipartite Networks and Calculating Some (Ecological) Indices* (2.16). CRAN.
- Dormann, C. F., Frund, J., Bluthgen, N., & Gruber, B. (2009). Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. *The Open Ecology Journal*, 2(1), 7–24. <https://doi.org/10.2174/1874213000902010007>
- Dormann, C. F., Fründ, J., Blüthgen, N., & Gruber, B. (2009). Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. En *The Open Ecology Journal* (Vol. 2).
- Dormann, C. F., Fründ, J., Fründ, F., & Schaefer, H. M. (2017). *Identifying Causes of Patterns in Ecological Networks: Opportunities and Limitations*. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316>
- Dormann, C. F., Gruber, B., & Fründ, J. (2008). Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News*, 8(October), 8–11. <https://doi.org/10.1159/000265935>
- Dupont, Y. L., & Olesen, J. M. (2009). Ecological modules and roles of species in heathland plant-insect flower visitor networks. *Journal of Animal Ecology*, 78(2), 346–353. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01501.x>
- Erdtman, G. (1960). The acetolysis method-a revised description. *Sven Bot Tidskr*, 54, 516–564. <https://ci.nii.ac.jp/naid/10027358249>
- Escobedo-Kenefic, N., Landaverde-González, P., Theodorou, P., Cardona, E., Dardón, M. J., Martínez, O., & Domínguez, C. A. (2020). Disentangling the effects of local resources, landscape heterogeneity and climatic seasonality on bee diversity and plant-pollinator networks in tropical highlands. *Oecologia*, 194(3), 333–344. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04715-8>
- FAO. (2008). Los polinizadores: su biodiversidad poco apreciada, pero importante para la alimentación y la agricultura. En *Tratado Internacional Sobre Los Recursos Fitogenéticos Para La Alimentación Y La Agricultura*.
- Federación Nacional de Cafeteros de Colombia. (2018). *Informe de Gestión 2018*.
- Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R., & Thomson, J. D. (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution*,

- and *Systematics*, 35, 375–403.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132347>
- Fortuna, M. A., & Bascompte, J. (2006). Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology Letters*, 9(3), 281–286. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00868.x>
- Fortuna, M. A., Stouffer, D. B., Olesen, J. M., Jordano, P., Mouillot, D., Krasnov, B. R., Poulin, R., & Bascompte, J. (2010). Nestedness versus modularity in ecological networks: Two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology*, 79(4), 811–817. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01688.x>
- Forup, M. L., Henson, K. S. E., Craze, P. G., & Memmott, J. (2008). The restoration of ecological interactions: Plant-pollinator networks on ancient and restored heathlands. *Journal of Applied Ecology*, 45(3), 742–752. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01390.x>
- Francis, C., Lieblein, G., Gliessman, S., Breland, T. A., Creamer, N., Harwood, R., Salomonsson, L., Helenius, J., Rickerl, D., Salvador, R., Wiedenhoef, M., Simmons, S., Allen, P., Altieri, M., Flora, C., & Poincelot, R. (2003). Agroecology: The Ecology of Food Systems. *Journal of Sustainable Agriculture*, 37–41. https://doi.org/10.1300/J064v22n03_10
- Fründ, J., Mccann, K. S., & Williams, N. M. (2016). Sampling bias is a challenge for quantifying specialization and network structure: Lessons from a quantitative niche model. *Oikos*, 125(4), 502–513. <https://doi.org/10.1111/oik.02256>
- Galindo-Panqueva, M. A. (2016). *Diversidad de abejas silvestres y espectro polínico en bosque seco tropical del Parque Regional – Los Besotes, Valledupar – Cesar, Colombia*. Universidad Nacional de Colombia.
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2008.06.014>
- Garibaldi, L. A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M. A., Bommarco, R., Cunningham, S. A., Kremen, C., Carvalheiro, L. G., Harder, L. D., Afik, O., Bartomeus, I., Benjamin, F., Boreux, V., Cariveau, D., Chacoff, N. P., Dudenhöffer, J. H., Freitas, B. M., Ghazoul, J., Greenleaf, S., ... Klein, A. M. (2013). Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science*, 340(6127), 1608–1611. <https://doi.org/10.1126/science.1230200>
- Garzón-Tovar, L. N. (2019). *Determinación del origen botánico y análisis de la interacción planta-abeja en especies de meliponinos en un sistema agroforestal (La Mesa, Cundinamarca)*. Universidad Distrital Francisco José de Caldas.
- Gill, R. J., Baldock, K. C. R., Brown, M. J. F., Cresswell, J. E., Dicks, L. v., Fountain, M. T., Garratt, M. P. D., Gough, L. A., Heard, M. S., Holland, J. M., Ollerton, J., Stone, G. N., Tang, C. Q., Vanbergen, A. J., Vogler, A. P., Woodward, G., Arce, A. N., Boatman, N. D., Brand-Hardy, R., ... Potts, S. G. (2016). Protecting an Ecosystem Service: Approaches to Understanding and Mitigating Threats to Wild Insect

