



Acta Agronómica

ISSN: 0120-2812

ISSN: 2323-0118

Universidad Nacional de Colombia

Mazzei, Mariana Paola; Vesprini, José Luis; Galetto, Leonardo
Visitantes florales no polinizadores en plantas del género
Cucúrbita y su relación con la presencia de abejas polinizadoras
Acta Agronómica, vol. 69, núm. 4, 2020, Octubre-Diciembre, pp. 256-265
Universidad Nacional de Colombia

DOI: <https://doi.org/10.15446/acag.v69n4.87639>

Disponible en: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=169969274002>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

UAEM  redalyc.org

Sistema de Información Científica Redalyc
Red de Revistas Científicas de América Latina y el Caribe, España y Portugal
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso
abierto

Visitantes florales no polinizadores en plantas del género *Cucurbita* y su relación con la presencia de abejas polinizadoras

Non-pollinating flower visitors in flowers of the genus *Cucurbita* and their relationship with the presence of pollinating bees

Mariana Paola Mazzei ¹, José Luis Vesprini ², Leonardo Galetto ³.

¹ Instituto de Investigaciones de Ciencias Agrarias de Rosario, CONICET. Universidad Nacional de Rosario. Argentina.

✉ mariana.mazzei@unr.edu.ar.

² Instituto de Investigaciones de Ciencias Agrarias de Rosario, CONICET. Universidad Nacional de Rosario, Zavalla, Argentina.

✉ jvesprin@unr.edu.ar.

³ Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, CONICET. Universidad Nacional de Córdoba. Argentina.

✉ leo@imbiv.unc.edu.ar.

Rec.: 26-05-2020 Acep.: 29-09-2020

Resumen

Los insectos visitantes de flores pueden ser polinizadores o, por el contrario, no tener relación con el proceso reproductivo de las plantas. Las interacciones entre visitantes florales polinizadores y no-polinizadores pueden influir negativamente en la transferencia de polen. Poco se conoce acerca de los efectos de las visitas de abejas en la polinización de flores de zapallo (*Cucurbita* spp.) y sus interacciones con la presencia de otros visitantes florales. El estudio se realizó en la Facultad de Ciencias Agrarias (Universidad Nacional de Rosario) en el sur de Santa Fe (Argentina) y en él se evaluó el efecto de la presencia de visitantes florales no-polinizadores en el forrajeo de las abejas presentes en las flores de dos especies cultivadas de zapallo. Como variables se incluyeron el sexo de la flor y las especies de zapallo *C. maxima* y *C. moschata*. Se registraron un total de 937 visitantes en 403 flores. Las abejas de las tribus Eucerini y Apini fueron los polinizadores más abundantes con un promedio de 2.3 individuos por flor durante 10 minutos de observación. Los dípteros, el sexo de la flor y la especie de zapallo no influyeron en el número de visitas de las abejas, mientras que la estadía prolongada de coleópteros y formícidos afectaron negativamente la presencia de abejas en ambas especies de zapallo. La presencia de coleópteros redujo las visitas de abejas en 38%; mientras que, en presencia de hormigas, aquéllas no visitaron las flores. El robo de néctar y polen por parte de visitantes florales no-polinizadores podría tener un efecto negativo sobre el éxito reproductivo de zapallo.

Palabras clave: Coleópteros; Dípteros; Formícidos; interacción; Zapallos.

Abstract

Visiting flower insects can be pollinators or, on the contrary, have no relation to the reproductive process of plants. Interactions between pollinating and non-pollinating floral visitors can negatively influence pollen transfer. Little is known about the effects of bee visits on the pollination of squash flowers (*Cucurbita* spp.) their interactions with the presence of other floral visitors. The study was carried out at the Faculty of Agrarian Sciences (National University of Rosario) in the south of Santa Fe (Argentina). The effect of the presence of non-pollinating floral visitors on the foraging of bees present in the flowers of two cultivated species of pumpkin was evaluated. As variables, the sex of the flower and the squash species *C. maxima* and *C. moschata* were included. A total of 937 visitors were registered in 403 flowers. Bees from the Eucerini and Apini tribes were the most abundant pollinators with an average of 2.3 individuals per flower during 10 minutes of observation. Diptera, flower sex and pumpkin species did not influence the number of visits by bees, while the prolonged stay of coleoptera and formicids negatively affected the presence of bees in both pumpkin species. The presence of beetle reduced bee visits by 38%; in the presence of ants, the bees did not look for the flowers. The theft of nectar and pollen by non-pollinating floral visitors can have a negative effect on the reproductive success of squash.

Key words: Coleoptera; Diptera; Formicidae; Interaction; Squash.

Introducción

La polinización biótica por insectos nativos es un bien común ofrecido por el ecosistema para los productores agrícolas y por tanto este proceso ecológico es considerado un servicio ecosistémico (Aizen y Chacoff, 2009). La polinización contribuye al bienestar humano, manteniendo y mejorando la producción de frutos y semillas en las especies de los ecosistemas naturales y en los cultivos dentro de los agroecosistemas. Los servicios de los ecosistemas dependen de la biodiversidad y viceversa, porque involucran un conjunto complejo de interacciones directas e indirectas entre múltiples grupos funcionales de organismos como herbívoros, patógenos, depredadores y polinizadores (Wielgoss et al., 2014). Los visitantes florales pueden desempeñar distintos papeles en la flor, como la polinización en el caso de las abejas polinizadoras, o no tener relación con el proceso reproductivo, por ejemplo, artrópodos herbívoros, aunque estos últimos consuman néctar o polen (Wäckers, Romeis y van Rijn, 2007) o levaduras que disminuyen la concentración de azúcar (Herrera, De Vega, Canto y Pozo, 2009). Algunos visitantes pueden preda estructuras florales como pétalos, sépalos y estigmas; por ejemplo, coleópteros adultos de *Diabrotica speciosa* son depredadores conocidos y muy dañinos de las flores de zapallos (Walsh, 2003).

La herbivoría de las flores tiene efectos negativos indirectos sobre la frecuencia de visita de los polinizadores debido a la reducción del tamaño de la corola, el número de flores, la vida de la flor, la cantidad y calidad de polen disponible y la destrucción de órganos sexuales completos (Herrera et al., 2002; Leavitt y Robertson, 2006; McCall y Irwin, 2006; Schemske y Horvitz, 1988; Strauss, 1997; Sutter y Albrecht, 2016). El consumo de néctar por visitantes no polinizadores puede producir cambios en el comportamiento de los polinizadores legítimos alterando las distancias de vuelo, el número de flores visitadas y el tiempo de visita en cada flor (Maloof y Inouye, 2000) contribuyendo así, a una relación antagonica entre visitantes polinizadores y no polinizadores.

