

Aproximaciones a la red de interacción entre abejas nocturnas y plantas con flores de Potrerillos del Güendá (Santa Cruz, Bolivia)

Approximations to the interaction network between nocturnal bees and flowering plants from Potrerillos del Güendá (Santa Cruz, Bolivia)

Margarita Rosario Crespo Cordero ¹✉ • Carol Andrea Almendras Gutierrez ¹ • Selmy Calcina Mamani ² • Marcia Adler ² • Santiago Benitez-Vieyra ³

Recibido: 5 Febrero 2024 / Revisado: 26 Febrero 2024 / Aceptado: 2 Abril 2024 / Publicado: 23 Abril 2024

Resumen

Las abejas con hábitos crepusculares y nocturnos han sido pobremente estudiadas en Bolivia, donde la mayoría de los estudios han estado centrados en *Apis mellifera*. Las redes de interacción permiten cuantificar la biodiversidad y comprender fenómenos tanto naturales como de origen antrópicos y son de gran utilidad para el estudio de las interacciones planta-polinizador. Este trabajo se realizó en un bosque de transición de Amazonia y Bosque Seco Chiquitano, para conocer la intensidad y características de las interacciones entre abejas nocturnas y plantas locales, utilizando trampas de luz para capturar a las abejas nocturnas. Se colectaron 19 individuos durante tres noches. Identificamos cuatro especies de la familia Halictidae, tribu Augochlorini, de las cuales dos pertenecen al género *Megalopta* y dos son especies no identificadas de la misma tribu. Realizamos también una palinoteca del lugar y sus alrededores. Utilizando comparación morfológica entre los preparados de la palinoteca, los obtenidos de los cuerpos de las abejas y bibliografía especializada, encontramos doce morfoespecies de polen presentes en los

Carol Andrea Almendras Gutierrez
<https://orcid.org/0009-0001-5799-0493>

Selmy Calcina Mamani
<https://orcid.org/0009-0001-5936-9262>

Marcia Adler
<https://orcid.org/0000-0002-1548-9828>

Santiago Benitez-Vieyra
<https://orcid.org/0000-0003-4116-7969>

✉ Margarita Rosario Crespo Cordero / 202000188@est.umss.edu
<https://orcid.org/0009-0003-0847-8383>

- 1 Carrera de Biología, Facultad de Ciencias y Tecnología, Universidad Mayor de San Simón, Cochabamba, Bolivia
- 2 Universidad Mayor Real y Pontificia San Francisco Xavier de Chuquisaca
- 3 Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (CONICET-Universidad Nacional de Córdoba), Argentina

cuerpos de las abejas, de las cuales tenía mayor frecuencia relativa los pertenecientes a las familias Lythraceae y Asteraceae. Como resultado tenemos una aproximación a la red de interacción, que nos permite indagar de manera mas profunda la interacción de este tipo de abejas y las plantas que visitan.

Palabras claves: *Megalopta*, Augochlorini, Red zoocéntrica, Palinología

Abstract

Bees with crepuscular and nocturnal habits have been poorly studied in Bolivia, where most studies have been focused on *Apis mellifera*. Interaction

networks allow us to quantify biodiversity and understand both natural and anthropogenic phenomena and are very useful for the study of plant-pollinator interactions. This work was carried out in a transition forest of Amazonia and Chiquitano dry forest, in order to know the intensity and characteristics of the interactions between nocturnal bees and local plants, using light traps to capture nocturnal bees. We collected 19 individuals during three nights. We identified four species of the family Halictidae, tribe Augochlorini, of which two belong to the genus *Megalopta* and two are unidentified species of the same tribe. We also carried out a palynological survey of the site and its surroundings. Using morphological comparison between the preparations of the palynothèque, those obtained from the bee bodies and specialized bibliography, we found twelve morphospecies of pollen present in the bee bodies, of which those belonging to the families Lythraceae and Asteraceae had a higher relative frequency. As a result, we have an approximation to the interaction network, which allows us to investigate in a deeper way the interaction of this type of bees and the plants they visit.

Keywords: *Megalopta*, Augochlorini, zoocentric network, palynology.