- Pollinators. En *Advances in Ecological Research* (Vol. 54, pp. 135–206). Academic Press Inc. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2015.10.007>
- Giraldo R., P., Laina A., A., López G., J. H., Aguirre A., J. F., & Toro M., Y. (2009). *Cafe, Una alternativa para la conservación*.
- Gliessman, S. (2013). Agroecology and food system transformation. En *Agroecology and Sustainable Food Systems* (Vol. 37, Issue 1, pp. 1–2). <https://doi.org/10.1080/10440046.2012.734264>
- Gliessman, S. R. (1998). Agroecology: ecological processes in sustainable agriculture. En *Agroecology: ecological processes in sustainable agriculture*. Ann Arbor Press.
- Gliessman, S. R. (2010). The Framework for Conversion. En *The Conversion to Sustainable Agriculture: Principles, Processes, and Practices* (pp. 3–14). <https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=pzp3NkGlk1MC&oi=fnd&pg=PA3&dq=The+framework+to+conversion&ots=teENx9gi2t&sig=Y2HIQP4Uhf9DEBE19gEvvQhQiXA#v=onepage&q=The+framework+to+conversion&f=false>
- Gómez, L., Caballero, A., & Baldión, J. V. (1991). Ecotopos cafeteros de Colombia. En *Cenicafé, agroclimatología. División de desarrollo social*. <http://biblioteca.cenicafe.org/bitstream/10778/818/1/lib13731.pdf>
- González, V., Ospina, M., & Bennett, D. (2005). *Abejas altoandinas de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Greenleaf, S. S., & Kremen, C. (2006). Wild bee species increase tomato production and respond differently to surrounding land use in Northern California. *Biological Conservation*, 133(1), 81–87. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.05.025>
- Guimerà, R., & Amaral, L. A. N. (2005). Cartography of complex networks: Modules and universal roles. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment*, 2, 1–13. <https://doi.org/10.1088/1742-5468/2005/02/P02001>
- Hadrava, J., Talašová, A., Straka, J., Benda, D., Kazda, J., & Klečka, J. (2022). A comparison of wild bee communities in sown flower strips and semi-natural habitats: A pollination network approach. *Insect Conservation and Diversity*, 15(3), 312–324. <https://doi.org/10.1111/icad.12565>
- Henle, K., Davies, K. F., Kleyer, M., Margules, C., & Settele, J. (2004). Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation*, 13, 207–251. <https://doi.org/10.1023/B>
- Hoehn, P., Tschardt, T., Tylianakis, J. M., & Steffan-Dewenter, I. (2008). Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1648), 2283–2291. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0405>
- Holdridge, L. R. (1967). Life zone ecology. *Life Zone Ecology*, (rev. ed.).
- Hudewenz, A., & Klein, A. M. (2013). Competition between honey bees and wild bees and the role of nesting resources in a nature reserve. *Journal of Insect Conservation*, 17(6), 1275–1283. <https://doi.org/10.1007/s10841-013-9609-1>

