

Artículo original

Las arvenses florales y los parches boscosos sustentan las abejas cuando el café no florece

Flowering weeds and forest patches sustain bees when coffee is not flowering

Anna Lena Kolze, James Montoya-Lerma, Inge Armbrrecht*

Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Universidad del Valle, Cali, Colombia

Resumen

Aunque el café en Colombia es una especie predominantemente autógama, la polinización por abejas optimiza su producción y su calidad. Cuando el café no florece, estas deben utilizar recursos alternativos del paisaje. Se evaluó el aporte de las arvenses florales (malezas o plantas acompañantes) y el uso de hábitats en un paisaje cafetero del departamento del Cauca, en el suroccidente de Colombia. Se muestrearon las abejas en 16 parcelas de bosque adyacentes a igual número de fincas (ocho en libre exposición solar y ocho bajo sombra) en periodos sin floración mediante trampas de jarro y jameo activo. Se registraron malezas y ornamentales en flor, así como variables ambientales en el bosque, los bordes de bosque, los cafetales (sol/sombra) y los jardines caseros. Se registraron 93 especies y 782 individuos. La riqueza y abundancia fueron mayores en cafetales soleados y jardines de fincas manejadas bajo sombra. La riqueza floral se correlacionó positivamente con la riqueza de abejas. Las redes mostraron mayor conectividad y especialización en los bosques, los bordes y el café bajo sombra, mientras que en los cafetales en libre exposición solar predominaron interacciones generalistas. Se registraron 65 arvenses florales, 25 ornamentales y seis cultivos atractivos. El género de abejas *Lasioglossum* spp. fue el más ubicuo en todos los hábitats. Se resalta la importancia de mantener una elevada diversidad floral y reducir agroquímicos para el sostenimiento de las poblaciones de abejas polinizadoras durante los periodos en que no florecen los cafetales.

Palabras clave: Apidae; bosque tropical montano; cafetal de sol; cafetal de sombra; diversidad colombiana de abejas.

Abstract

Although coffee in Colombia is predominantly an autogamous species, bee pollination optimizes its production and quality; in the absence of coffee flowering periods, bees must depend on alternative floral resources within the landscape. Here, we assessed the contribution of flowering weeds and habitat use by bees in a coffee-growing region of Cauca, southwestern Colombia. Bee assemblages were sampled in 16 forest patches adjacent to 16 coffee farms (eight sun-grown, eight shade-grown) during periods with no coffee flowering using jar traps and active netting. Concurrently, flowering weeds, ornamental plants, and environmental variables were recorded across forests, forest edges, sun/shade coffee plantations, and home gardens. A total of 93 bee species and 782 individuals were recorded. Sun-grown plantations and gardens in shade-managed farms supported the highest richness and abundance. Floral richness showed a strong positive correlation with bee richness. Species composition varied significantly among habitats, and generalist and specialist bees responded differently to management regimes. Interaction networks in forests, edges, and shade-grown coffee exhibited higher connectivity and specialization, whereas sun-grown coffee was dominated by generalist interactions. Sixty-five flowering weeds, 25 ornamentals, and six additional crops attractive to bees were documented. *Lasioglossum* spp. occurred across all habitats, representing the most ubiquitous bees. These findings highlight the importance of maintaining diverse floral resources and minimizing agrochemical use to sustain bee communities during periods of coffee floral scarcity.

Keywords: Apidae; Colombian bee biodiversity; montane tropical forest; shaded coffee; sun coffee.

Citación: Kolze AL, et al. Las arvenses florales y los parches boscosos sustentan las abejas cuando el café no florece. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 2026 Oct 2. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.4139>

Editor: Elizabeth Castañeda

***Correspondencia:**

Inge Armbrrecht;
inge.armbrrecht@correounivalle.edu.co

Recibido: 19 de junio de 2026

Aceptado: 21 de septiembre de 2026

Publicado en línea: 2 de octubre de 2026



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

Introducción

La transformación antropogénica de los hábitats naturales, sumada a la afectación de la configuración, la composición, la complejidad y la conectividad de los paisajes rurales, se cuenta entre los factores que más influyen en la pérdida de la biodiversidad en el mundo (**Tscharntke et al.**, 2012; **Viana et al.**, 2012), al alterar la biomasa, las funciones ecológicas, los rasgos y las interacciones bióticas. Esta transformación suele implicar la homogeneización de los hábitats, cuyos máximos exponentes son los grandes monocultivos. Los casos más sensibles y de gran relevancia a nivel mundial están relacionados con la extinción de insectos, incluidos los polinizadores (**Mace et al.**, 2018; **Mazor et al.**, 2018).

Los polinizadores, en especial los de tamaño pequeño, tienen dificultad para acceder a los recursos florales (**Viana et al.**, 2012) debido, en parte, a su dificultad para volar largas distancias y, en ocasiones, porque los polinizadores sociales llevan recursos florales (néctar, polen y resina, entre otros) vitales para su anidación, forrajeo, refugio y reproducción (**Roubik**, 1992). Las abejas forman un gran grupo de pequeños polinizadores que presentan un declive desde hace décadas a nivel mundial (**Kremen et al.**, 2002), lo que conlleva efectos negativos (**Potts et al.**, 2010) en los cultivos (**Steffan-Dewenter et al.**, 2005), las plantas silvestres (**Viana et al.**, 2012) y las nativas (**Bretagnolle & Graba**, 2015).

Para contrarrestar los efectos de la homogeneización de los hábitats y sus consecuencias, son útiles los estudios basados en los efectos de la degradación ambiental y la fragmentación, en particular en los agroecosistemas (**Perfecto et al.**, 2019). En este contexto, se deben tener en cuenta tanto los componentes paisajísticos (cercanía a fragmentos de bosque) como los locales, incluyendo la composición de la vegetación natural (**Ricketts et al.**, 2004) y el crecimiento de herbáceas en los diferentes hábitats, lo que influye en el mantenimiento de las poblaciones de insectos polinizadores. De especial interés son las arvenses o plantas acompañantes (reconocidas más ampliamente como malezas), ya que es relativamente poco lo que se conoce sobre su importancia funcional. Estas plantas pueden ser dañinas al competir por espacio, nutrientes y luz (**Nicholls & Alteri**, 2013) o, por el contrario, pueden ser nobles al desempeñar importantes funciones ecológicas sin desmedro del cultivo (**Perfecto et al.**, 2019). Además, atraen enemigos naturales como depredadores y parasitoides que generan efectos indirectos positivos en el cultivo.