Introducción

En el mundo existen aproximadamente 20.000 especies de abejas reconocidas, de las cuales la mayoría son solitarias (Orr et al. 2021). La importancia de este grupo consiste en que son las principales polinizadoras de las angiospermas y, en particular, las hembras son las que cobran mayor notabilidad, ya que estas son las que construyen los nidos, colectan el polen y el néctar (Porto et al. 2020).

A pesar de ello, en Bolivia el conocimiento que se tiene sobre las abejas es muy pobre, dado que la mayoría de los estudios están centrados

en la especie introducida *Apis mellifera*, debido a que son generalistas y producen miel, por lo que tienen mayor uso económico (Martinez, 2022). Sin embargo en los últimos años se han realizado más estudios en abejas nativas, en especial las abejas sin aguijón de la tribu Meliponini, de las cuales se tiene registro de 102 especies para nuestro país.

Estas abejas generan un importante servicio ecosistémico en los bosques tropicales. Aun así el conocimiento que se tiene sobre las abejas nativas bolivianas siguen siendo muy escaso (Adler, 2022; Santos, 2023).

Las abejas con hábitos nocturnos o crepusculares, generalmente denominadas abejas nocturnas, cuentan con un registro sumamente escaso. En todo el mundo se conocen 250 especies, de las cuales la mayoría se encuentra en regiones neotropicales (Cordeiro, et al., 2021).

Gran parte de las abejas nocturnas se encuentra dentro de la familia Halictidae como *Megommation*, *Rhinotula* (*Halictini*) y *Megalopta* (*Augochlorini*), el cual es el género más abundante con 32 especies registradas desde el sur de México a Argentina.

Este género cuenta con el mayor registro con respecto a su comportamiento, e incluso se ha propuesto que son polinizadores importantes de árboles como *Ceiba* y *Pseudobombax* (Wcislo, et al., 2004). Por otro lado, existen abejas nocturnas en otras familias como *Ptiloglossa* y *Zikanapis* de la familia Colletidae y algunas especies del género *Xylocopa*, como también un comportamiento facultativo nocturno de *Apis dorsata* y *Apis mellifera* de la familia Apidae (Michener, 2007; Cordeiro, et al., 2021).

Los bosques tropicales y sus interacciones toman importancia para la evolución de estas especies de abejas, debido a que el 99% de la polinización es por acción de insectos y aves, por lo cual las plantas han desarrollado recompensas en forma de néctar o polen para estos animales, formando diferentes nichos disponibles (Rumiz, 2001).

La competencia que se genera en los bosques

podría favorecer que los individuos ocupen diferentes nichos ecológicos. Por eso se ha planteado la hipótesis de que las abejas nocturnas desarrollaron estos hábitos para no competir por los recursos florales con abejas diurnas (Weislo, et al., 2004; Cordeiro, et al., 2021).

Por ejemplo, *Megalopta genalis* posee adaptaciones retinianas y ópticas 27 veces más sensibles a la luz que las abejas diurnas. Por otro lado, el hábito nocturno permite evitar enemigos como los cleptoparásitos que suelen ser menos activos durante la noche (Greiner, 2004; Cordeiro, et al., 2021).

Las interacciones planta-polinizador son consideradas una de las interacciones más particulares y complejas que existen, debido a que juegan un papel crucial en la conservación y el funcionamiento ecosistémico, por lo que en los últimos años se desarrollaron técnicas para estudiar estas redes de interacción.

Sin embargo las aproximaciones a estas redes complejas siguen siendo insuficientes (Jordano et al., 2009; del Val de Gortari, 2022). Las redes de interacción posibilitan estudiar cómo las especies que conviven en un solo lugar interactúan o se asocian entre sí, permitiendo el conocimiento de especies clave para el funcionamiento de un ecosistema, por lo tanto, nos permite comprender fenómenos como la extinción, invasión, disturbios naturales o perturbaciones antropogénicas (Beltrán y Traveset, 2018; Delmas et al., 2019)

El objetivo del estudio es construir una red de interacción insecto-planta desde el enfoque zocéntrico para conocer la intensidad y características de la red entre abejas nocturnas y plantas locales correspondientes a un bosque de transición de Amazonia y Bosque Seco Chiquitano, mediante la comparación morfológica de polen encontrado en las anteras de las flores y en el cuerpo de las abejas en la Reserva Natural Privada Potrerillos del Güendá en las cercanías de la ciudad de Santa Cruz, Bolivia.