- Jaramillo-Delgado, A. (2012). *Efecto de las Abejas Silvestres en la Polinización del Café (Coffea arabica: Rubiaceae) en Tres Sistemas de Producción en el Departamento de Antioquia* [Maestría en Entomología]. Universidad Nacional de Colombia.
- Jordano, P. (2016). Sampling networks of ecological interactions. *Functional Ecology*, 30(12), 1883–1893. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12763>
- Jordano, P., Bascompte, J., & Olesen, J. M. (2003). Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters*, 6(1), 69–81. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00403.x>
- Kaiser-Bunbury, C. N., & Blüthgen, N. (2015). Integrating network ecology with applied conservation: A synthesis and guide to implementation. En *AoB PLANTS* (Vol. 7). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv076>
- Kennedy, C. M., Lonsdorf, E., Neel, M. C., Williams, N. M., Ricketts, T. H., Winfree, R., Bommarco, R., Brittain, C., Burley, A. L., Cariveau, D., Carvalheiro, L. G., Chacoff, N. P., Cunningham, S. A., Danforth, B. N., Dudenhöffer, J. H., Elle, E., Gaines, H. R., Garibaldi, L. A., Gratton, C., ... Kremen, C. (2013). A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecology Letters*, 16(5), 584–599. <https://doi.org/10.1111/ele.12082>
- Kevan, P. G., Clark, E. A., & Thomas, V. G. (1990). Insect pollinators and sustainable agriculture. *American Journal of Alternative Agriculture*, 5(1), 13–22. <https://doi.org/10.1017/S0889189300003179>
- Kishi, S., Sakura, N., Yoshikawa, T., Hiraiwa, M. K., & Katoh, K. (2017). Interaction between insects and insect-pollinated plants on Miyake Island after a recent volcanic eruption: A comparison between vegetation types. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 20(3), 964–970. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2017.07.006>
- Klein, A. M., Steffan-Dewenter, I., & Tscharntke, T. (2003a). Bee pollination and fruit set of *Coffea arabica* and *C. canephora* (Rubiaceae). *American Journal of Botany*, 90(1), 153–157. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.1.153>
- Klein, A. M., Steffan-Dewenter, I., & Tscharntke, T. (2003b). Pollination of *Coffea canephora* in relation to local and regional agroforestry management. *Journal of Applied Ecology*, 40(5), 837–845. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2003.00847.x>
- Klein, A. M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., & Tscharntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. En *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* (Vol. 274, Issue 1608, pp. 303–313). <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>
- 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 of the United States of America*, 99(26), 16812–16816. <https://doi.org/10.1073/pnas.262413599>
- León Sicard, T., Sánchez de Prager, M., Johana Rojas, L., Ortiz, J., Bermúdez Alviar, J., Acevedo Osorio, A., Angarita Leiton, A., & Leon Sicard, T. (2015). Hacia una historia de la agroecología en Colombia. *Agroecología*, 10(2), 39–53.

- León, T y Altieri, A. (2010). *Enseñanza, investigación y extensión en agroecología: la creación de un Programa de Doctorado Latinoamericano en Agroecología. Tomás León Sicard 1 y Miguel Angel Altieri 2*. 1–32.
- Maglianesi-Sandoz, M. A., & Jones-Román, G. (2016). Efecto del cambio climático sobre las interacciones planta-animal y sus consecuencias sobre los ecosistemas. *Biocenosis*, 30(1–2), 70–79.
- Martín-González, A. M., Dalsgaard, B., & Olesen, J. M. (2010). Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. *Ecological Complexity*, 7(1), 36–43. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2009.03.008>
- Memmott, J., Waser, N. M., & Price, M. v. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1557), 2605–2611. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2909>
- Méndez, E. (2004). *Café con sombra y alternativas para reducir la presión del cambio del uso del suelo en la zona Sur de Ahuachapan , El Salvador*. UICN-Unión Mundial para la Naturaleza.
- Menz, M. H. M., Phillips, R. D., Winfree, R., Kremen, C., Aizen, M. A., Johnson, S. D., & Dixon, K. W. (2011). Reconnecting plants and pollinators: Challenges in the restoration of pollination mutualisms. En *Trends in Plant Science* (Vol. 16, Issue 1, pp. 4–12). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.09.006>
- Michener, C. D. (2007). Th Bees of the World. En *American Scientist* (Second, Vol. 78, Issue 2). The Johns Hopkins University Press. [https://doi.org/10.1016/0047-2484\(91\)90057-3](https://doi.org/10.1016/0047-2484(91)90057-3)
- Montoya, J. M., Pimm, S. L., & Solé, R. v. (2006). Ecological networks and their fragility. En *Nature* (Vol. 442, Issue 7100, pp. 259–264). <https://doi.org/10.1038/nature04927>
- Morrison, B. (2019). *Complex species interactions in a human world: The impacts of agricultural intensification on species interaction network structure*. <http://purl.stanford.edu/ph442xp6863>
- Mulder, C., Sechi, V., Woodward, G., & Bohan, D. A. (2017). Ecological networks in managed ecosystems: Connecting structure to services. En J. C. Moore, P. C. de Ruiter, K. S. McCann, & V. Woltors (Eds.), *Adaptive Food Webs: Stability and Transitions of Real and Model Ecosystems* (pp. 214–227). <https://doi.org/10.1017/9781316871867.016>
- Nates-Parra, G. (2005). Abejas silvestres y polinización. *Manejo Integrado de Plagas y Agroecología (Costa Rica)*, 75, 7–20.
- Nates-Parra, G. (Ed.). (2016). *Iniciativa Colombiana de Polinizadores: abejas ICPA* (1a ed.).
- Nates Parra, G., & Gonzales, V. H. (2000). Las abejas silvestres de Colombia: Por qué y cómo conservarlas. *Acta Biológica Colombiana*, 5(1), 5–37. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/actabiol/article/view/26678/26966>