Por otra parte, las interacciones entre diferentes visitantes pueden influir en el papel del polinizador principal; por ejemplo, visitantes agresivos que desplazan a otros visitantes florales (Trejo-Salazar, Scheinvar y Eguiarte, 2015). Las hormigas son consideradas visitantes agresivos por su papel en la defensa de las plantas contra artrópodos herbívoros (Ness, 2006). Varios estudios muestran una relación antagonica entre diferentes especies de hormigas con polinizadores como las abejas (Cembrowski et al., 2014; Junker, Chung y Blüthgen, 2007). De hecho, algunas plantas han desarrollado sistemas de protección de sus flores produciendo

néctar extrafloral recolectado por las hormigas y diferenciado del néctar floral utilizado por polinizadores (Freitas, Bernardello, Galetto, y Paoli, 2001; Vesprini, Galetto y Bernardello, 2003). Un ejemplo de estas plantas con nectarios extraflorales son diversas especies del género *Cucurbita* ya que además de presentar glándulas nectaríferas en las flores que se relacionan con la polinización del cultivo, también poseen este tipo de glándulas en partes vegetativas relacionadas con la atracción de hormigas (López-Anido y Vesprini, 2007). Otras plantas poseen estructuras que dificultan el acceso al néctar por parte de insectos no polinizadores, como son tricomas sobre los nectarios o superficies lisas, escurridizas y adhesivas en los pétalos (Delabie, Ospina y Zabala, 2003).

Los coleópteros o los dípteros pueden influir negativamente en la frecuencia de visitas de los polinizadores principales a las flores al consumir el néctar y/o polen (Martínez-Pérez y Faife-Cabrera, 2018; Wäckers, van Rijn y Ruin, 2005; Wäckers et al., 2007). *Diabrotica speciosa*, por ejemplo, es un coleóptero muy abundante en cultivos de zapallo, los cuales además de alimentarse de hojas y pétalos, son consumidores de polen y néctar (Lenzi, Orth y Guerra, 2005).

La producción de frutos en el cultivo de zapallo es dependiente de los polinizadores al tener las flores masculinas y femeninas separadas (plantas diclino-monoicas) (Krug, Alves-dos-Santos y Cane, 2010). Las plantas producen inicialmente sólo flores masculinas y continúan produciéndolas generalmente en una proporción mayor a las femeninas (Bazo et al., 2018); del total de flores femeninas producidas por una planta, sólo 20 – 50% llegan a ser cosechadas como frutos. Las flores de ambos sexos de *C. maxima* y *C. moschata* producen néctar, aunque las femeninas producen mayor cantidad que las masculinas (Bazo et al., 2018; Dmitruk, 2008). Sumado a esto, el tamaño y la morfología floral tienen un papel importante en la frecuencia de visitas recibida por cada tipo de flor y entre distintas especies de *Cucurbita*. Por ejemplo, las flores masculinas de *C. moschata* posiblemente reciben más polinizadores que las femeninas, debido a que la corola posibilita un acceso más rápido y sencillo del polinizador hacia el nectario, que es de mayor tamaño y amplia apertura; a su vez, las flores de *C. maxima* son más pequeñas que las de *C. moschata* y las femeninas presentan el estilo y gineceo más cercano a los pétalos (Bazo et al., 2018).

En zapallo, los granos de polen son pesados, pegajosos y presentan cemento polínico (Passarelli, 2002), y la polinización ha sido descripta como entomófila (Hurd, Linsley y Whitaker, 1971). En Sudamérica se han encontrado distintas especies de abejas polinizando especies del género *Cucurbita*. Entre ellas, las más abundantes

son *Apis mellifera* (Tribu: Apini) (Ashworth y Galetto, 2001; Krug et al., 2010; Nicodemo, Couto, Malheiros y De Jong, 2009; Passarelli, 2002; Vidal, Jong, Wien y Morse, 2010) y *Trigona spinipes* (Tribu: Meliponini) (Nicodemo et al., 2009). En América Central las abejas más abundantes son *A. mellifera* (Canto-Aguilar y Parra-Tabla, 2000; Delgado-Carrillo et al., 2018), *Augochlora nigrocyanea* (Tribu: Augochlorini) (Delgado-Carrillo et al., 2018; Parra-Tabla, Campos-Navarrete y Arceo-Gómez, 2017), *Xenoglossa gabbi* (Tribu: Eucerini) (Wille, 1985) y especies del género *Peponapis* (Tribu: Eucerini) (Canto-Aguilar y Parra-Tabla, 2000; Delgado-Carrillo et al., 2017; Parra-Tabla et al., 2017).

Como hipótesis en este estudio se consideró que las visitas de las abejas en flores de zapallos son afectadas negativamente por la presencia de visitantes florales no-polinizadores. Las predicciones específicas fueron: (1) las flores de *Cucurbita* con visitantes florales no-polinizadores reciben menos visitas de abejas polinizadoras que las flores sin ellos; (2) la magnitud de la reducción en la cantidad de visitas de abejas en flores depende de la identidad del visitante floral no-polinizador; y (3) la especie de *Cucurbita* y el sexo de la flor afectan diferencialmente el número de visitas de abejas por flor.

Materiales y métodos

La investigación se realizó en Santa Fe, región Pampeana de Argentina, durante la temporada diciembre - febrero de 2019, que corresponde a la época de floración del zapallo. Anteriormente, esta región fue una extensa pradera que se ha convertido en una de las regiones agrícolas más grandes del mundo (~ 5 Mha) (Leguizamón, 2014). La soja y el maíz tolerantes a herbicidas son los cultivos predominantes en época de verano, mientras que en invierno abundan los campos con barbecho (Molina, Poggio y Ghera, 2014). Los cultivos hortícolas están restringidos a pequeñas huertas cerca de las ciudades.

Para este estudio fueron seleccionadas tres huertas al sur de la provincia de Santa Fe: una en la localidad de Funes (32°53'33,10"S 60°49'50,16"O) y dos en la localidad de Zavalla (30°01'52,43"S 60°53' 50,02" y 33°01'49.32"S 60° 53' 03,48"O). Los suelos predominantes en la zona son Molisoles y el clima es templado. Las muestras y las observaciones fueron tomadas en la estación cálida con un promedio 24 °C por día y una precipitación promedio de 110 mm por mes. En las huertas de la investigación fueron sembradas en forma simultánea *C. maxima* Duch. y *C. moschata* Duch en parcelas de 100 m², aproximadamente; a una distancia mayor de 1000 m entre sí y con manejos agroecológicos controlados.

En días soleados y con baja velocidad de viento, durante las horas de antesis (5:30-13:30), en cada huerto se establecieron estaciones de muestreo al azar que correspondieron a plantas distintas. En los datos fueron registrados los resultados de evaluaciones en 403 flores, 337 masculinas y 66 femeninas, pertenecientes a 226 de *C. maxima* y 177 de *C. moschata*, durante un total de 67 horas distribuidas en 16 días.