Materiales y métodos

Área de estudio

El estudio se realizó en la Reserva Privada Potrerillos del Güendá (Santa Cruz, Bolivia) ubicada en las coordenadas 17°40'16"S 63°27'27"W entre la quebrada La Concha y el río Güendá.

La propiedad tiene un área de 350 Ha, y con terrenos adjuntos suma 1500 Ha de bosque conservado que corresponden al área protegida departamental Unidad de Conservación del Patrimonio Natural Urubó-Güenda (UCPN).

El sitio posee un clima termotropical, ombrotipo pluviestacional, la vegetación del lugar corresponde a bosques de transición entre Amazónico y Bosque Seco Chiquitano (Navarro, 2011).

Registro de abejas nocturnas

Modificando la técnica usada por Cocucci et al. (2009), se capturaron abejas nocturnas con trampas de luz en dos claros de bosque por tres noches consecutivas entre las 20:00 y 22:00.

Se usó una trampa por noche, las dos primeras noches en un mismo claro y la tercera noche en un claro de bosque distinto.

Se colectaron especímenes de cada morfoespecie para su posterior identificación a través de frascos con acetato de etilo. Por otra parte, la mayor parte de los individuos fueron sedados, examinados para coleccionar muestras de polen de su cuerpo y posteriormente liberados.

Las abejas colectadas fueron montadas e identificadas según las claves de Michenner (2007), Dalmazzo et al. (2015), Santos & Melo (2015) y depositadas en el Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado.

Las fotografías de las abejas registradas en los muestreos fueron subidas a la plataforma iNaturalist (e.g. <https://www.inaturalist.org/observations/194441171> y <https://www.inaturalist.org/observations/194457936>)

Construcción de una biblioteca palinológica

Se colectaron plantas en flor con polen o néctar accesible para las abejas, en una transecta de 800 m alrededor del lugar y cercanas al río Güendá, de las cuales se obtuvo el polen de las anteras en estado fértil para generar una palinoteca.

Las plantas prensadas se ingresaron al Herbario Nacional Forestal “Martín Cárdenas”.

Se tomaron muestras de polen provenientes de flores y anteras caídas (en el caso de Lythraceae sp.1) debido a la dificultad para acceder a flores frescas por la altura del árbol.

Obtención de las muestras palinológicas

Para extraer el polen de las abejas y de las anteras se utilizó un preparado de gelatina glicerinada con las siguientes proporciones; 10 gr de gelatina disuelta en 30 ml de agua destilada y 30 ml de glicerina al 100%.

Posteriormente se la pasó a una jeringa donde se solidificó. Para usar la gelatina glicerinada se obtuvieron pequeñas porciones a través de la jeringa, las que se impregnaron en las anteras de las plantas colectadas o en el cuerpo de las abejas capturadas, para luego montar cada una de las muestras en portaobjetos que fueron sellados con parafina.

A cada placa montada y sellada con parafina se le realizó un barrido completo en microscopio óptico, en el caso de las plantas se realizó una palinoteca mientras que en el de las abejas se usaron las guías de identificación palinológica de Grant (2000), Colinvaux et al., (2005) y Hesse et al., (2009), para aquellas que no se encontraron dentro de la palinoteca hecha con plantas del lugar.

Análisis estadístico

En este estudio observacional se construyó una matriz de la red de interacción con el polen

encontrado en el cuerpo de las abejas nocturnas. Luego se analizaron los datos con el software R versión 4.3.2 (R Core Team 2023), donde se obtuvo la red de interacción, la matriz de interacción y sus métricas como la conectancia que cuantifica el número de interacciones por especie, el grado de anidamiento que nos permite saber que tan generalistas son las especies, la medida de especialización y el coeficiente de conglomerado, mediante los paquetes bipartite (Dorman, et al., 2009) y network versión 1.18.2 (Butts, 2015).