En Colombia apenas se empieza a reconocer el beneficio que tiene la presencia de vegetación natural en los cultivos tropicales. En el caso del café, **Cepeda-Valencia et al.** (2014) identificaron las arvenses florales como el estrato preferido de abejas nativas en Cundinamarca. Por otra parte, **Prado et al.** (2021) indican que los polinizadores visitan frecuentemente los recursos florales de este cultivo cuando está en la floración. En zonas cafeteras cada flor abre entre dos y tres días, dos veces al año. Sin embargo, en los estudios se han encontrado efectos positivos y negativos de las arvenses florales en la polinización de los cultivos (**Bretagnolle & Graba**, 2015). Si las arvenses se perciben como competidoras para atraer polinizadores sin comprender correctamente sus dinámicas fenológicas y sus beneficios, se podrían adoptar medidas que, en última instancia, perjudican al agricultor, pues los polinizadores contribuyen a una cosecha mejor y más pesada (**Klein et al.**, 2003; **Philpott et al.**, 2006). En este caso, las arvenses garantizan la sobrevivencia de los polinizadores en momentos de escasez, actuando como mutualistas que sirven como especies piedranguulares en el sistema. Nuestro estudio se fundamentó en la hipótesis de que la oferta de recursos florales y la cercanía de parches de bosque ejercen efectos positivos sobre la composición, riqueza y abundancia de las abejas en paisajes cafeteros del departamento del Cauca, Colombia. Los objetivos fueron: evaluar la composición, la riqueza y la abundancia de las abejas en cinco tipos de hábitats: bosques, bordes de bosques, cafetales de sombra, cafetales de sol y jardines rurales; caracterizar las interacciones entre abejas y planta en estos hábitats, y analizar el efecto de la distancia al bosque adyacente sobre la diversidad de arvenses y de abejas en cafetales de sol y de sombra, todos en épocas en que no florecía el café.

Materiales y métodos

Área de estudio

El estudio se realizó entre septiembre de 2022 y diciembre de 2023 en varios paisajes de las veredas El Rosal, El Pital, El Descanso y Pescador-Cabuyal (2°49'44'' - 2°51'32''N y 76°34'8'' - 76°33'25''O), en zona cafetera del municipio de Caldono, departamento del Cauca, suroccidente de Colombia (la descripción de las fincas se presenta en la **Tabla 1S**, <https://raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/4139/5429>), situadas entre los 1.336 y los 1.538 m s.n.m., con una temperatura y una precipitación media anuales de 21,5 °C y 2.191 mm, respectivamente. La región presenta un régimen bimodal de lluvias: abril-mayo y octubre-noviembre, y los muestreos se realizaron en épocas no coincidentes con las floraciones del café, las cuales presentan sus picos en los meses de agosto y diciembre. Los paisajes de la zona están dominados por mosaicos de pequeños cultivos de café complementados con parcelas de pancoger con maíz (*Zea mays*, Poaceae), plátano (*Musa x paradisiaca*, Musaceae), frijol (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae), zapallo (*Cucurbita máxima*, Cucurbitaceae), yuca (*Manihot esculenta*, Euphorbiaceae), mango (*Mangifera indica*, Anacardiaceae), cítricos, guayabos (*Psidium guajaba*, Myrtaceae) y potreros (gramíneas africanas, Poaceae), entre otros. Los cafetales tienen diferentes manejos. Los de sombra poseen árboles de tallo leñoso de al menos 5 m de altura, mezclados con los arbustos de café (*Coffea arabica*, Rubiaceae); los cafetales expuestos al sol presentan poca vegetación acompañante y el uso de agroquímicos es relativamente frecuente. En contraste, el uso de estos productos es menor o inexistente en los cafetales de sombra.

Diseño experimental y muestreo de las abejas

Para evaluar la riqueza y abundancia de abejas se instalaron tres trampas de (150 ml) color amarillo, azul y blanco en 16 fincas con cafetales (ocho de sombra y ocho de sol), con un jardín y un bosque en cada finca (**Figura 1**). En cada cafetal se delimitaron tres transectos (separados por 15 m entre sí), con tres vasijas por transecto fijadas a 60 cm del suelo. En



Figura 1. Trampas de vasijas de colores (*pan trap*) de tono amarillo, blanco y azul, dispuestas en un soporte horizontal a la altura de las arvenses para el muestreo de abejas

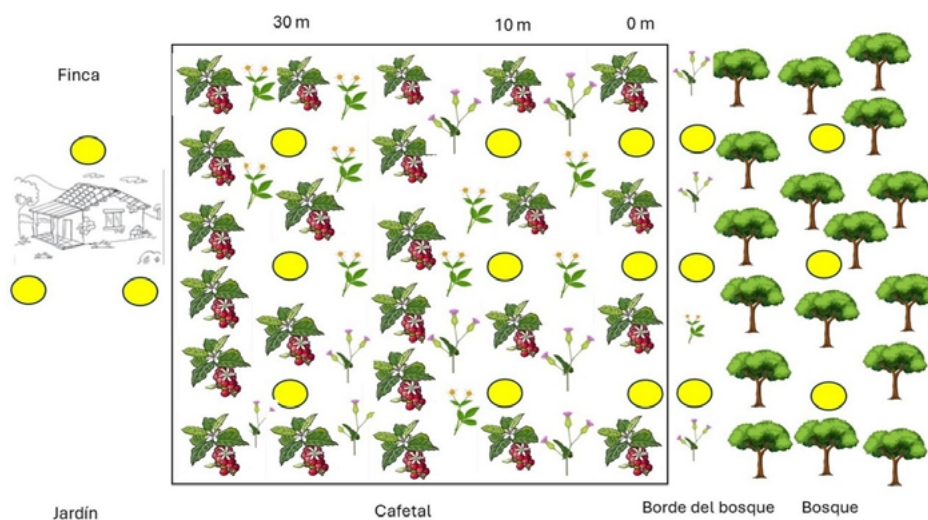


Figura 2. Diseño experimental. Las trampas de vasijas de colores se pusieron en tres transectos a 15 m de distancia entre ellas y se instalaron en el centro de los bosques (tres trampas), en el borde de los bosques (tres trampas) y en los cafetales (sombra o sol) a distancias de 0 m (el primer cafeto), 10 m y 30 m hacia el interior del cafetal. Para investigar el objetivo 1 se instalaron también tres trampas en los jardines alrededor de las casas.

resumen, cada finca comprendía un cafetal, un bosque y un jardín rural; se configuraron 18 unidades muestrales (UM): tres trampas en el jardín, tres al interior del bosque, tres al borde del bosque, tres en la primera planta de cafeto del cafetal (a 0 m) y tres en distancias de 10 m y 30 m dentro del cafetal (**Figura 2**). Las trampas se llenaron con agua, detergente ecológico y 125 ml de una solución de miel (100 ml/2 litros) complementada con esencias de eucalipto y salicilato de metilo como atrayentes, los cuales se renovaban aleatoriamente en cada muestreo. Cada UM permanecía activa tres días. Las abejas se identificaron en el laboratorio de la Universidad del Valle, Cali, Colombia, con las claves taxonómicas de **Parra** (1990), **Michener** (2000) y **Silveira et al.** (2002), entre otros recursos.

En el análisis de los recursos florales y su efecto en la riqueza y la abundancia de abejas, se excluyeron las tres trampas de la primera fila del cafetal (0 m) para homogeneizar las repeticiones, resultando en 15 UM por finca: 3 UM en el bosque, 3 UM en el borde del bosque, 6 UM en su respectivo cafetal, ya fuera de sol o de sombra (a los 10 m y 20 m) y 3 UM en el jardín. Para el experimento semicontrolado sobre el efecto de la distancia, se excluyeron las trampas del jardín, es decir, se analizó la distribución de la riqueza de las abejas desde el centro del bosque adyacente hacia el interior del cafetal, lo que se repitió en las 15 UM de cada finca.