En cada estación de muestreo se observó una flor de zapallo durante 10 min y se tomaron los registros sobre tipo de visitantes florales presentes sobre la corola, especie de zapallo y sexo de la flor. Los visitantes florales fueron clasificados como: (1) visitantes polinizadores (VFP), son aquellos que permanecieron durante 10 seg o más en contacto con los órganos reproductivos de la flor en busca de néctar o polen; además, presentaron características morfológicas adaptadas para la recolección y dispersión de polen, como son la presencia de peines o corbículas en las patas posteriores, presencia de pelos en el abdomen, y permanecieron en la flor por un periodo de tiempo inferior al periodo completo de observación —es decir, tienen un alto grado de desplazamiento entre flores— (2) visitantes no polinizadores (VFNP), aquellos que no presentaban las características morfológicas antes citadas y que además permanecieron en la misma flor por un tiempo superior a 10 min, con escaso desplazamiento entre flores. En cada flor observada se contabilizó el número de abejas o VFP para generar la variable número de visitas de abejas, teniendo en cuenta, además, la identidad de cada VFNP observado con el fin de evaluar el posible efecto diferencial de cada uno de estos sobre los polinizadores. La importancia de cada VFP fue calificada según el número de visitas registradas; aquellos cuya aparición fue inferior a 6% de las flores evaluadas no fueron considerados en el análisis comparativo. Cada visitante floral fue registrado en foto y una vez capturado, fue conservado en insectario. Posteriormente cada ejemplar fue observado bajo una lupa 40x y con ayuda de registros bibliográficos (Bolton et al., 2003; Claps, Roig y Debandi, 2008; Dalmazzo et al., 2014) fueron clasificados taxonómicamente hasta el menor nivel posible, en el caso de no ser posible llegar a especie, se utilizó el concepto morfoespecie.

En una matriz de datos binarios se incluyeron las especies de zapallos, el sexo de las flores, los VFNP y la presencia/ausencia de abejas (VFP). Con esta matriz se determinó la 'probabilidad de presencia de abejas' o sea aquella que tiene una flor ocupada por VFNP por más de 10 min de recibir visitas por parte de abejas (VFP). Para esta variable se consideró la distribución de probabilidad de Bernoulli, debido a la

naturaleza de los datos (binarios no agrupados). La matriz para la variable Número de Visitas de Abejas contenía las mismas variables antes mencionadas, pero la variable respuesta alcanzó valores entre 1 y 15. La distribución de errores fue determinada a través de la función *Fitdist* del paquete *Fitdistrplus* (Delignette-Muller y Dutang, 2015). La probabilidad de presencia y el número de visitas de abejas fueron analizadas por medio de Modelos Lineales Generalizados (GLMs) utilizando la función *GLM* del paquete estadístico *lme4* (Bates et al., 2015). Todos los análisis de los datos y gráficos se realizaron por medio del software estadístico R Project (R Core Team, 2018).

Las variables explicativas categóricas de los modelos correspondientes fueron en orden de importancia: presencia de VFNP, especie de *Cucurbita* y sexo de la flor. El modelo más ‘parsimonioso’ fue elegido por el método de máxima verosimilitud a través de la función *Anova*. Los gráficos fueron contruidos con la función *Visreg* del mismo paquete y son de tipo contraste (Breheny y Burchett, 2017). Para evaluar la calidad de los modelos ajustados de la variable respuesta binaria Probabilidad de Presencia se observó la normalidad de los residuos utilizando la librería *DHARMA* (Hartig et al., 2019) con 500 simulaciones. Se calcularon las curvas ROC (Característica Operativa del Receptor) y las AUC (Área Debajo de la Curva) correspondientes a cada modelo por medio de la librería *ROCR* (Sing et al., 2005). Para evaluar la calidad de los modelos de la variable respuesta Poisson ‘número de visitas’ se utilizó la librería *Graphics* (R Core Team, 2018), como material suplementario.

Resultados

Los VFP más abundantes fueron abejas de las morfoespecies Tribu Eucerini (3) y Apini: *A. mellifera* (1) (Tabla 1). Fueron registrados 937 individuos y un promedio de 2.3 visitas por flor durante 10 min. En algunas flores no se observaron abejas polinizando, mientras que en otras se registró un máximo de 15 individuos. Las abejas visitaron un total de 271 flores de las cuales 192 no registraron VFNP. En esas flores el promedio fue 2.7 visitas por flor durante 10 min. Los individuos VFNP se presentaron en 132 flores entre ellos: 76 Dípteros pequeños (<5mm) de la familia *Drosophilidae*, 28 coleópteros de la especie *D. speciosa* y 28 formícidos de la especie *Plagiolepis alluaudi* (Tabla 1; Figura 1). Las visitas de abejas en flores ocupadas por VFNP fueron, en promedio, de 2.2, 1.5 y 0 cada 10 min, en flores con presencia de dípteros, coleópteros y hormigas, respectivamente.

La Probabilidad de Presencia de Abejas fue significativa ($P < 0.001$) sólo por la variable Presencia de VFNP, excluyendo las variables Especie de *Cucurbita* y Sexo de la Flor (Tabla 2). No se observaron abejas en flores con presencia de *P. alluaudi* (Figura 2); en consecuencia, para el segundo modelo con la variable respuesta Número de Visitas de Abejas no se incorporó la categoría *P. alluaudi*. La distribución de probabilidad Poisson fue la que mejor se ajustó a la variable respuesta Número de Visitas de Abejas. El modelo más parsimonioso y explicativo fue aquel que incluyó la variable Presencia de VFNP ($P < 0.05$) y excluyó a las otras variables (Tabla 2). Las comparaciones múltiples entre VFNP y flores sin presencia de estos, mostraron que existen diferencias ($P < 0.05$) en el número de visitas de abejas entre las categorías *D. speciosa*

Tabla 1. Visitantes florales registrados en flores de zapallo. Facultad de Ciencias Agrarias (Universidad Nacional de Rosario), Santa Fe, Argentina.

Orden	Superfamilia	Familia	Subfamilia	Tribu	Género	Especie
Visitantes florales polinizadores (VFP)						
Hymenoptera	Apoidea	Apidae	Apinae	Apini	<i>Apis</i>	<i>A. mellifera</i>
			Apinae	Eucerini	<i>Peponapis</i>	<i>P. fervens</i>
			Apinae	Eucerini	<i>Thygater</i>	<i>T. analis</i>
			Apinae	Eucerini	<i>Melissoptila</i>	—
VFP poco abundantes						
Hymenoptera	Apoidea	Apidae	Apinae	Bombini	<i>Bombus</i>	—
		Halictidae	Halictinae	Caenonalictinis	—	—
Lepidoptera	Pyraloidea	Crambidae	Spilomelinae	Margaroniini	<i>Diaphania</i>	<i>D. hyalinata</i>
Visitantes florales no polinizadores (VFNP)						
Diptera	Ephydroidea	Drosophilidae	—	—	—	—
Coleoptera	Chrysomeloidea	Chrysomelidae	Galerucinae	Luperini	<i>Diabrotica</i>	<i>D. speciosa</i>
Hymenoptera	Vespoidea	Formicidae	Formicinae	Plagiolepidini	<i>Plagiolepis</i>	<i>P. alluaudi</i>

VFP poco abundantes: visitantes florales polinizadores que aparecieron en menos de 6% de las flores evaluadas. Los Halíctidos fueron registrados en 21 de las 403 flores totales y los abejorros y lepidópteros fueron censados fuera de las estaciones (flores) de muestreo.