Resultados

En las trampas de luz se capturaron 19 abejas nocturnas, de las cuales cuatro fueron colectadas y montadas (Figura 1). Todas pertenecen a la familia Halictidae, tribu Augochlorini, se diferenciaron cuatro especies correspondientes a 2 géneros; *Megalopta* y un género indeterminado.

De los 19 individuos, nueve fueron de *Megalopta* sp.1, siete de *Megalopta* sp.2, dos de un género indeterminado sp.1 y no se encontró polen en la única abeja capturada del género indeterminado sp.2, por lo que para la red de interacción se tomaron en cuenta sólo tres especies de abejas.

El polen recolectado del cuerpo de las abejas nocturnas tuvo coincidencias con cinco de las 19 muestras de polen de plantas; una Acanthaceae, dos de Asteraceae y dos de Lythraceae. Además, se halló polen de una Asteraceae no colectada y 6 morfotipos de polen de plantas no identificadas, en la tabla 1 se muestra la frecuencia relativa del polen encontrado.

La red de interacción cuenta con tres especies de abejas y doce de plantas (figura 2) en la que se observa que *Megalopta* sp.1 interactúa preferentemente con Lythraceae sp. 1, mientras que *Megalopta* sp. 2 se relaciona más con el Morfotipo 4. En el caso de Augochlorini sp.1 se encontró la interacción únicamente con el Morfotipo 6.

La conectancia calculada a través de la suma de enlaces dividida por el total de celdas dentro

de la matriz de interacciones (Martínez-Falcón et al, 2019) da un valor de 41.67% que, de acuerdo a Beltrán y Traveset (2018), es un parámetro ligado

a la riqueza de especies y, por lo tanto, al tamaño de la red. Cuanto menor es la red, mayor es la conectancia.

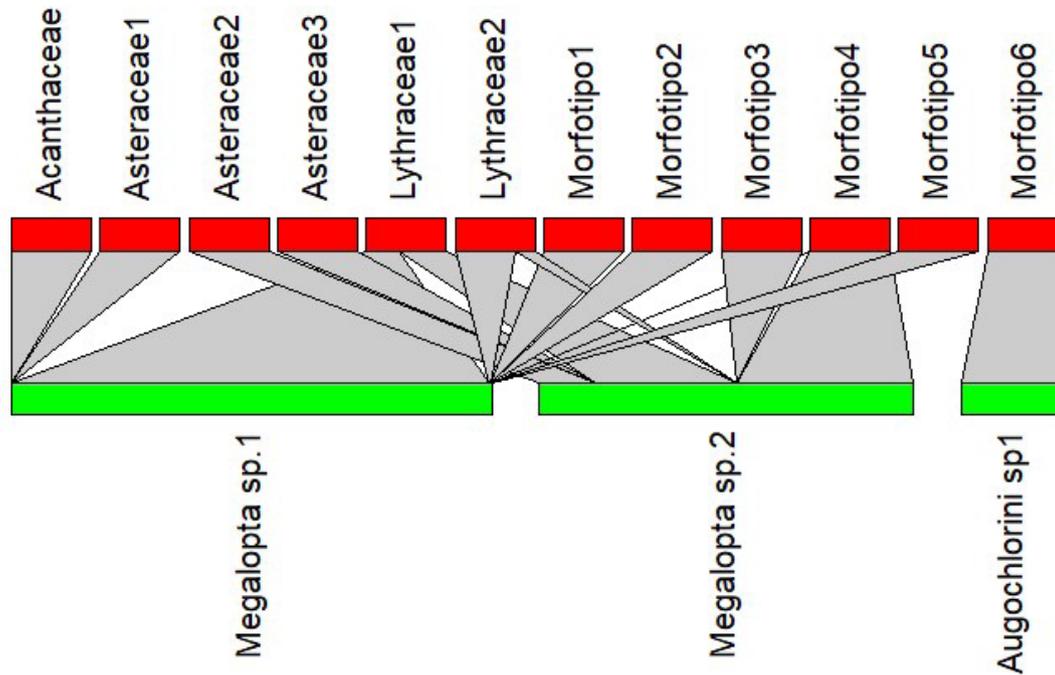
Figura 1. Abejas nocturnas, colectadas y montadas en alfiler entomológico 0 a. Vista dorsal de *Megalopta* sp1. b. Vista lateral de *Megalopta* sp 1. c. Vista lateral de *Megalopta* sp 2. d. Vista lateral de *Augochlorini* spl.