Registros de interacciones entre abejas y planta

Se consideró arvense toda planta vascular herbácea de hoja ancha enraizada (hasta 1,5 m de altura), incluyendo selectivamente a las gramíneas. La identificación se realizó en campo mediante fotografías y con la colaboración de expertos del herbario de la Universidad del Valle. El registro de interacciones se basó en los métodos propuestos por **Ferrufino-Acosta et al.** (2024) y **Prendergast & Ollerton** (2022). En cada trampa de vasijas por hábitat como punto de referencia geográfica, se efectuaron observaciones directas de 10 minutos y se registraron las especies de abejas y las plantas visitadas; las abejas se recolectaron con red entomológica y se preservaron en etanol al 70 % hasta su identificación. Las observaciones se hicieron una vez en cada sitio durante el período de transición de seco a húmedo (enero-abril o septiembre-noviembre) en días soleados (o con pocas nubes), y entre las 07:00 y 16:00 horas. Antes de cada observación se tomaron datos ambientales (**Cepeda-Valencia et al.**, 2014; **Meneses & Armbrrecht**, 2018) de temperatura, radiación

solar, humedad y velocidad del viento mediante un ambientómetro digital (Environment Meter, modelo PCE-EM882, PCE Deutschland GmbH) y el porcentaje de cobertura del dosel con un densiómetro esférico (Forestry suppliers).

Análisis de datos

Correlación entre los recursos florales y sus visitantes, las abejas. Se analizó la correlación entre la riqueza de las plantas florecidas (arvenses, ornamentales y otras), la riqueza de las abejas en todos los hábitats (bosque, borde de bosque, cafetal y jardín), la riqueza de las abejas como variable de respuesta y la riqueza de las plantas en flor como variable independiente. La normalidad se evaluó con la prueba de Shapiro-Wilk (mediante la función `shapiro.test`) (**R Core Team**, 2024); dado que no se cumplió este supuesto, se aplicó la correlación no paramétrica de Spearman (mediante la función `cor.test`) utilizando un 95 % de confianza (**R Core Team**, 2024). Este análisis se repitió usando como variable de respuesta las abejas generalistas (poliléticas) y las especialistas (oligoléticas) (**Rasmussen et al.**, 2020) y como variable independiente la cantidad de recursos florales correspondiente a la suma de la cobertura porcentual en tres parcelas de 1 m x 1 m alrededor de la trampa.

El efecto de los hábitats y su manejo en la riqueza, la abundancia y la composición de las abejas. Para analizar la riqueza y la abundancia de las abejas en los cinco hábitats se utilizaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) con los paquetes `lme4` (**Bates et al.**, 2015) y `DHARMa` (**Hartig**, 2022) de R (**R Core Team**, 2024). Las fincas se incluyeron como factor aleatorio. En el modelo 1 la variable de respuesta fue la riqueza de abejas y en el modelo 2, la abundancia; el manejo en interacción con el hábitat fue la covariable. Los datos siguieron una distribución de Poisson y los modelos con sobredispersión fueron transformados a una distribución binomial negativa. El mejor modelo se seleccionó mediante el menor AIC. Se aplicó un ANOVA (paquete `car`) (**Fox & Weisberg**, 2019) y comparaciones múltiples con la prueba de Sidak (paquete `emmeans`) (**Lenth**, 2024). La composición de las abejas en los hábitats se analizó con ANOSIM (distancia de Jaccard, 9.999 permutaciones), SIMPER y RDA, todos con el paquete `vegan` (**Oksanen et al.**, 2024). Además, se aplicó un análisis SIMPER para identificar las especies que más contribuyen a la diferenciación en este paisaje cafetero. Para esto, se utilizó la función `simper` del paquete `vegan` de R (**Oksanen et al.**, 2024). La significación del RDA se evaluó con un ANOVA permutacional verificando la homocedasticidad entre grupos ($p=0,27$).

Análisis de las redes de interacción entre polinizador y planta. La estructura de las redes de polinización por parte de insectos se analizó con el paquete `Bipartite` (**Dormann et al.**, 2008) de R (**Oksanen et al.**, 2024). Se evaluaron métricas de red y de especie para cada manejo y tipo de hábitat. Dado que el hábitat del bosque presentó interacciones insuficientes, estas se integraron al hábitat del borde de bosque. Para cada tipo de manejo de cafetal (sol y sombra) se construyeron tres matrices con sus respectivas redes de interacción (borde y bosque, cafetal, jardín). Las métricas calculadas fueron: 1) tamaño de la red (el número de especies interactuantes); 2) conectividad (proporción de interacciones observadas *Vs.* posibles) (**Bascompte & Jordano**, 2014); 3) especialización general (H_2'), que mide la diferenciación de nicho entre especies (0 = redes de generalistas; 1 = redes de especialistas) (**Blüthgen et al.**, 2006), y 4) anidamiento mediante el índice NODF, que cuantifica el grado en que las interacciones de especialistas están contenidas dentro de las de generalistas (**Almeida-Neto et al.**, 2008). La significación de las métricas observadas se evaluó con modelos nulos de 1.000 simulaciones (**Blüthgen et al.**, 2006).

Efecto del bosque adyacente en la riqueza de abejas y las arvenses florales en el cafetal. Para analizar el efecto del bosque adyacente se aplicó el mismo procedimiento estadístico descrito anteriormente (GLMM, selección por AIC, ANOVA y comparaciones múltiples con Sidak). En el modelo 3 la variable de respuesta fue la riqueza de especies de abejas y en el modelo 4, la riqueza de especies de plantas florecidas; las variables explicativas fueron la distancia y el manejo y los factores aleatorios fueron las fincas.

No se detectó sobredispersión en ningún modelo. Para los análisis de composición se construyeron matrices de presencia-ausencia de las plantas usando la distancia de Jaccard. Se aplicaron los análisis ANOSIM, SIMPER y RDA con las variables explicativas de distancia y manejo (paquete vegan) (Oksanen *et al.*, 2024).

Resultados

Riqueza de abejas

Se registraron 782 especímenes pertenecientes a 93 especies, de las cuales las más comunes fueron *Lasioglossum* sp. 1, *Apis mellifera*, *Tetragonisca angustula* y *Partamona* sp. (Tabla 2S, <https://raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/4139/5429>); las especies pertenecían a 33 géneros y cuatro familias (Apidae, Colletidae, Halictidae, Megachilidae). En las fincas de los cafetales de sol se encontraron 439 individuos pertenecientes a 65 especies. La completitud de los muestreos se verificó mediante un análisis adicional utilizando INEXT, el cual demostró un cubrimiento suficiente por encima del 75 % para los análisis estadísticos (Figuras 1S y 2S, <https://raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/4139/5429>). En contraste, en las fincas de cafetales de sombra se registraron menos abejas (343), pero un poco más de especies (68). La cantidad de abejas registradas y de especies varió de menor a mayor en los cinco hábitats en el siguiente orden: bosque, borde del bosque, cafetal de sombra, jardín y cafetal de sol (Tabla 1). Asimismo, se detectaron diferencias en la distribución de las abejas en los cinco hábitats (Tabla 2), con abundancias muy disímiles y cambios en el número de especies, géneros o familias en los hábitats asociados a café de sombra o café de sol (incluyéndolos).

Tabla 1. Número de familias, géneros y especies y abundancia de abejas en cinco hábitats de todas las fincas y según el manejo (cafetal de sombra o de sol). Cada cafetal estaba situado al lado de un bosque ribereño pequeño y el jardín campesino era cercano al cafetal.