Figura 1. Visitantes florales no-polinizadores (VFNP) encontrados en las flores de zapallos. De arriba abajo: Flor femenina de *Cucurbita moschata* con Drosophilidae y una abeja alimentándose de néctar obtenido de los nectarios florales. Flor masculina de *C. maxima* con *Diabrotica speciosa*. Flor masculina de *C. maxima* con *Plagiolepis alluaudi*.

y las flores vacías; por otra parte, las visitas de abejas polinizadoras disminuyeron 38% en flores con presencia de coleópteros (Figura 3). Por otra parte, la presencia de Drosophilidae no tuvo efectos significativos (Tabla 2).

Discusión

En varios estudios se encontraron representantes de la tribu Eucerini en distintas cucurbitas cultivadas, entre ellas: *C. ficifolia*, *C. maxima*, *C. mixta*, *C. moschata*, *C. pepo* y en cucurbitas silvestres (Andrews, Theis y Adler, 2007; Canto-Aguilar y Parra-Tabla, 2000; Delgado-Carrillo et al., 2017, 2018; Giannini, Saraiva y Alves-dos-Santos, 2010; Hurd et al., 1971; Krug et al., 2010; Parra-Tabla et al., 2017; Wille, 1985), mientras que *A. mellifera* fue registrada sólo en algunas especies cultivadas como *C. maxima*, *C. moschata* y *C. pepo* (Andrews, Theis y Adler 2007; Batista y Pérez, 2015; Bazo et al. 2018; Herrera-Villalobos, 2019; Nicodemo et al., 2009; Passarelli 2002; Vidal et al. 2010). A pesar de que en este estudio se observó que muchas flores de zapallos no fueron visitadas por abejas debido a la interferencia de los VFNP, sí se registraron visitas en flores sin

Tabla 2. Modelos construidos para cada variable respuesta y las significancias de las variables explicativas incluidas. Facultad de Ciencias Agrarias (Universidad Nacional de Rosario), Santa Fe, Argentina.

Modelo	AIC	GI	VFNP	Especie de cucurbita	Sexo de la flor
Probabilidad de presencia de abeja (distribución del error: Bernoulli)					
VFNP + especie de Cucurbita+ sexo de la flor	427.8174	6	P<0.001	0.95506	0.07681
VFNP+Especie	428.9485	5	P<0.001	0.95506	—
VFNP	426.9517	4	P<0.001	—	—
Número de visitas de abejas (distribución del error: Poisson)					
VFNP + especie de cucurbita+ sexo de la flor	1017.041	6	P<0.05	0.78106	0.20514
VFNP + especie	1016.646	5	P<0.05	0.78106	—
VFNP	1014.724	4	P<0.05	—	—

En negrita el modelo seleccionado. AIC: criterio de información de Akaike, VFNP: visitantes florales no polinizadores, GI: grados de Libertad.

VFNP siendo, en promedio, 15.6 visitas/flor y por hora, con un máximo de 90 visitas; estos valores son altos comparados con otros estudios (Batista y Pérez, 2015; Vidal et al., 2010). Es posible que en el momento de las observaciones la comunidad

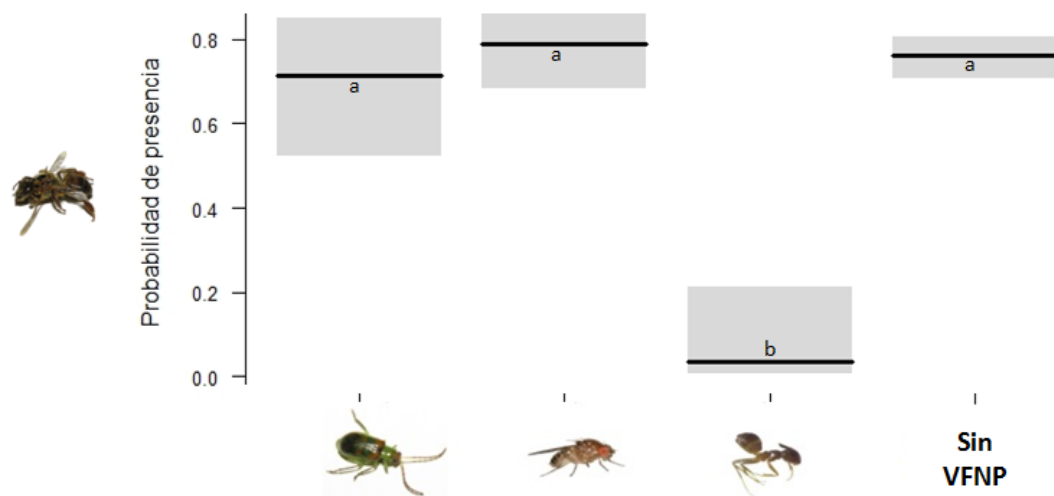


Figura 2. Probabilidad de presencia de abejas polinizadoras en flores de *Cucurbita* con *Diabrotica speciosa*, Drosophilidae, y *Plagiolepis alluaudi*, y en flores sin VFNP (en orden de izquierda a derecha). La probabilidad de presencia de abejas polinizadoras disminuye con la presencia de *P. alluaudi* ($p < 0.001$).