- Naturalista*. (2021). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. <http://www.naturalista.mx>
- Nicholls, C., & Altieri, M. (2013). *Plant biodiversity enhances bees and other insect pollinators in agroecosystems. A review*. 33(2). <https://doi.org/10.1007/s13593-012-0092-yi>
- Okuyama, T., & Holland, J. N. (2008). Network structural properties mediate the stability of mutualistic communities. *Ecology Letters*, 11(3), 208–216. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01137.x>
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., Elberling, H., Rasmussen, C., & Jordano, P. (2010). Missing and forbidden links in mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1706), 725–732. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1371>
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(50), 19891–19896. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706375104>
- Ollerton, J., Alarcon, R., Waser, N. M., Price, M. v., Watts, S., Cranmer, L., Hingston, A., Peter, C. I., & Rotenberry, J. (2009). A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Annals of Botany*, 103(9), 1471–1480. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp031>
- Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120, 321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Opsahl, T., Agneessens, F., & Skvoretz, J. (2010). Node centrality in weighted networks: Generalizing degree and shortest paths. *Social Networks*, 32(3), 245–251. <https://doi.org/10.1016/j.socnet.2010.03.006>
- Perfecto, I., Vandermeer, J., Hanson, P., & Cartín, V. (1997). Arthropod biodiversity loss and the transformation of a tropical agro-ecosystem. *Biodiversity and Conservation*, 6(7), 935–945. <https://doi.org/10.1023/A:1018359429106>
- Perfecto, I., Vandermeer, J., & Philpott, S. M. (2014). Complex ecological interactions in the coffee agroecosystem. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 137–158. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091923>
- Pocock, M. J. O., Evans, D. M., Fontaine, C., Harvey, M., Julliard, R., McLaughlin, Ó., Silvertown, J., Tamaddon-Nezhad, A., White, P. C. L., & Bohan, D. A. (2016). The visualisation of ecological networks, and their use as a tool for engagement, advocacy and management. En *Advances in Ecological Research* (Vol. 54, pp. 41–85). Academic Press Inc. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2015.10.006>
- Pocock, M. J. O., Evans, D. M., & Memmott, J. (2012). The robustness and restoration of a network of ecological networks. *Science*, 335(6071), 973–977. <https://doi.org/10.1126/science.1214915>

- Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., & Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines: Trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution*, 25(6), 345–353. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>
- Potts, S. G., Imperatriz-Fonseca, V., Ngo, H. T., Aizen, M. A., Biesmeijer, J. C., Breeze, T. D., Dicks, L. v., Garibaldi, L. A., Hill, R., Settele, J., & Vanbergen, A. J. (2016). Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature*, 540(7632), 220–229. <https://doi.org/10.1038/nature20588>
- Proctor, M., Yeo, P., & Lack, A. (1996). The natural history of pollination. En *The natural history of pollination*. HarperCollins Publishers.
- Raderschall, C. A., Bommarco, R., Lindström, S. A. M., & Lundin, O. (2021). Landscape crop diversity and semi-natural habitat affect crop pollinators, pollination benefit and yield. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 306. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107189>
- Raine, N. E., Ings, T. C., Dornhaus, A., Saleh, N., & Chittka, L. (2006). Adaptation, Genetic Drift, Pleiotropy, and History in the Evolution of Bee Foraging Behavior. *Advances in the Study of Behavior*, 36(06), 305–354. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(06\)36007-X](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(06)36007-X)
- Rappole, J. H., King, D. I., & Vega Rivera, J. H. (2003). Coffee and Conservation. *Conservation Biology*, 17(1), 334–336.
- Reis-Diniz, M. E., & Tunes-Buschini, M. L. (2015). Pollen analysis and interaction networks of floral visitor bees of *Eugenia uniflora* L. (Myrtaceae), in Atlantic Forest areas in southern Brazil. *Arthropod-Plant Interactions*. <https://doi.org/10.1007/s11829-015-9400-1>
- Rivera-Hutinel, A., Bustamante, R. O., Marín, V. H., & Medel, R. (2012). Effects of sampling completeness on the structure of plant-pollinator networks. *Ecology*, 93(7), 1593–1603.
- Rodríguez-Parilli, S., Velázquez, M., & Laroca, S. (2010). Análisis de la estructura biológica de la comunidad de abejas (Hymenoptera, Apoidea) en un bosque seco tropical del Estado de Guárico (Venezuela). *Acta Biológica Paranaense*, 39.
- Rossi, E. M., Melgarejo, L., Mendonça Oliveira de Souza, M., Ferrer, G., Olmo-Talga, D., de Oliveira-Barcelos, R., & Cabaleiro, F. (2020). *Abejas & Agrotóxicos: Recopilación sobre las evidencias científicas de los impactos de los agrotóxicos en las Abejas – Petición ante la Relatoría DESCA de la Comisión Interamericana de Derechos Humanos. (En Español)*.
- Roubik, D. W. (Ed.). (1995). *Pollination of Cultivated Plants in the Tropics*. Food and Agriculture of the United Nations. <https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=A1O8Ow6wDDUC&oi=fnd&pg=PR5&dq=Pollination+of+cultivated+plants+in+the+tropics.&ots=6v1w0M6Kp&sig=ZgG7oNS40Im6P2myfQG1rruGgsg#v=onepage&q=Pollination+of+cultivated+plants+in+the+tropics.&f=false>

- Roubik, D. W. (2002). Feral African bees augment neotropical coffee yield. *Pollinating Bees - The Conservation Link Between Agriculture and Nature - Ministry of Environment / Brasília*, 255–266.
- Saavedra, S., Stouffer, D. B., Uzzi, B., & Bascompte, J. (2011). Strong contributors to network persistence are the most vulnerable to extinction. *Nature*, 478(7368), 233–235. <https://doi.org/10.1038/nature10433>
- Sanderson, M. J., & Donoghue, M. J. (1994). Shifts in diversification rate with the origin of angiosperms. *Science*, 264(5165), 1590–1593. <https://doi.org/10.1126/science.264.5165.1590>
- Scheper, J., Bommarco, R., Holzschuh, A., Potts, S. G., Riedinger, V., Roberts, S. P. M., Rundlöf, M., Smith, H. G., Steffan-Dewenter, I., Wickens, J. B., Wickens, V. J., & Kleijn, D. (2015). Local and landscape-level floral resources explain effects of wildflower strips on wild bees across four European countries. *Journal of Applied Ecology*, 52(5), 1165–1175. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12479>
- Sevilla-Guzmán, E. (2006). *De la Sociología Rural a la Agroecología*. Icaria editorial, s.a. <https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=E8fQge42ndoC&oi=fnd&pg=PA11&dq=De+la+sociología+rural+a+la+agroecología&ots=xoBVv4Jg0n&sig=WiLWY06U6DbMTfp8ib2n1mwCh3l#v=onepage&q=De+la+sociología+rural+a+la+agroecología&f=false>
- Silveira, F. A., Melo, G. A. R., & Almeida, E. A. B. (2002). *Abelhas brasileiras : sistemática e identificação*. [Fernando A. Silveira].
- Smith-Pardo, A., & Gonzalez, V. H. (2007). Diversidad de abejas (Hymenoptera: Apoidea) en estados sucesionales del bosque húmedo tropical. En *Acta biol. Colomb* (Vol. 12, Issue 1).
- Smith-Pardo, A., & Rita-Velez, I. (2008). *Abejas de Antioquia- Guía de Campo (Field guide to the bees of Antioquia , Museo Entomológico. January 2008.*
- Suyusama. Fundación para la Sostenibilidad Regional de la Compañía de Jesus en Nariño. (2020). *Agroecología en el Suroccidente Colombiano*.
- Tixier, P., Peyrard, N., Aubertot, J. N., Gaba, S., Radoszycki, J., Caron-Lormier, G., Vinatier, F., Mollot, G., & Sabbadin, R. (2013). Modelling interaction networks for enhanced ecosystem services in agroecosystems. *Advances in Ecological Research*, 49, 437–480. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-420002-9.00007-X>
- Tylianakis, J. M., Laliberté, E., Nielsen, A., & Bascompte, J. (2010). Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation*, 143(10), 2270–2279. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.004>
- Tylianakis, J. M., Tscharntke, T., & Lewis, O. T. (2007). Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature*, 445(7124), 202–205. <https://doi.org/10.1038/nature05429>
- Valdovinos, F. S. (2019). Mutualistic networks: moving closer to a predictive theory. *Ecology Letters*, 22(9), 1517–1534. <https://doi.org/10.1111/ele.13279>