	Hábitat	Número de familias	Número de géneros	Número de especies	Abundancia de abejas
En todas fincas	Bosque	2	11	16	54
	Borde de bosque	3	17	34	112
	Cafetal de sombra	3	19	36	131
	Jardín	3	25	53	240
	Cafetal de sol	3	27	45	245
	Total	4	35	93	782
Fincas con cafetales de sombra	Bosque	2	6	9	22
	Borde de bosque	3	11	20	51
	Cafetal de sombra	3	19	36	131
	Jardín	3	21	40	139
	Total	4	27	68	343
Fincas con cafetales de sol	Bosque	2	10	11	32
	Borde de bosque	2	13	22	61
	Jardín	3	18	33	101
	Cafetal de sol	3	27	45	245
	Total	4	29	65	439

Tabla 2. Modelos GLMM con sus variables de respuesta y variables independientes, con indicación del factor aleatorio. Los AIC y BIC son los criterios para la selección del mejor modelo.

Modelo GLMM	Variable de respuesta	Variable independiente	Efecto aleatorio	AIC	BIC
1	Riqueza de abejas	Manejo de hábitats	Fincas	321,1	340,5
1A	Riqueza de abejas	Manejo	Fincas	355,7	364,3
1B	Riqueza de abejas	Hábitats	Fincas	321	331,8
2	Abundancia de abejas	Manejo de hábitats	Fincas	413,1	434,6
2A	Abundancia de abejas	Manejo	Fincas	440,1	448,7
2B	Abundancia de abejas	Hábitats	Fincas	411	423,9

Relación entre plantas en flor y riqueza de abejas

Las variables de riqueza de abejas y riqueza de plantas no se distribuyeron normalmente (y: $p=0,003$; x: $p=0,002$), pero se evidenció una relación positiva entre el número de plantas en flor y la riqueza de especies de abejas capturadas en todos los hábitats ($r=0,709$; $p=5 \times 10^{-11}$) (**Figura 3**). La mayor correlación se encontró en los hábitats de jardín, cafetal y borde de bosque, en los cuales se registraron también más plantas en flor.

El número de especies especialistas y generalistas varió entre hábitats: las especialistas alcanzaron su máximo en los cafetales de sombra y borde de bosque, mientras que las generalistas fueron más abundantes en los jardines. El aumento de la cobertura de plantas en flor tuvo un efecto positivo sobre las visitas tanto de las abejas especialistas ($r=0,63$; $p=2,29 \times 10^{-8}$) como de las generalistas ($r=0,658$; $p=3,257 \times 10^{-9}$). Además, la riqueza de especies de abejas especialistas y de generalistas aumentó en función de la cobertura floral, aunque no de forma completamente consistente (**Figuras 4 y 5**).

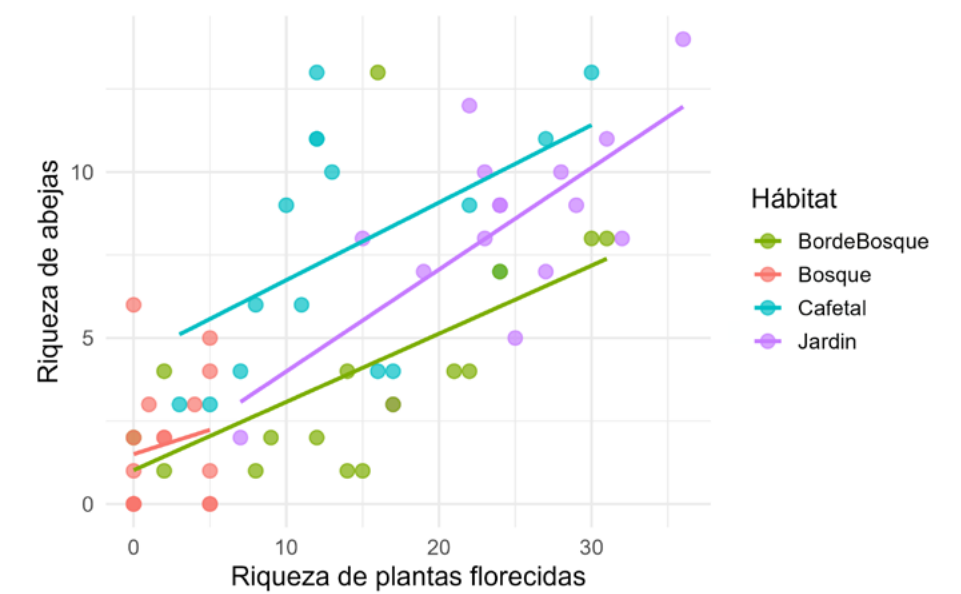


Figura 3. Relación entre la riqueza de las plantas florecidas y la riqueza de abejas en diferentes hábitats (rojo: bosque; verde: borde de bosque; turquesa: cafetal; violeta: jardín)

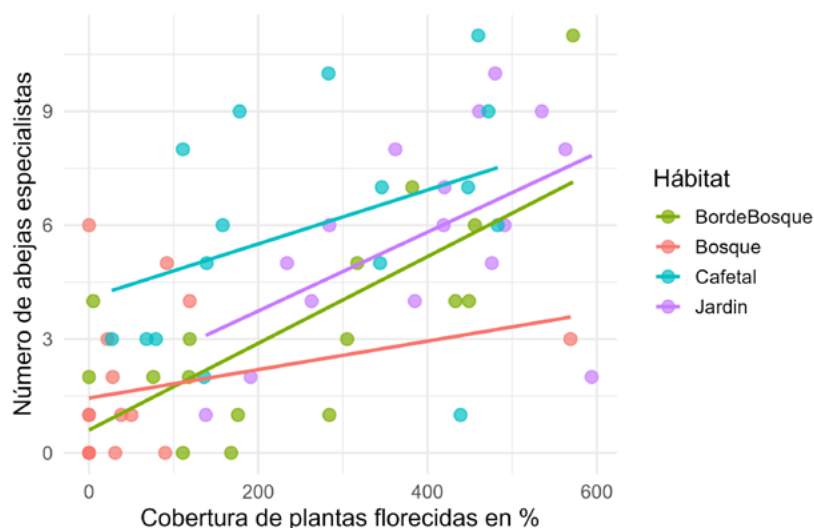


Figura 4. Relación entre la cobertura de plantas florecidas y la riqueza de abejas especialistas en diferentes hábitats (rojo: bosque; verde: borde de bosque; turquesa: cafetal; violeta: jardín)

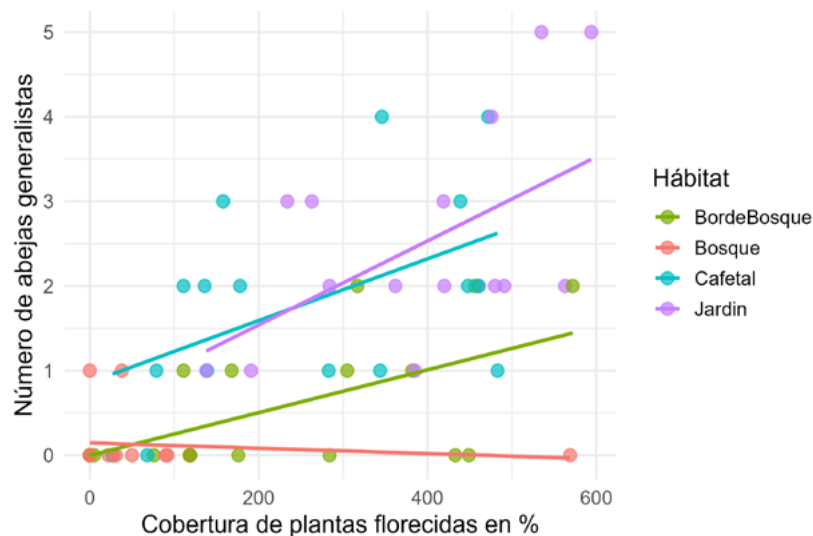


Figura 5. Correlación entre la cobertura de plantas florecidas y la riqueza de abejas generalistas en diferentes hábitats (rojo: bosque; verde: borde de bosque; turquesa: cafetal; violeta: jardín)