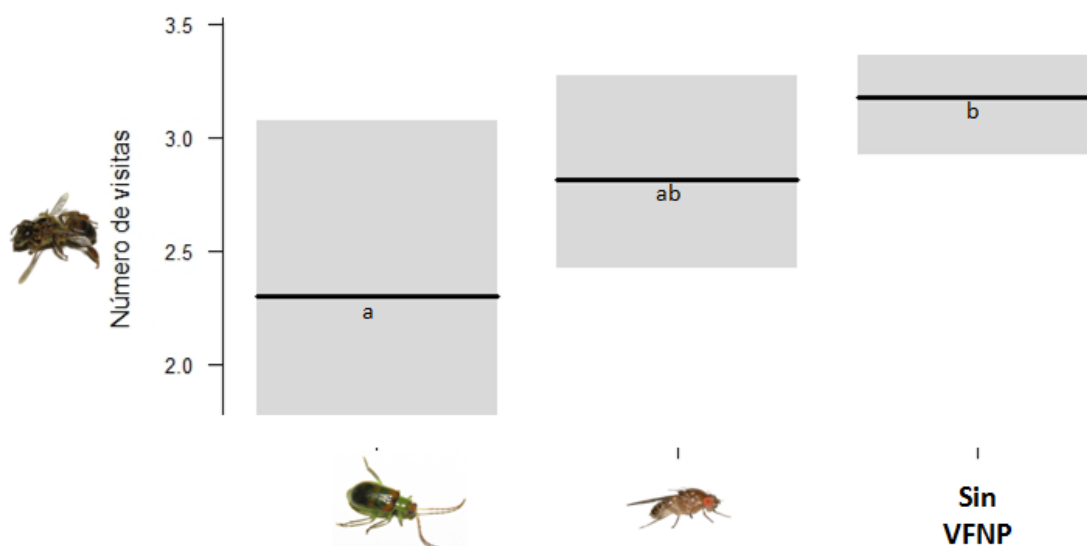


Figura 3. Promedios de visitas de abejas cada diez minutos en flores con presencia de *Diabrotica speciosa* y Drosophilidae, y sin visitantes florales no polinizadores (VFNP). (en orden de izquierda a derecha). Los valores de visitas están expresados como resultado de la función de enlace utilizada por el modelo Logit. Las líneas horizontales sobre el eje x representan los valores para cada categoría de la variable explicativa VFNP. Las flores con presencia de *D. speciosa* presentaron 38% menos visitas de abejas que las flores vacías ($P < 0.05$).

de polinizadores silvestres registrados estaba activamente forrajeando las flores del cultivo sin VFNP durante la antesis siendo, en promedio, 93.6 el número de visitas de abejas/flor durante toda la apertura floral.

Generalmente las flores de zapallo albergan coleópteros (*Diabrotica* sp., *Acalymma vittatum* y *Cyclocephala borealis*) y dípteros pequeños (Drosophilidae) que permanecen hasta 30 min en las flores (Andrews et al., 2007; Bazo et al., 2018; Herrera-Villalobos, 2019; Passarelli,

2002). En este trabajo se encontró que algunos de estos grupos interfieren con las visitas de los polinizadores, por lo que su presencia tendría impactos en el proceso de transferencia de polen en este cultivo.

No se encontraron resultados concluyentes sobre la posible influencia de la morfología floral y la oferta de néctar y polen en las visitas de abejas entre sexos florales y especies de *Cucurbita*. Aunque algunos autores en Nigeria, Perú e Italia sí observaron un mayor número

de visitas de abejas en flores femeninas que en masculinas de *C. moschata* y *C. pepo* (Agbagwa, Ndukwu y Mensah, 2007; Bazo et al., 2018; Nepi, Pacini y Willemse, 1996), aunque éstas fueron realizadas principalmente por *Apis*. En cambio, en las observaciones del presente estudio se encontraron miembros de la tribu Eucerini, cuyos géneros son considerados polinizadores especializados para el género *Cucurbita* (Delgado-Carrillo et al., 2017; Giannini et al., 2010). Tanto estos géneros de abejas como el género *Cucurbita* son nativos de América (Hurd et al., 1971; Mathewson, 1968; Michener, 1979) como lo demuestran antiguos registros de algunas de abejas para Argentina (Hurd y Linsley, 1964; Michener, LaBerge y Moure, 1955; Universidad Federal de Paraná, 2011). Es posible que el forrajeo de abejas eucerinas no sea diferencial entre sexos de flores debido a la especialización del género antes mencionada.

El comportamiento de las hormigas en las flores varía según la especie, algunas son agresivas, afectando negativamente las visitas de abejas y abejorros (Cembrowski et al., 2014; Junker et al., 2007; Martins, Carneiro, Souza y Almeida-Cortez, 2019; Tsuji, Hasyim, Harlion y Nakamura, 2004), mientras que otras especies no lo son y su presencia no ha mostrado efectos sobre la actividad de los polinizadores en Boraginaceae y Orchidaceae (Almeida y Figueiredo, 2003; Martins-Belo, Fekete-Moutinho, Sicsu y Frigeri, 2011). En otros casos, las hormigas favorecieron la presencia de algunos polinizadores grandes como los abejorros del género *Xylocopa* en flores de *Melastoma malabathricum*, al disuadir a polinizadores más pequeños y menos eficientes como Halictidos del género *Nomia* (González, Santamaría, Corlett y Rodríguez-Gironés, 2013).

Acuña-Perandrés (2016) considera a *Pheidole pallidula* como importante en la polinización de *C. pepo*; aunque considera que las hormigas experimentan una gran pérdida de carga polínica que debe ser compensada con una alta frecuencia de visitas. En general, el papel de las hormigas como polinizadores fue descartado en este estudio, debido a que los antecedentes indican que éstas tienen poca especificidad en la selección de flores, no tienen estructuras específicas para el transporte de polen y algunas especies inhiben la germinación de los granos de polen por las secreciones de las glándulas metapleurales (Delabie et al., 2003). Además, los granos de polen en zapallo son comparativamente grandes (0.1 - 0.2 mm de diámetro) (Bazo et al., 2018; Passarelli, 2002) para ser transportados por insectos pequeños, las flores permanecen abiertas por pocas horas y la movilidad de las hormigas entre flores es muy baja probablemente como consecuencia de la alta fuente de néctar en la flor. Además, suelen ser polinizadoras de plantas con inflorescencias

densas a causa del tipo de desplazamientos que realizan, que es principalmente dentro y entre inflorescencias cercanas (Cuba, 2005; Goitia, Bosque y Jaffe, 1992).

Algunos trabajos muestran que, al aumentar simultáneamente la polinización y el control de plagas, se superan los rendimientos reproductivos en comparación con la suma de cada actividad por separado (Lundin, Smith, Rundlof y Bommarco, 2012; Martins et al., 2019; Passarelli, 2002); una posible explicación podría ser la respuesta de las abejas en presencia de coleópteros, como se confirma en este estudio. Las abejas tienden a evitar las flores de *C. maxima* cuando *Acalymma xantographa* y otros coleópteros están presentes (Passarelli, 2002). No obstante, en este trabajo no se registraron comportamientos agresivos de los coleópteros hacia las abejas, por lo que la reducción en el número de visitas en flores con presencia de *D. speciosa* pudo ser debida a la disminución del espacio o los recursos disponibles en la flor, ya que esta especie de coleóptero consume néctar y polen. Para confirmar esta inferencia sería interesante evaluar durante la antesis las cantidades de néctar presentes en flores con o sin *D. speciosa*. Igualmente, sumado a esta interacción directa evaluada entre los coleópteros y los polinizadores, se debería considerar una posible interacción indirecta con un papel importante sobre el comportamiento de forrajeo de las abejas, ocasionado por daños de *D. speciosa* en las estructuras de las flores (pétalos, nectarios y yemas) que repercuten en los atractivos para las abejas y reducen las visitas (Krupnick, Weis y Campbell, 1999; Leavitt y Robertson, 2006; McCall y Irwin, 2006; Mothershead y Marquis, 2000; Nicodemo et al., 2009). Además, el robo de néctar y polen por parte de VFNP como las hormigas y coleópteros puede tener un efecto perjudicial general sobre la deposición de polen y la producción de frutos en flores con VFNP (Irwin, Brody y Waser, 2001) por lo que sería interesante evaluar este hecho en futuras investigaciones.