- Vazquez, D. P., & Aizen, M. A. (2004). Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology*, 85(5), 1251–1257.
- Vázquez, D. P., Chacoff, N. P., & Cagnolo, L. (2009). Evaluating multiple determinants of the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology*, 90(8), 2039–2046. <https://doi.org/10.1890/08-1837.1>
- Vázquez, D. P., Morris, W. F., & Jordano, P. (2005). Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. *Ecology Letters*, 8(10), 1088–1094. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00810.x>
- Veddeler, D., Olschewski, R., Tscharrntke, T., & Klein, A. M. (2008). The contribution of non-managed social bees to coffee production: New economic insights based on farm-scale yield data. *Agroforestry Systems*, 73(2), 109–114. <https://doi.org/10.1007/s10457-008-9120-y>
- Vélez, R. (2011). Recuento sobre las publicaciones de las abejas silvestres de Colombia. *Boletín Del Museo Entomológico Francisco Luis Gallego*, 3(3), 15–29.
- Vidal, M. M., Hasui, E., Pizo, M. A., Tamashiro, J. Y., Silva, W. R., & Guimarães Jr., P. R. (2014). Frugivores at higher risk of extinction are the key elements of a mutualistic network. *Ecological Society of America*.
- Weng, G., Bush, M. B., & Gomez, A. (2011). Neotropical Pollen Database. *Journal of Biogeography*, 34, 377–380.
- Winfree, R., Aguilar, R., Vázquez, D. P., Lebuhn, G., & Aizen, M. A. (2009). A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology*, 90(8), 2068–2076. <https://doi.org/10.1890/08-1245.1>
- Winfree, R., Bartomeus, I., & Cariveau, D. P. (2011). Native pollinators in anthropogenic habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145042>
- Winfree, R., & Kremen, C. (2009). Are ecosystem services stabilized by differences among species? A test using crop pollination. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1655), 229–237. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0709>
- Winfree, R., Williams, N. M., Dushoff, J., & Kremen, C. (2007). Native bees provide insurance against ongoing honey bee losses. *Ecology Letters*, 10(11), 1105–1113. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01110.x>
- Wood, T. J., Holland, J. M., & Goulson, D. (2017). Providing foraging resources for solitary bees on farmland: current schemes for pollinators benefit a limited suite of species. *Journal of Applied Ecology*, 54(1), 323–333. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12718>
- Zattara, E. E., & Aizen, M. A. (2021). Worldwide occurrence records suggest a global decline in bee species richness. *One Earth*, 4(1), 114–123. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2020.12.005>

Anexos

Anexo 1

Especies de abejas que interactúan en la red, clasificadas por familias, subfamilias, tribus y géneros.