Composición de abejas en los cinco hábitats del paisaje cafetero

La mayor riqueza de especies de abejas se registró en los cafetales de sol (**Figura 6**), seguida por el jardín en fincas con ambos tipos de manejo del cafetal. En el modelo 2, en la variable de respuesta de la abundancia, se seleccionó el modelo 2b con los valores más indicados a partir de las diferencias de AIC y BIC (**Tabla 2**). El ANOVA del modelo 1 obtuvo la variable independiente de hábitat, con un valor de $p=5,897 \times 10^{-16}$, y la interacción entre hábitat y manejo, con 0,07, cerca del valor significativo y un efecto marginal (**Figura 6**). También el modelo 2b obtuvo un valor de $p=9,135 \times 10^{-12}$, significativo para la variable del hábitat. La riqueza de abejas fue diferente entre los hábitats de manejo de sol, excepto entre jardín y cafetal. Los registros de abejas fueron altos en los jardines, así como en los cafetales de sol (ambos hábitats del grupo c) (**Tabla 3**).

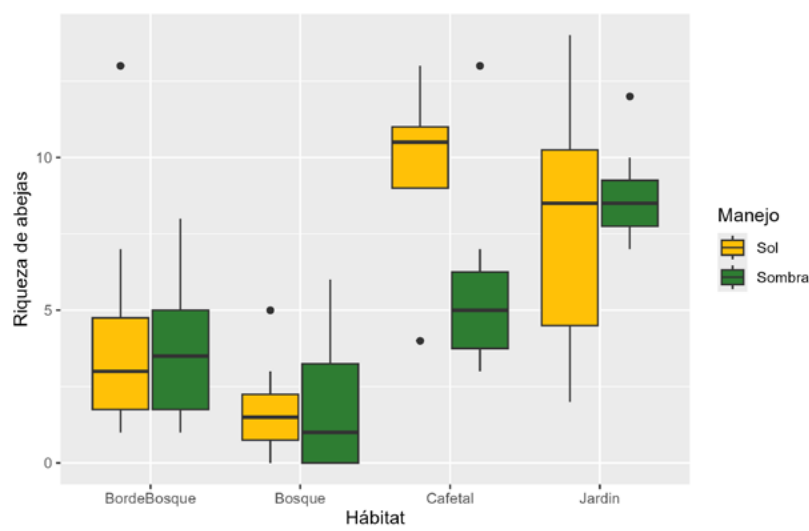


Figura 6. Diagrama de caja de la riqueza de especies de abejas en los hábitats (bosque, borde de bosque, cafetal y jardín) según el manejo de los cafetales: sol (amarillo) y sombra (verde)

Tabla 3. Resultados de los GLMM con agrupaciones entre la riqueza de abejas en los diferentes hábitats y el tipo de manejo (modelo 1) según la prueba Sidak

GLMM	Manejo	Hábitat	Tamaño muestra (n)	Promedio de riqueza de abejas	Desviación estándar (DE)	Agrupación por comparación entre hábitats (en cada tipo de manejo)	Agrupación por comparación de hábitats entre los tipos de manejo
Modelo 1	Sol	Bosque	8	1,75	1,67	a	a
		Borde-bosque	8	4,25	4,06	b	a
		Cafetal	8	9,75	2,66	c	b
		Jardín	8	7,75	4,13	c	a
	Sombra	Bosque	8	1,88	2,30	a	a
		Borde-Bosque	8	3,88	2,80	ab	a
		Cafetal	8	5,75	3,28	bc	a
		Jardin	8	9,75	1,67	c	a
Modelo 2b		Bosque	16	3,38	3,91	a	-
		Borde-Bosque	16	7	6,32	b	-
		Cafetal	16	16,2	9,84	c	-
		Jardín	16	15	6,55	c	-

En el ANOSIM no se detectó un efecto significativo del manejo (cafetal de sombra o de sol) en la similitud de la composición de abejas ($p=0,94$), pero sí del hábitat ($p=0,0004$); al aplicar el SIMPER se identificaron varias especies indicadoras de hábitat (es decir, cada hábitat tenía sus especies indicadoras), las cuales tuvieron más influencia en las composiciones que otras especies. La mayoría de las especies indicadoras (29) se encontró en la comparación entre los bordes de bosque y los jardines. En la comparación entre los bordes de bosque y los cafetales se contaron 20 especies indicadoras. No se encontraron cambios significativos entre las composiciones de abejas en los jardines y los cafetales (Tabla 3S, <https://raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/4139/5429>). *Trigona* sp. fue

más frecuente en los jardines que en los bordes de bosque o en los bosques. También las especies 1, 2 y 3 de *Crewella* sp. y *Auglochloropsis* sp. se registraron más en los jardines que en los bordes de bosque. *Apis mellifera* fue más frecuente en los jardines y en los cafetales, menos en los bordes de bosque y no se encontró en los bosques, en donde se encontraron más especies de *Euglossa* y *Exaerete* que en los bordes, los cafetales o los jardines. Las especies de *Lasioglossum* se observaron más en los cafetales y en los bordes que en los bosques (**Tabla 3S**, <https://raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/4139/5429>).

En la **Tabla 4** se presentan los valores del análisis de redundancia RDA. Las variables de hábitat (valor $F=0,001$), uso de químicos (valor $F=0,05$) y temperatura promedio (valor $F=0,009$) contribuyeron a las composiciones de especies de abejas en ese orden. Dichas variables explicaron las composiciones de abejas en el paisaje cafetero con una probabilidad baja (R^2 ajustado = 0,081). Los datos no representaron una multicolinealidad ni una sobredispersión de datos ($p=0,27$).

Interacciones entre plantas y abejas

Se reportaron 399 interacciones entre plantas (73 especies) y abejas (65 especies) en el gradiente de hábitat (borde y bosque, cafetal y jardín). Se observaron las mayores interacciones en los jardines de las fincas con cafetales de sombra (107 interacciones, con 33 especies de plantas y 31 especies de abejas) y en los cafetales de sol (102 interacciones, con 25 especies de plantas y 30 especies de abejas). *Lasioglossum* sp. 1 contó con el mayor número de interacciones (83 en total), seguida por *Partamona* sp. (42) y *A. mellifera* (32). Las arvenses más visitadas por las abejas fueron *Bidens pilosa*, *Emilia sonchifolia* y *Callisia gracilis* (con 53, 45 y 21 visitas, respectivamente). Estas plantas son ampliamente reconocidas por los campesinos e indígenas (Kolze *et al.*, 2023). En la **Tabla 4S**, <https://raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/4139/5429>; se presenta una lista de las arvenses y sus categorías (agresiva, de interferencia media a baja y arvense noble). Se visualizaron las redes de interacciones de cada hábitat; en términos del número de participantes y cantidad de interacciones en las redes de los jardines, los bordes de bosque y los cafetales, se encontró mayor complejidad allí que dentro de los parches de bosque (**Figuras 3S y 4S**, <https://raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/4139/5429>).