Conclusiones

La estadía prolongada (>10 minutos) de hormigas y coleópteros en las flores de ambas especies de zapallos afectaron negativamente las visitas de abejas. La presencia de *Plagiolepis alluaudi* está asociada con una muy baja probabilidad de presencia de abejas, mientras que el número de visitas disminuye con la presencia de *Diabrotica speciosa*. *Drosophilidae* sp., el sexo de la flor y la especie de *Cucurbita* no tuvieron influencia directa sobre las visitas de las abejas a las flores de zapallo.

Agradecimientos

A los revisores externos por sus valiosas sugerencias, al Dr. Fernando López Anido por su asesoramiento, a la Dr. María de los Milagros Dalmazzo por la ayuda con la identificación taxonómica, a la Facultad de Ciencias Agrarias (UNR), a CONICET, FONCyT y SECyT (UNC).

Referencias

- Acuña Perandrés, A. 2016. *Pheidole pallidula* como posible vector de polinización asistida en cultivos de calabacín (*Cucurbita pepo* L.). Tesis de pregrado. Universitat de Girona. España 32 p. <http://hdl.handle.net/10256/12976>
- Agbagwa, I. O.; Ndukwu, B. C.; Mensah, S. I. 2007. Floral biology, breeding system, and pollination ecology of *Cucurbita moschata* (Duch. ex Lam) Duch. ex poir. varieties (Cucurbitaceae) from parts of the Niger Delta, Nigeria. *Turkish Journal of Botany*. 31(5), 451–458. <https://dergipark.org.tr/en/pub/tbtbotany/issue/11808/141149>
- Almeida, A. M.; Figueiredo, R. A. 2003. Ants visit nectaries of *Epidendrum denticulatum* (Orchidaceae) in a Brazilian rainforest: effects on herbivory and pollination. *Brazilian Journal of Biology*. 63(4), 551–558. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842003000400002>
- Andrews, E. S.; Theis, N.; Adler, L. S. 2007. Pollinator and herbivore attraction to *Cucurbita* floral volatiles. *Journal of Chemical Ecology*. 33(9), 1682–1691. <https://doi.org/10.1007/s10886-007-9337-7>
- Ashworth, L.; Galetto, L. 2001. Pollinators and reproductive success of the wild cucurbit *Cucurbita maxima* ssp. *andreana* (Cucurbitaceae). *Plant Biology*. 3(4), 398–404. <https://doi.org/10.1055/s-2001-16451>
- Bates, D.; Machler, M.; Bolker, B.; Walker, S. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*. 67(1), 1–48. <https://www.jstatsoft.org/article/view/v067i01>
- Batista, E. L.; Pérez, R. O. 2015. Influencia de la abeja melífera en el rendimiento del cultivo de la calabaza (*Cucurbita pepo* L.). *Centro Agrícola*. 42(2), 47–53. <https://biblat.unam.mx/es/revista/centro-agricola/articulo/influencia-de-la-abeja-melifera-en-el-rendimiento-del-cultivo-de-la-calabaza-cucurbita-pepo-1>
- Bazo, I. S.; Espejo, R. J.; Palomino, C. A.; Flores, M. P.; Chang, M. L.; López, C. B.; Mansilla, R. S. 2018. Estudios de biología floral, reproductiva y visitantes florales en el “Loche” de Lambayeque (*Cucurbita moschata* DUCHESNE). *Ecología Aplicada*. 17(2), 191–205. <https://doi.org/10.21704/rea.v17i2.1239>
- Bolton, B.; Palacio, E.; Fernández, F.; Lattke, J. E.; MacKay, W. P.; Brandão, C. R.; Cuzzo, F.; Ward, P. 2003. Claves y sinopsis de las subfamilias y géneros. In F. Fernández (Ed.), *Introducción a las hormigas de la región Neotropical* (p. XXVI + 398). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Colombia. <http://repository.humboldt.org.co/bitstream/handle/20.500.11761/32961/978-958-8151-23-6.pdf?sequence=1>
- Breheny, P.; Burchett, W. 2017. Visualization of regression models using visreg. *The R Journal*. 9(2), 56–71. <https://journal.r-project.org/archive/2017/RJ-2017-046/index.html>
- Canto-Aguilar, M. A.; Parra-Tabla, V. 2000. Importance of conserving alternative pollinators: assessing the pollination efficiency of the squash bee, *Peponapis limitaris* in *Cucurbita moschata* (Cucurbitaceae). *Journal of Insect Conservation*. 4, 201–208. <https://doi.org/10.1023/A:1009685422587>
- Cembrowski, A. R.; Tan, M. G.; Thomson, J. D.; Frederickson, M. E.; McPeck, M. A. 2014. Ants and ant scent reduce bumblebee pollination of artificial flowers. *American Naturalist*. 183(1), 133–139. <https://doi.org/10.1086/674101>
- Claps, L.; Roig, S.; Debandi, G. 2008. *Biodiversidad de artrópodos argentinos. Vol. II. INSUE – UNT. Sociedad Entomológica Argentina ediciones*. Mendoza, Argentina. 620 pp. https://www.researchgate.net/profile/Lucia-Claps/publication/287332333_Biodiversidad_de_artrópodos_argentinos_vol_2/links/6028272d4585158939a24a44/Biodiversidad-de-artrópodos-argentinos-vol-2.pdf
- Cuba, O. H. 2005. *Polinización y hormigas*. <http://lamarabunta.org/videos/Polinyhorm.pdf>
- Dalmazzo, M.; González-Vaquero, R. A.; Roig-Alsima, A.; Debandi, G. 2014. *Hymenoptera: Halictidae*. En: Roig-Juñent, S.; Claps, L. E.; Morrone, J. J. (Eds.). *Artrópodos Argentinos volumen III*. Editorial INSUE – UNT, San Miguel de Tucumán, Argentina. 203–219 p. <https://info.csnat.unt.edu.ar/investigacion/institutos/insue/publicaciones/libros/item/675-libros>
- Delabie, J. H. C.; Ospina, M.; Zabala, G. 2003. *Relaciones entre hormigas y plantas: una introducción*. En: Fernández, F. (Ed.). *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Colombia. 440 p. <http://repository.humboldt.org.co/bitstream/handle/20.500.11761/32961/978-958-8151-23-6.pdf?sequence=1>
- Delgado-Carrillo, O.; Lopezaraiza-Mikel, M.; Ashworth, L.; Aguilar, R.; Lobo, J. A.; Quesada, M. 2017. A scientific note on the first record of nesting sites of *Peponapis crassidentata* (Hymenoptera: Apidae). *Apidologie*. 48(5), 644–647. <https://doi.org/10.1007/s13592-017-0507-5>
- Delgado-Carrillo, O.; Martén-Rodríguez, S.; Ashworth, L.; Aguilar, R.; Lopezaraiza-Mikel, M.; Quesada, M. 2018. Temporal variation in pollination services to *Cucurbita moschata* is determined by bee gender and diversity. *Ecosphere*. 9(11), e02506. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2506>
- Delignette-Muller, M. L.; Dutang, C. 2015. Fitdistrplus: An R package for fitting distributions. *Journal of Statistical Software*. 64(4), 1–34. <https://www.jstatsoft.org/v64/i04/>
- Dmitruk, M. 2008. Flowering, nectar production and insects visits in two cultivars of *Cucurbita maxima*