Tabla 1. Familias, especies y sus frecuencias relativas correspondientes del polen encontrado en el cuerpo de las abejas nocturnas.

| Familia | Especie | Frecuencia relativa |
|--------------------|-------------|---------------------|
| <i>Acanthaceae</i> | <i>sp.1</i> | 1.10 % |
| <i>Asteraceae</i> | <i>sp.1</i> | 1.10 % |
| <i>Asteraceae</i> | <i>sp.2</i> | 8.79 % |
| <i>Asteraceae</i> | <i>sp.3</i> | 2.20 % |
| <i>Lythraceae</i> | <i>sp.1</i> | 4.40 % |
| <i>Lythraceae</i> | <i>sp.2</i> | 41.76 % |
| - | Morfotipo 1 | 2.20 % |
| - | Morfotipo 2 | 1.10 % |
| - | Morfotipo 3 | 1.10 % |
| - | Morfotipo 4 | 30.77 % |
| - | Morfotipo 5 | 1.10 % |
| - | Morfotipo 6 | 4.40 % |

Figura 2. Red bipartida que expone la interacción insecto-planta de *Megalopta sp.1*, *Megalopta sp.2* y *Augochlorini sp.1*. Se presenta en dos ejes ordenados en función del número decreciente de interacciones. El eje verde corresponde a las abejas y su longitud representa la abundancia de cada especie al momento del muestreo, de acuerdo a sus capturas en la trampa de luz.



El coeficiente de conglomerado de la red es de 0.3333 (los coeficientes de conglomerado promedio de sus miembros). El índice de especialización (H^2) a nivel de red que va entre 0 (sin especialización) y 1 (especialización completa) fue igual a 0.8370, un número que tiende a ser más cercano a 1 lo que indica una alta especialización.

En cuanto a la medida de Anidamiento (nestedness) que va del 0 (alto anidamiento) al 100 (bajo anidamiento o caótico) obtuvimos un valor de 32.5987, que tiende más a 0 que a 100, lo que indica que la red o la matriz es más ordenada que caótica.

El otro índice de anidamiento, NODF, que oscila entre 0 y 100 donde los valores altos indican mayor anidamiento, arrojó un valor de 35.5072. Finalmente, el valor de diversidad de interacciones de Shannon, que al igual que el índice clásico, ayuda a determinar la diversidad, pero en este caso de la diversidad de interacciones que hay dentro de

la matriz (Martínez-Falcón et al, 2019), arrojó un valor de 1.5556.

Discusión

La red de interacción obtenida nos da una pequeña aproximación hacia el comportamiento e interacción con plantas de la localidad en un grupo de polinizadores muy poco estudiados como son las abejas nocturnas.

Al aproximarnos a la red de interacción real de estas abejas podemos establecer medidas de conservación de estas especies debido a que además de ser importantes para el ecosistema representan un valor económico importante al polinizar plantas agrícolas como Cucurbitáceas (*Cucurbita pepo*, *C. maxima* y *C. foetidissima*), Mirtáceas (*Campomanesia phaea*, *C. pubescens*, *Eugenia dysenterica*, *E. uniflora*, *Myrciaria floribunda*, etc.), Anacardiáceas (*Spondias mombin* y *S. pinnata*) y

el Guaraná (*Paullinia cupana*), (Beltrán y Traveset, 2018; Cordeiro, et al., 2021).

Según Dalmasso et al., (2015), en las tierras bajas tropicales los halictidos son superados en diversidad y abundancia por abejas eusociales sin aguijón (Apidae, Meliponinae), a diferencia de tierra altas donde se presentan un mayor número de especies, sin embargo algunos géneros como *Megalopta* se presenta en ambientes de selva tropical y son de hábitos crepusculares y nocturnos posiblemente debido a la competencia por recompensas florales que tienen con las Meliponas, de las cuales solo se tiene registro de comportamiento diurno (Engel, 2000; Michener, 2007).