Los análisis de las redes de interacción revelaron diferencias en las interacciones entre plantas y abejas en los diferentes hábitats (**Tabla 5**). El tamaño de las redes varió entre 27 y 65 especies, siendo mayor el número en los jardines de las fincas con cafetales de sombra (65 especies) y menor en los cafetales de sol (56 especies), lo que denota mayor complejidad en los primeros (**Figuras 3S y 4S**, <https://raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/4139/5429>). Las redes estaban poco interconectadas, con menos

Tabla 4. Resultados del ANOVA del modelo RDA con la composición de abejas en los hábitats y los factores ambientales

Variable explicativa	Grados de libertad	Varianza	F	Pr(>F)	Nivel de significación
Manejo	1	0,0676	0,9196	0,608	
Hábitat	3	0,4805	21,792	0,001	***
Uso de químicos	1	0,1411	19,203	0,005	**
Sombrío	1	0,0623	0,8472	0,713	
Temperatura promedio	1	0,1298	17,659	0,009	**
Humedad promedia	1	0,0834	11,346	0,22	
Radiación solar promedio	1	0,069	0,9386	0,563	
Residual	48	35,278			

Nota: Los niveles de significación fueron 0 '***'; 0,001 '**'; 0,01 '*'; 0,05 '.'; 0,1 ' ' 1

Tabla 5. Resultados del análisis de las métricas de las redes de interacciones de las abejas, los hábitats y los manejos de cafetales de sol y sombra. Los valores de $p < 0,05$ en los modelos nulos verifican si los resultados de las métricas son aleatorios.

Métricas	Manejo de sol			Manejo de sombra		
	Bosque-Borde	Cafetal	Jardín	Bosque-Borde	Cafetal	Jardín
Tamaño de red	28	56	51	27	38	65
Conectividad	0,125	0,081	0,08	0,139	0,104	0,065
Valor p del modelo nulo	0,003	0	0,019	0,002	0	0
Especialización H2'	0,389	0,336	0,211	0,366	0,447	0,430
Valor p del modelo nulo	0,004	0	0,026	0,007	0	0
NODF (anidamiento)	11,200	20,929	11,88	18,469	15,703	8,233
Valor p del modelo nulo	0,009	0,038	0,059	0,014	0,001	0

NODF viene del inglés Nestedness metric based on Overlap and Decreasing Fill, que en español sería "métrica de anidamiento basada en el solapamiento y el llenado decreciente"

interacciones de las posibles. La conectividad más alta se encontró en la intersección de bosques y bordes (0,139) y la más baja en los jardines de los cafetales de sol (0,065). Sin embargo, en todas las redes la conectividad fue significativamente mayor de lo esperado por azar ($p \leq 0,019$), lo que evidencia que la estructura de las interacciones no fue aleatoria. La métrica de especialización H2' demostró valores moderados. Debido a estos resultados, se identificó una red más especializada en los cafetales de sombra (0,447) y en sus jardines (0,43), mientras que el valor 0,211, obtenido en los jardines que estaban situados en fincas con cafetales de sol, se interpretó como correspondiente a una red generalizada. Considerando los bajos valores de p , los modelos nulos indicaron que la especialización observada era mayor que la esperada por azar. Las redes demostraron un anidamiento en el rango de 8,2 a 20,9. Los valores más altos se encontraron en los cafetales de sol (20,93) y en la intersección de bosques y bordes en cafetales de sombra (18,47), mientras que el valor más bajo se registró en los jardines situados en fincas con cafetales de sombra (8,23). La mayoría de las redes presentaron niveles de anidamiento significativamente diferentes de lo esperado por azar ($p \leq 0,038$), con excepción de los jardines en fincas con cafetales de sol, donde el resultado fue marginal ($p = 0,059$). Se observó que las redes de planta-abeja presentaban poca conectividad, pero eran significativamente estructuradas, con niveles moderados de especialización y anidamiento que variaron según el tipo de manejo de los cafetales (sol y sombra) y el hábitat.

Efecto del bosque adyacente sobre la composición de especies de abejas y florales

En el ANOVA se evidenció que la distancia era la variable explicativa de ambos modelos que influía significativamente en la riqueza de abejas ($p = 9,317 \times 10^{-5}$) y de plantas florecidas ($p = 2,2 \times 10^{-16}$) en los cafetales con bosque adyacente. Según estos resultados, el manejo no tiene un efecto significativo sobre la riqueza de abejas ni sobre las plantas florecidas (**Tablas 5S y 6S**, <https://raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/4139/5429>).

En el análisis de ANOSIM se obtuvo una diferencia entre la composición de las plantas florecidas en los cafetales de sol y la de los de sombra, con un R estadístico de 0,067 ($p = 0,005$). También se detectaron diferencias significativas en las composiciones de las plantas florecidas entre las distancias (R estadístico = 0,127; $p = 4 \times 10^{-4}$).

En el análisis SIMPER se detectaron 27 especies en 71 plantas florecidas que contribuyeron significativamente a las diferencias entre los dos manejos (sol y sombra). Solo se encontraron dos especies con valores de significación de la mediana altos: *Oplismenus* sp. (pasto), con mayor presencia en los cafetales de sombra (razón = 0,757; sombra = 0,705; sol = 0,297; $p = 0,002$), y *Synedrella nodiflora* (arvense floral), registrada

con más frecuencia en los cafetales de sombra (ratio = 0,636; sombra = 0,323; sol = 0,027; $p = 0,005$). El RDA demostró una jerarquía de variables explicativas en este orden: distancia ($p = 0,003$), manejo ($p = 0,005$), uso de químicos ($p = 0,009$) y temperatura ($p = 0,023$) (**Tabla 7S**, <https://raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/4139/5429>). Estas variables contribuyeron significativamente a las composiciones de las plantas florecidas en los cafetales, los bordes y en los bosques adyacentes y explicaron solo el 8,6 %, valor muy bajo para tener una certeza sobre qué aspectos tenían una influencia concreta sobre la distribución de las plantas florecidas en este experimento de muestreo. Ninguna de las variables demostró multicolinealidad o sobredispersión ($p = 0,80$).

Discusión

Nuestros resultados demuestran que todos los hábitats del mosaico de usos del suelo en el paisaje cafetero estudiado con presencia de plantas florales (jardines rurales, cafetales de sombra y de sol, bordes de bosque y bosques) contribuyeron a la supervivencia de las comunidades de abejas durante los periodos en que no hubo floración del café, lo cual concuerda con lo reportado por **Fischer et al.** (2017). Aunque en estudios previos se ha reportado una mayor riqueza de abejas durante la floración del café (**Ngo et al.**, 2013; **Manson et al.**, 2024; **Klein et al.**, 2003), en nuestro estudio se evidenció que las arvenses florales sostenían la riqueza y la abundancia de las abejas más allá de dicho periodo, especialmente en los cafetales de sol y en los jardines, lo cuales albergaban una mayor diversidad y cobertura de arvenses florales que los bosques y los cafetales con sombra.