- Duch. flowers. *Acta Agrobotanica*. 61(1), 99–106. <https://doi.org/10.5586/aa.2008.013>
- Freitas, L.; Bernardello, G.; Galetto, L.; Paoli, A. A. S. 2001. Nectaries and reproductive biology of *Croton sarcopetalus* (Euphorbiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 136(3), 267–277. <https://doi.org/10.1006/bojl.2000.0437>
- Giannini, T. C.; Saraiva, A. M.; Alves-dos-Santos, I. 2010. Ecological niche modeling and geographical distribution of pollinator and plants: A case study of *Peponapis fervens* (Smith, 1879) (Eucerini: Apidae) and *Cucurbita* species (Cucurbitaceae). *Ecological Informatics*. 5(1), 59–66. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2009.09.003>
- Goitia, W.; Bosque, C.; Jaffe, K. 1992. Interacción hormiga-polinizador en cacao. *Turrialba*. 42(2), 178–186. <http://atta.labbb.usb.ve/Klaus/art88.pdf>
- González, F. G.; Santamaría, L.; Corlett, R. T.; Rodríguez-Gironés, M. A. 2013. Flowers attract weaver ants that deter less effective pollinators. *Journal of Ecology*. 101(1), 78–85. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12006>
- Hartig, F. 2019. DHARMA: residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models. R package version 0.3.1. <https://r.meteo.uni.wroc.pl/web/packages/DHARMA/vignettes/DHARMA.html>
- Herrera, C. M.; De Vega, C.; Canto, A.; Pozo, M. I. 2009. Yeasts in floral nectar: a quantitative survey. *Annals of Botany*. 103(9), 1415–1423. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp026>
- Herrera, C. M.; Medrano, M.; Rey, P. J.; Sanchez-Lafuente, A. M.; Garcia, M. B.; Guitian, J.; Manzaneda, A. J. 2002. Interaction of pollinators and herbivores on plant fitness suggests a pathway for correlated evolution of mutualism and antagonism related traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 99(26), 16823–16828. <https://doi.org/10.1073/pnas.252362799>
- Herrera Villalobos, M. J. 2019. *Determinación del rendimiento del cultivo de Zucchini (Cucurbita pepo L.) por acción de las abejas (Apis mellifera L.) como agentes polinizadores en el cantón Riobamba, provincia de Chimborazo*. Tesis de pregrado. Escuela Superior Politécnica de Chimborazo. Ecuador. 81 pp. <http://dspace.esPOCH.edu.ec/handle/123456789/10729>
- Hurd, P. D.; Linsley, E. G. 1964. The squash and gourd bees—genera *Peponapis* Robertson and *Xenoglossa* Smith—inhabiting America north of Mexico (Hymenoptera: Apoidea). *Hilgardia*. 35(15), 375–477. <https://doi.org/10.3733/hilg.v35n15p375>
- Hurd, P. D.; Linsley, E. G.; Whitaker, T. W. 1971. Squash and gourd bees (*Peponapis*, *Xenoglossa*) and the origin of the cultivated cucurbita. *Evolution*. 25(1), 218–234. <https://doi.org/10.2307/2406514>
- Irwin, R. E.; Brody, A. K.; Waser, N. M. 2001. The impact of floral larceny on individuals, populations, and communities. *Oecologia*. 129, 161–168. <https://doi.org/10.1007/s004420100739>
- Junker, R.; Chung, A. Y. C.; Blüthgen, N. 2007. Interaction between flowers, ants and pollinators: additional evidence for floral repellence against ants. *Ecological Research*. 22(4), 665–670. <https://doi.org/10.1007/s11284-006-0306-3>
- Krug, C.; Alves-dos-Santos, I.; Cane, J. 2010. Visiting bees of *Cucurbita* flowers (Cucurbitaceae) with emphasis on the presence of *Peponapis fervens* Smith (Eucerini - Apidae) - Santa Catarina, Southern Brazil. *Oecologia Australis*. 14(1), 128–139. <https://doi.org/10.4257/oeco.2010.1401.06>
- Krupnick, G. A.; Weis, A. E.; Campbell, D. R. 1999. The consequences of floral herbivory for pollinator service to *Isomeris arborea*. *Ecology*. 80(1), 125–134. <https://doi.org/10.2307/176984>
- Leavitt, H.; Robertson, I. C. 2006. Petal herbivory by chrysomelid beetles (*Phyllotreta* sp.) is detrimental to pollination and seed production in *Lepidium papilliferum* (Brassicaceae). *Ecological Entomology*. 31(6), 657–660. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2006.00820.x>
- Leguizamón, A. 2014. Modifying Argentina: GM soy and socio-environmental change. *Geoforum*. 53, 149–160. <https://doi.org/10.1016/j.geoforum.2013.04.001>
- Lenzi, M.; Orth, A. I.; Guerra, T. M. 2005. Ecologia da polinização de *Momordica charantia* L. (Cucurbitaceae), em Florianópolis, SC, Brasil. *Brazilian Journal of Botany*. 28(3), 505–513. <https://doi.org/10.1590/s0100-84042005000300008>
- López-Anido, F.; Vesprini, J. L. 2007. Extrafloral Nectaries in *Cucurbita maxima* Sub. *andreana* (Naudin) Filov. *Cucurbit Genetic Cooperative Report*. 30, 38–42. <https://cucurbit.info/wp-content/uploads/2019/03/cgc30-12.pdf>
- Lundin, O.; Smith, H. G.; Rundlof, M.; Bommarco, R. 2012. When ecosystem services interact: crop pollination benefits depend on the level of pest control. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 280(1753). <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2243>
- Maloof, J. E.; Inouye, D. W. 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists? *Ecology*. 81(10), 2651–2661. <https://doi.org/10.2307/177331>
- Martínez-Pérez, L.; Faife-Cabrera, M. 2018. Robo de néctar en especies de los cuabales de Santa Clara, Cuba central. *Revista del Jardín Botánico Nacional*. 39, 83–85. <https://doi.org/10.2307/26600681>
- Martins Belo, R.; Fekete Moutinho, M.; Sicsu, P.; Frigeri, E. 2011. Formigas diminuem a quantidade de visitantes florais em *Cordia curassavica* (Boraginaceae)? Curso de Pós-Graduação em Ecologia - Universidade de São Paulo. *Ecologia da mata atlântica*. 4p. <http://www.ecologia.ib.usp.br/corso/2011/pdf/PO2-G1.pdf>
- Martins, J.; Carneiro, A.; Souza, L.; Almeida-Cortez, J. 2019. How pollinator visits are affected by flower damage and ants presence in *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Martius and Choise) (Convolvulaceae)? *Brazilian Journal of Biology*. 80(1), 47–56. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.189025>
- Mathewson, J. A. 1968. Nest construction and life history of the eastern cucurbit bee, *Peponapis pruinosa* (Hymenoptera: Apoidea). *Journal of the*