El comportamiento nocturno se ha originado de forma independiente en diferentes linajes de abejas debido a la competencia por los recursos florales ya mencionados, incluso se menciona que la visita nocturna de estas abejas es mucha más antigua que la de otros polinizadores, datando al Oligoceno o Mioceno, provocando una configuración en el entorno floral para otros polinizadores nocturnos, como los murciélagos, dando la apertura de un nuevo nicho (Wcislo, et al., 2004).

Por otro lado, el comportamiento nocturno, así como cleptoparasitismo, se ha originado independientemente varias veces en la familia Halictidae como en el caso del género *Sphecodes* (Halictini). En la tribu Augochlorini se limitan al género *Temnosoma* (en Argentina sólo se han citado especies cleptoparasitas de este género) y a un subgénero de *Megalopta* y *Megommation* (Michener 2007). Posiblemente el poco o nulo hallazgo de polen en Augochlorini sp.1 y Augochlorini sp.2 se deba a este comportamiento.

Respecto al género *Megalopta* Wcislo, et al. (2004), menciona que las hembras de *Megalopta* también recolectan néctar o polen de *Solanum*, *Asplundia*, *Bactris*, *Desmoncus*, *Mimosa*, *Ipomoea*, *Spondias*, *Vismia*, *Cecropia*, *Psidium*, *Acacia*, *Aegiphila*, *Chamaedorea*, *Miconia* y *Parkia*, también *Ceiba*

pentandra, *Bombacopsis quinata*, *Vismia baccifera* o *Pseudobombax septenatum*, usan plantas que tienen anthesis tanto nocturna como diurna, por lo que podemos creer que este género es generalista.

Esto coincide con nuestros resultados, donde encontramos polen tanto de Asteraceae, Lythraceae y Acanthaceae.

Sin embargo, puede que la interacción predominante observada entre Lythraceae sp.1 con *Megalopta* tenga sentido debido a que las flores y anteras fueron colectadas del suelo ya que el árbol era demasiado alto (15 m. aprox) como para recolectarlas de la copa y según Zillikens et al. (2001) todos los halictidos hacen nidos en el suelo, aunque varias especies se han adaptado a vivir en madera e incluso en los depósitos de sedimentos que se forman entre las hojas de bromelias. En cuanto a los árboles, se sugiere que podrían ser una de las principales fuentes de alimento para las abejas, por su gran porte y su abundante floración.

De acuerdo con Delmas et al. (2019) puede ocurrir que algunas especies exhiban un conjunto mucho mayor de interacciones que otras o formen grupos más densos dentro de la red, lo que se observa en *Megalopta* sp. 1 y *Megalopta* sp. 2, debido a que pueden ser generalistas a diferencia de *Augochlorini* sp. 1.

Sin embargo, se ha probado que el índice de especialización (H2') puede ser sensible al tamaño de la red por lo que los pocos registros tomados pueden influir en el resultado (Luna et al., 2017; Martínez-Falcón et al., 2019). Debido a esto aún no podemos determinar si *Megalopta* sp. 1 y *Megalopta* sp. 2 son más generalistas o si son especialistas.

El patrón visto en la matriz no es de anidamiento perfectamente encajado, sin embargo, tampoco se podría decir que es totalmente aleatorio como se comprobó con la medida de nestedness (32.5987) que es más cercano a 0 (alto anidamiento) que a 100 (bajo anidamiento o caótico).

Se ve que *Augochlorini* sp.1 y Morfotipo 6

solo interactúan entre sí, lo que difiere con la asimetría de las interacciones ya que las especies especialistas interactúan predominantemente solo con generalistas (Jordano et al., 2009; Mora y Dáttilo, 2021).

La red de interacción descrita en esta investigación es una pequeña muestra de toda la riqueza informativa que puede ofrecer. Aunque el muestreo se realizó durante la época lluviosa, esta se vio afectada por la sequía, lo que resultó en una escasez notable de flores.