Bidens pilosa y *Emilia sonchifolia* se destacaron como las arvenses predominantes y con más visitas de las abejas, especialmente *A. mellifera*, *Partamona* sp. y *Lasioglossum* spp., que son potenciales polinizadores del café (**Maldonado-Cepeda et al.**, 2024). Estas dos especies también predominaron en los estudios de **Arévalo et al.** (2021) y **Maldonado-Cepeda et al.** (2023) y podrían funcionar como especies imán (*magnet species*) que atraen abejas desde otros hábitats (**Bi et al.**, 2024). En los cafetales de sombra se destacaron *Callisia gracilis*, *Oplismenus* sp. y *Synedrella nodiflora*. *C. gracilis* registró visitas de *A. mellifera* y *Lasioglossum* spp., en tanto que *S. nodiflora* atrajo a *Trigona* sp., género poco frecuente en este estudio. El género *Trigona* está reconocido por su plasticidad ecológica y no es uno de los principales polinizadores del café (**Ricketts et al.**, 2004; **Valencia-Cepeda et al.**, 2014), por lo que sus registros predominaron en los jardines donde había otros cultivos o plantas ornamentales (*Euphorbia pulcherrima*, *Hibiscus rosa*, *Tunera ulmifolia*, entre otras). La arvense floral *Polygonum nepalense*, reconocida como invasiva y agresiva (**Vibrans & Hanan-Alipi**, 2008), resultó ser una planta atractiva en los bordes de bosque donde se registraron visitas de especies de *Lasioglossum* sp. 1, *Partamona* sp., *Tetragonisca angustula*, *Caenaugochlora* sp., *Augochloropsis* sp. y *Sphecodes* sp. Las abejas especialistas, como las *Euglossa*, prefirieron plantas con compuestos aromáticos, como las orquídeas (**Roubik & Hanson**, 2004) y se asociaron principalmente con el hábitat de bosque, lo que las convierte en elementos claves para la conservación. Los bosques son muy importantes como reservorios para *Euglossa*, único género de abejas registrado con mayor frecuencia en los bosques, pero cuya presencia disminuye en la medida en que aumentan los cafetales de sol en el paisaje (**Carneiro et al.**, 2022). Las respuestas diferenciales de las especies de abejas frente a la riqueza y la cobertura floral de los hábitats respaldan parcialmente la hipótesis planteada (**Maldonado-Cepeda et al.**, 2023), puesto que las mayores abundancias y riquezas se registraron en los jardines y los cafetales de sol. Los bosques, en cambio, fueron sostén de otras especies ausentes o muy escasas en hábitats abiertos y con redes más especializadas.

En este estudio, los jardines desempeñaron un papel importante dada su alta diversidad de arvenses florales, ornamentales y otros grupos, lo que atrajo abundancia de abejas generalistas. Este hallazgo concuerda con estudios previos en la zona (**Kolze et al.**, 2023), aunque en fincas distintas en las que se registraron más de 500 especies de plantas, lo que sugiere su papel clave en el sostenimiento de la biodiversidad funcional y de servicios ecosistémicos como la polinización. Además del cafetal, los jardines fueron una alternativa

atractiva para las abejas, especialmente en las fincas con cafetales de sombra. La inclusión de los jardines rurales en el diseño experimental del presente estudio fue novedosa porque suelen ser subestimados en la función de conservación de las abejas, especialmente en el paisaje cafetero. En este sentido, amerita mencionar que en estudios en Asia (**Motzke, 2015**) y en África (**Kingazi et al., 2024**) se ha evidenciado la importancia de los jardines que albergan alta diversidad floral para las abejas en el entorno de los cultivos de café (**Motzke, 2015**). Sin embargo, la aplicación de agroquímicos en los jardines reduce significativamente la riqueza de polinizadores (**Manson et al., 2022**), así como el tiempo de visita a las flores de todas las plantas. Es más, en zonas urbanas de California las plantas nativas atraen más a las abejas (**Pardee & Philpott, 2014**) y los jardines grandes con componentes naturales como árboles y arbustos, además de flores, demostraron un efecto positivo en las abejas y en otros artrópodos benéficos (**Philpott et al., 2023**). Estos resultados ameritan invertir tiempo en la educación de las comunidades rurales en torno al conocimiento de las plantas autóctonas y de polinizadores como las abejas, como forma de promover la apicultura y la meliponicultura.

Las redes de plantas y abejas mostraron poca conectividad en todos los hábitats, registrando niveles moderados de especialización y anidamiento que variaron según el tipo de manejo. Las fincas con café de sombra presentaron mayor especialización, mientras que el mayor anidamiento en los cafetales de sol sugiere interacciones generalistas, un patrón típico de las redes en ambientes perturbados (**Bascompte et al., 2014**). En conjunto, estos resultados respaldan la idea de que la heterogeneidad del mosaico en el paisaje cafetero y sus bosques naturales (**Ricketts et al., 2004**) es compatible con la complejidad de la estructura de los sistemas agrícolas tropicales que contribuyen a mantener redes de interacción más complejas y potencialmente más resilientes durante los periodos en los que el café no está en floración (**Jha & Vandermeer, 2010**).

En el estudio esperábamos que la distribución de las arvenses florales fuera más densa en los bordes de bosque. Sin embargo, dependió de la distancia, el tipo de manejo y el uso de químicos. La presencia de árboles redujo la cobertura de arvenses, cuya germinación y crecimiento dependen de la luz solar. *Coccocypselum lanceolatum* se encontró únicamente en los bosques, mientras otras especies como *Oplismenus* sp., *Drymaria cordata* y *Pseudelephantopus spiralis* se extendían hasta 30 m del cafetal. Estas especies fueron más frecuentes en la composición de los cafetales con sombrío que en los de sol. Las especies que prefieren una alta radiación solar, como *B. pilosa* y *E. sonchifolia*, no se registraron en los bosques que, aunque no presentan gran diversidad de arvenses florales, sí contribuyen con especies que no están presentes o son muy escasas en los sistemas antropogénicos. Nuestro estudio no se enfocó en la unidad reproductiva, es decir, en las colonias de abejas, pero asumimos que las forrajeras eran de una colonia cercana. Es probable que los bosques provean recursos críticos de nidificación para las abejas (troncos leñosos, resinas para sus nidos, esencias para el cortejo), además de recursos en el dosel que no fueron evaluados en este estudio, lo que hubiera requerido la estandarización en los métodos de muestreo (por ejemplo, los jardines no tienen dosel ni árboles). En el futuro se debe ampliar el panorama sobre los usos de los recursos florales en todos los estratos del paisaje cafetero (**Cepeda-Valencia et al., 2014**), así como lo relativo a la contribución de otros recursos, además de los alimenticios, para la conservación de las abejas.

Por último, el estudio permite destacar la importancia de incorporar la conservación de los polinizadores en el manejo de las arvenses y la estructura floral en paisajes cafeteros andinos, así como, probablemente, en las Américas y otras latitudes. La diversidad de polinizadores mejora la calidad e incrementa la producción de café (**Klein et al., 2003**; **Moreaux et al., 2022**), mientras que los monocultivos y la intensificación agrícola generan pérdida de especies de abejas (**Wynter et al., 2025**). Es necesario transitar hacia una visión integral que promueva paisajes multifuncionales favorables para las abejas, con un manejo agroecológico de las arvenses, la reducción de agroquímicos y la conectividad entre hábitats. En Colombia, Cenicafé ya recomienda un enfoque del cultivo integrado (**Salazar-Gutiérrez et al., 2024**).