Familia	Subfamilia	Tribu	Género	Subgénero	Especie	Morfotipo	Código
Apidae	Apinae	Apini	<i>Apis</i>	<i>Apis</i>	<i>mellifera</i>	1	A01
		Centridini	<i>Centris</i>		<i>sp</i>	1	A17
		Exomalopsini	<i>Exomalopsis</i>		<i>sp</i>	1	A23
		Meliponini	<i>Paratrigona</i>		<i>sp</i>	1	A04
			<i>Partamona</i>		<i>sp</i>	1	A05
			<i>Tetragonisca</i>		<i>sp</i>	1	A02
	Xylocopinae	Ceratini	<i>Ceratina</i>		<i>sp</i>	1	A12
Halictidae	Halictinae	Augochlorini	<i>Augochlora</i>	<i>Augochlora</i>	<i>sp</i>	1	A08
			<i>Augochlora</i>	<i>Oxystoglocella</i>	<i>sp</i>	1	A09
			<i>Augochlora</i>	<i>Augochlora</i>	<i>sp</i>	2	A06
			<i>Augochlora</i>		<i>sp</i>	1	A21
			<i>Augochlora</i>		<i>sp</i>	2	A22
			<i>Augochlora</i>	<i>Oxystoglocella</i>	<i>sp</i>	2	A10
			<i>Augochlora</i>	<i>Oxystoglocella</i>	<i>sp</i>	3	A15
			<i>Caenaugochlora</i>		<i>sp</i>	1	A16
			<i>Ceratalictus</i>		<i>sp</i>	1	A11
			<i>Neocorynura</i>		<i>sp</i>	1	A20
			<i>Pseudaugochlora</i>		<i>sp</i>	1	A07
		Halictini	<i>Agapostemon</i>		<i>sp</i>	1	A14
			<i>Lasioglossum</i>		<i>sp</i>	1	A03
			<i>Lasioglossum</i>	<i>Dialictus</i>	<i>sp</i>	1	A13
			<i>Lasioglossum</i>	<i>Dialictus</i>	<i>sp</i>	2	A18
			<i>Lasioglossum</i>	<i>Dialictus</i>	<i>sp</i>	3	A19

Anexo 2

Especies de plantas que interactúan en la red, clasificadas por familias y géneros.

Familia	Género	Especie	Código
Amaranthaceae	<i>Amaranthus</i>	<i>sp</i>	P25
Asteraceae	<i>aff. Acmella</i>	<i>sp</i>	P16
	<i>Ageratum</i>	<i>conyzoides</i>	P10
	<i>Bidens</i>	<i>sp</i>	P01
	<i>Emilia</i>	<i>sp</i>	P12
	<i>Galinsoga</i>	<i>sp</i>	P29
	<i>Jaegeria</i>	<i>sp</i>	P13
	<i>Pseudelephantopus</i>	<i>spicatus</i>	P21
	<i>Sigesbeckia</i>	<i>sp</i>	P14
	<i>Synedrella</i>	<i>sp</i>	P22
	<i>Tithonia</i>	<i>diversifolia</i>	P23
Bixaceae	<i>Bixa</i>	<i>orellana</i>	P27
Commelinaceae	<i>Commelina</i>	<i>sp</i>	P11
	<i>Tinantia</i>	<i>sp</i>	P15
	<i>Tradescantia</i>	<i>sp</i>	P24
Cucurbitaceae	<i>Cucurbita</i>	<i>sp</i>	P28
Fabaceae	<i>Arachis</i>	<i>pinto</i>	P26
	<i>Inga</i>	<i>sp</i>	P30
Hypoxidaceae	<i>Hypoxis</i>	<i>sp</i>	P03
Lamiaceae	<i>Salvia</i>	<i>sp</i>	P04
Lauraceae	<i>Persea</i>	<i>americana</i>	P19
Malvaceae	<i>Sida</i>	<i>sp</i>	P02
Melastomataceae	<i>Chaetogastra</i>	<i>sp</i>	P17
Musaceae	<i>Musa</i>	<i>acuminata</i>	P31
Myrtaceae	<i>Psidium</i>	<i>sp</i>	P08
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus</i>	<i>sp</i>	P33
Piperaceae	<i>Piper</i>	<i>sp</i>	P05
Poaceae	<i>Oplismenus</i>	<i>burmannii</i>	P07
	<i>Oplismenus</i>	<i>sp</i>	P32

Polygonaceae	<i>Persicaria</i>	<i>sp</i>	P20
Rubiaceae	<i>Coffea</i>	<i>arabica</i>	P06
Rubiaceae	<i>Spermacoce</i>	<i>sp</i>	P34
Rutaceae	<i>Citrus</i>	<i>x aurantium</i>	P18
Solanaceae	<i>Solanum</i>	<i>sp</i>	P09