Por lo tanto, recomendamos realizar muestreos en diferentes estaciones del año con el fin de obtener una mayor cantidad de información sobre las redes de interacción, considerando la disponibilidad de diferentes recursos para las abejas, así como la posibilidad de encontrar otras especies que también puedan ser importantes en estas interacciones.

Agradecimientos

Agradecemos a los organizadores, docentes y nuestras compañeras del Curso de Campo: Ecología y Evolución de las Interacciones Insecto-Planta; Carlos Pinto, Sissi Lozada Gobillard, Santiago Benitez, Marcia Adler, Aylin, Daniela, Diana, Jhoselin, Mariana, Mónica, Raquel y Sara.

También a Tonny Bonaso y Nena por su inmensa amabilidad en la Reserva Privada Potrerillos del Güendá. Se agradece igualmente el apoyo financiero del proyecto BOL:01 del IPICS y la organización del curso por parte del Laboratorio de Ecología Química de la USFX.

Bibliografía

Adler, M., Martinez-Ugarteche, M. T., & Toledo, M. (2022). Características de nidos de abejas nativas sin aguijón (Apoidea: Meliponini) en Los territorios de Lomerío (Santa Cruz) y Sirionó (Beni), Bolivia. *Kempffiana*, 18(1): 39-52.

Beltrán Mas, R., & Traveset Vilagines, A. (2018).

Redes de interacción entre flores e himenópteros en dos comunidades costeras. Efectos de la pérdida de hábitat: *Ecosistemas*, 27(2), 102-114. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1409>

Butts C (2015). network: Classes for Relational Data. The Statnet Project (<http://www.statnet.org>). R package version 1.13.0.1, <https://CRAN.R-project.org/package=network>.

Cocucci, A., More, M. y Sersic, A.N. (2009). Restricciones mecánicas en las interacciones planta-polinizador: estudio de plantas polinizadas por esfíngidos. En Mendel, R., Aizen, M. A. & Zamora, R. (eds.), *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. 1a ed. (pp. 43-60) Santiago de Chile: Universitaria.

Colinvaux, P.A., De Oliveira, P.E. y Moreno E.P. (2005). *Amazon Pollen, Manual and Atlas*. Londres: CRC Press.

Cordeiro, G. D., Liporoni, R., Caetano, C.A., Krug, C., Martínez-Martínez, C. A., Martins, H. O., Cardoso RKO, Araujo FF, Araújo PCS, Oliveira R, Schindwein, C., Warrant, E. J., Dötterl, S. & Alves-dos-Santos, I. (2021). Nocturnal bees as crop pollinators. *Agronomy*, 11(5), 1014.

Dalmazzo, M., Gonzales, R.A., Roig, A.A. y Debandi, G. (2015). Halactidae en Juñet, R., Lucia-Claps, S. y Morrene, J. (Ed.), *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos vol. 4* (pp. 203-219) INSUE UNT.

del Val de Gortari, E. (2022). Redes de interacciones para el estudio de la biodiversidad. *Revista digital universitaria*, 23(2).

Delmas, E., Besson, M., Brice, M. H., Burkle, L. A., Dalla Riva, G. V., Fortin, M. J., ... & Poisot, T. (2019). Analysing ecological networks of species interactions. *Biological Reviews*, 94(1), 16-36.

Dormann, C.F., Gruber B. & Fruend, J. (2008). Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R news*, 8(2), 8 - 11.

Grant, S.E. (2000). *An illustrated identification manual for air samples*. San Antonio, Texas: Blewstone Press.

Greiner, B., Ribi, WA & Warrant, E.J. (2004)

Retinal and optical adaptations for nocturnal vision in the halictid bee *Megalopta genalis*. *Cell Tissue Res* 316, 377–390 . <https://doi.org/10.1007/s00441-004-0883-9>

Hesse, M., Halbritter, H., Zetter, R., Weber, M., Buchner, R., Frosch-Radivo, A. y Ulrich, S. (2009). *Pollen Terminology. An Illustrated handbook*. Viena: Springer-Verlag.