- Kansas Entomological Society*. 41(2), 255–261. <https://www.jstor.org/stable/25083703>
- McCall, A. C.; Irwin, R. E. 2006. Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters*. 9(12), 1351–1365. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00975.x>
- Michener, C.D.; LaBerge, W.; Moure, J. 1955. Some american eucerini bees. *Dusenla*. 6(6), 213–228. https://digitalcommons.usu.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=1118&context=bee_lab_mc
- Michener, Charles D. 1979. Biogeography of the bees. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 66(3), 277. <https://doi.org/10.2307/2398833>
- Molina, G. A. R.; Poggio, S. L.; Ghera, C. M. 2014. Epigeal arthropod communities in intensively farmed landscapes: effects of land use mosaics, neighbourhood heterogeneity, and field position. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 192(1), 135–143. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.04.013>
- Mothershead, K.; Marquis, R. J. 2000. Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology*. 81(1), 30–40. <https://doi.org/10.2307/177131>
- Nepi, M.; Pacini, E.; Willemse, M. T. M. 1996. Nectary biology of *Cucurbita pepo*: ecophysiological aspects. *Acta Botanica Neerlandica*. 45(1), 41–54. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1996.tb00494.x>
- Ness, J. H. 2006. A mutualism's indirect costs: the most aggressive plant bodyguards also deter pollinators. *Oikos*. 113(3), 506–514. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14143.x>
- Nicodemo, D.; Couto, R. H. N.; Malheiros, E. B.; De Jong, D. 2009. Honey bee as an effective pollinating agent of pumpkin. *Scientia Agricola*. 66(4), 476–480. <https://doi.org/10.1590/S0103-90162009000400007>
- Parra-Tabla, V.; Campos-Navarrete, M. J.; Arceo-Gómez, G. 2017. Plant-floral visitor network structure in a smallholder Cucurbitaceae agricultural system in the tropics: implications for the extinction of main floral visitors. *Arthropod-Plant Interactions*. 11, 731–740. <https://doi.org/10.1007/s11829-017-9529-1>
- Passarelli, L. M. 2002. Importancia de *Apis mellifera* L. en la producción de *Cucurbita maxima* Duch. (Zapallito de tronco). *Investigación Agraria. Producción y Protección Vegetal*. 17(1), 5–13. <http://www.inia.es/IASPV/2002/vol17/cucurbita.pdf>
- R Core Team. 2018. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org>
- Schemske, D. W.; Horvitz, C. C. 1988. Plant-animal interactions and fruit production in a neotropical herb: a path analysis. *Ecology*. 69(4), 1128–1137. <https://doi.org/10.2307/1941267>
- Sing, T.; Sander, O.; Beerenwinkel, N.; Lengauer, T. 2005. ROCV: Visualizing classifier performance in R. *Bioinformatics*. 21(20), 3940–3941. <https://academic.oup.com/bioinformatics/article/21/20/3940/202693>
- Strauss, S. Y. 1997. Floral characters link herbivores, pollinators, and plant fitness. *Ecology*. 78(6), 1640–1645. [https://doi.org/doi:10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1640:fclhpa\]2.0.co;2](https://doi.org/doi:10.1890/0012-9658(1997)078[1640:fclhpa]2.0.co;2)
- Sutter, L.; Albrecht, M. 2016. Synergistic interactions of ecosystem services: florivorous pest control boosts crop yield increase through insect pollination. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 283(1824) 20152529, 1–8. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2529>
- Trejo-Salazar, R. E.; Scheinvar, E.; Eguarte, L. E. 2015. ¿Quién poliniza realmente los agaves? Diversidad de visitantes florales en 3 especies de Agave (Agavoideae: Asparagaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 86(2), 358–369. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.04.007>
- Tsuji, K.; Hasyim, A.; Harlion; Nakamura, K. 2004. Asian weaver ants, *Oecophylla smaragdina*, and their repelling of pollinators. *Ecological Research*. 19(6), 669–673. <https://doi.org/10.1111/j.1440-1703.2004.00682.x>
- Universidad Federal de Paraná. 2011. Moure's bee catalogue. *Peponapis Robertson* 1902. Brasil. <http://moure.cria.org.br/catalogue?id=30357>
- Vesprini, J. L.; Galetto, L.; Bernardello, G. 2003. The beneficial effect of ants on the reproductive success of *Dyckia floribunda* (Bromeliaceae), an extrafloral nectary plant. *Canadian Journal of Botany*. 81(1), 24–27. <https://doi.org/10.1139/b03-003>
- Vidal, M. das G.; Jong, D. de; Wien, H. C.; Morse, R. A. 2010. Pollination and fruit set in pumpkin (*Cucurbita pepo*) by honey bees. *Brazilian Journal of Botany*. 33(1), 106–113. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042010000100010>
- Wäckers, F. L.; van Rijn, P. C. J.; Ruin, J. 2005. *Plant-provided food for carnivorous Insects: a protective mutualism and its applications*. Cambridge University Press. Cambridge. 356p. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511542220>
- Wäckers, Felix L.; Romeis, J.; van Rijn, P. 2007. Nectar and pollen feeding by insect herbivores and implications for multitrophic interactions. *Annual Review of Entomology*. 52, 301–323. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.52.110405.091352>
- Walsh, G. C. 2003. Host range and reproductive Traits of *Diabrotica speciosa* (Germar) and *Diabrotica viridula* (F.) (Coleoptera: Chrysomelidae), two species of South American pest rootworms, with notes on Other Species of *Diabroticina*. *Environmental Entomology*. 32(2), 276–285. <https://doi.org/10.1603/0046-225x-32.2.276>
- Wielgoss, A.; Tscharnkte, T.; Rumede, A.; Fiala, B.; Seidel, H.; Shahabuddin, S.; Clough, Y. 2014. Interaction complexity matters: disentangling services and disservices of ant communities driving yield in tropical agroecosystems. *Proceeding of the Royal Society*. 281(1775) 20132144. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2144>
- Wille, A. 1985. Las abejas *Peponapis* y *Xenoglossa* en Costa Rica y su importancia en la polinización de las Cucurbita domésticas. *Revista de Biología Tropical*. 33(1), 17–24. <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/24466/24662>