Jordano, P., Vazquez, D. y Bascompte, J. (2009). Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. En Mendel, R., Aizen, M. A. & Zamora, R. (eds.), *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Ira ed. (pp. 17-42) Santiago de Chile: Universitaria.

Luna P, Corro E., Ahuatzin-Flores D., Antoniazzi R. Jr., Barrozo N., Chávez-González E., Morales-Trejo J., Dáttilo W. (2017). The risk of use small matrices to measure specialization in host–parasite interaction networks: a comment to Rivera-García et al. (2016). *Parasitology*, 144, 1102-1106.

Martínez, D. (14 de junio de 2022). Abejas sin aguijón y mujeres mieleras por la preservación del Ñaño. *Verdad con Tinta*. <https://verdadcontinta.com/2022/06/14/abejas-sin-aguijon-y-mujeres-mieleras-por-la-preservacion-del-inao/#:~:text=Se%20estima%20que%20hasta%201898,hicieron%20que%20ganen%20acceptaci%C3%B3n%20r%C3%A1pidamente>.

Martínez-Falcón, A.P., Martínez-Adriano, C.A. y Dáttilo, W. (2019) Redes complejas como herramientas para estudiar la diversidad de las interacciones ecológicas. En Moreno, C.E. (ed.), *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*. (pp. 265-238). Ciudad de México: Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex.

Michener, C.D. (2007) *The Bees of the World*, 2nd ed. Baltimore: Johns Hopkins University Press.

Mora, F. y Dáttilo, W. (2021). Introducción al Análisis de Redes de Interacciones Ecológicas

entre Especies. En *Manual de métodos y herramientas para el análisis de Información usando el Lenguaje “R”* Ira ed.(pp. 100-127). Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México .

Navarro, G. (2011). *Clasificación de la Vegetación de Bolivia*. Santa Cruz de la Sierra: Centro de Ecología Difusión, Fundación Simón I. Patiño.

Orr, M. C., Hughes, A. C., Chesters, D., Pickering, J., Zhu, C. D., & Ascher, J. S. (2021). Global patterns and drivers of bee distribution. *Current Biology*, 31(3), 451-458.

Porto, R. G., De Almeida, R. F., Cruz-Neto, O., Tabarelli, M., Viana, B. F., Peres, C. A., & Lopes, A. V. (2020). Pollination ecosystem services: A comprehensive review of economic values, research funding and policy actions. *Food Security*, 12(6), 1425-1442.

Rumiz, D.I. (2001). El Rol de la Fauna en la Dinámica del Bosque Neotropical: Una Revisión del Conocimiento Actual Adaptado al Caso de Bolivia en Mostacedo, B. y Fredericksen, T. (Eds.), *Regeneración y Silvicultura de Bosques Tropicales en Bolivia* (pp. 31-52). Editora El País, Santa Cruz, Bolivia.

Santos, E. (2023). Polinizadores y polinización para la producción de frutas y semillas. Anuario OPYPA, Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca, Uruguay.

Santos, L.M. & Melo, G.A.R. (2015). Updating the taxonomy of the bee genus *Megalopta* (Hymenoptera: Apidae, Augochlorini) including revision of the Brazilian species. *Journal of Natural History*, 49(11-12), 575-674, [DOI: 10.1080/00222933.2014.946106](https://doi.org/10.1080/00222933.2014.946106)

Wcislo, Wt., Arneson, L., Roesch, K., Gonzalez, V., Smith, A. & Fernández, H. (2004). The evolution of nocturnal behaviour in sweat bees, *Megalopta genalis* and *M. ecuadoria* (Hymenoptera: Halictidae): an escape from competitors and enemies?, *Biological Journal of the Linnean Society*, 83(3):377–387, <https://doi.org/10.1046/j.1365-3113.2004.00377.x>

doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00399.x

Zillikens, A., J. Steiner & Mihalkó, Z. (2001).
Nests of *Augochlora* (A.) *esox* in Bromeliads,

a Previously Unknown Site for Sweat Bees
(Hymenoptera: Halictidae). *Studies on Neotropical
Fauna and Environment*, 36(2): 137-142.