Conclusiones y recomendaciones

Este estudio demuestra la importancia de mantener recursos florales, especialmente arvenses florales y jardines caseros, pero también plantas ornamentales y otros cultivos asociados al café en todos los hábitats durante los periodos de no floración. Las diferentes especies de abejas responden de manera distinta a los recursos florales y a las condiciones del hábitat, desplazándose entre estos según sus requerimientos. Ello evidencia la necesidad de conservar un mosaico de hábitats diverso, incluyendo bosques que persisten como relictos en el paisaje cafetero (como en nuestro estudio), jardines con gran diversidad floral y cafetales con un manejo integrado que reduzca el uso de agroquímicos. En este sentido, se requieren estrategias conjuntas con los caficultores que promuevan paisajes multifuncionales y favorezcan la conservación de la diversidad de abejas y flora en las zonas cafeteras de un país megadiverso como es Colombia.

Información suplementaria

Ver la información suplementaria en <https://raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/4139/5429>

Agradecimientos

Expresamos nuestros más sinceros agradecimientos a la Universidad del Valle por el apoyo logístico y los extendemos a Gerardo Peñaranda, Manuel Antonio Velasco y Miriam Velasco por la gestión de alojamiento y su trabajo de campo y a las comunidades campesinas e indígenas de las zonas rurales de El Rosal, El Pital y El Descanso en los municipios de Caldono y Pescador por su apoyo y participación en este estudio, así como al Herbario de la Universidad del Valle por su colaboración en la identificación de las plantas. Le damos un agradecimiento especial a Antonella Sardi por su ayuda en campo y por la identificación de las abejas, y a Valentina Vargas por la gestión del registro y la entrega de los especímenes al museo de la Universidad del Valle, así como a Wilmar Alexander Torres López por su orientación y sus asesorías en el análisis estadístico y al Dr. Jaime Andrés Carranza Quiceno por su asesoría en el análisis de las redes de interacciones.

Contribución de los autores

Inspiración y diseño del experimento: IA, ALK. Establecimiento del experimento: IA, ALK. Toma de datos: ALK. Análisis estadísticos: ALK. Literatura, interpretación y análisis: IA, ALK, JML. Escritura: IA, ALK, JML.

Conflicto de intereses

Los autores declaramos no tener conflicto de interés.

Referencias

- Almeida-Neto, M., Guimaraes, P., Guimaraes Jr, P. R., Loyola, R. D., Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117(8), 1227-1239.
- Arévalo, L. F., Vasco, G. F., Bohórquez, A. A., Morales, J., Ibarra, T. B. (2021). Coffee crop weeds: refuge and food source for pests' natural enemies. *Revista de Ciencias Agrícolas*, 38(2), 36-49.
- Bascompte, J. & Jordano, P. (2014). *Mutualistic networks*. Princeton.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of statistical software*, 67, 1-48.
- Blüthgen N, Menzel F, Blüthgen N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6, 9. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-6-9>
- Bi, C., Opedal, Ø. H., Yang, T., Gao, E., Zhao, Z. (2024). Experimental species removal reveals species contributions to positive pollinator-mediated reproductive interactions. *Ecology*, 105(12), e4455.

- Bretagnolle, V. & Gaba, S. (2015). Weeds for bees? A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(3), 891-909.
- Carneiro, L. D. S., Frantini-Silva, W., de Aguiar, W. M., Melo, G. A., Ribeiro, M. C., Sofia, S. H., Gaglianone, M. C. (2022). Coffee cover surrounding forest patches negatively affect Euglossini bee communities. *Apidologie*, 53(4), 42.
- Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E.L., Ma, K.H., Colwell, R.K., Ellison, A.M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84, 45-67.
- Cepeda-Valencia, J., Gómez, 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.
- Dormann, C. F., Gruber, B., Fruend, J. (2008). Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News*, 8(2), 8-11.
- Fisher, K., Gonthier, D. J., Ennis, K. K., Perfecto, I. (2017). Floral resource availability from groundcover promotes bee abundance in coffee agroecosystems. *Ecological Applications*, 27(6), 1815-1826.
- Ferrufino-Acosta, L., Benito, L., Bautista, L.F., Díaz, R.F. (2024). Visitantes florales urbanos y su importancia para Ciudad Universitaria-UNAH, Tegucigalpa, Honduras. *Revista del Jardín Botánico Nacional*, 45, 37-47.
- Fox, J. & Weisberg, S. (2019). *An R Companion to Applied Regression*, Third edition. Sage. <https://www.john-fox.ca/Companion/>
- Hartig F. (2022). DHARMa: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level/Mixed) Regression Models. R package version 0.4.6. <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMa>
- Jha, S. & Vandermeer, J. H. (2010). Impacts of coffee agroforestry management on tropical bee communities. *Biological Conservation*, 143(6), 1423-1431.
- Kingazi, N., Temu, R. A., Sirima, A., Jonsson, M. (2024). Tropical agroforestry supports insect pollinators and improves bean yield. *Journal of Applied Ecology*, 61(5), 1067-1080.
- Klein, A. M., Steffan-Dewenter, I., Tschardt, T. (2003). Bee pollination and fruit set of *Coffea arabica* and *C. canephora* (Rubiaceae). *American Journal of Botany*, 90(1), 153-157.
- Kolze, A. L., Philpott, S. M., Rivera-Pedroza, L. F., Armbrecht, I. (2023). Campesino and indigenous women conserve floral species richness for pollinators for esthetic reasons. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 7, 1295292.
- 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*, 99(26), 16812-16816.
- Legendre, P. & Legendre, L. (2012). *Numerical Ecology, third English ed. Developments in environmental modelling*. Elsevier.
- Lenth R. (2024). emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.10.4. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>
- Mace, G. M., Barrett, M., Burgess, N. D., Cornell, S. E., Freeman, R., Grooten, M., Purvis, A. (2018). Aiming higher to bend the curve of biodiversity loss. *Nature Sustainability*, 1(9), 448-451.
- Maldonado-Cepeda, J., Gómez-Llano, J., Benavides-Machado, P., Escobar, L. E., Gil-Palacio, Z. (2023). Weeds and their importance in sustaining the diversity of floral visiting insects in coffee crops. *Cenicafe Journal*, 74(1), e74102. <https://doi.org/10.38141/10778/74102>
- Maldonado-Cepeda, J. D., Gómez, J. H., Benavides, P., Jaramillo, J., Gil, Z. N. (2024). Taxonomic and Functional Diversity of Flower-Visiting Insects in Coffee Crops. *Insects*, 15(3), 143.
- Manson, S., Nekaris, K. A. I., Hedger, K., Balestri, M., Ahmad, N., Adinda, E., Budiadi, B., Imron, M. A., Nijman, V., & Campera, M. (2022). Flower visitation time and number of visitor species are reduced by the use of agrochemicals in coffee home gardens. *Agronomy*, 12(2), 509. <https://doi.org/10.3390/agronomy12020509>
- Manson, S., Nekaris, K. A. I., Nijman, V., Campera, M. (2024). Effect of shade on biodiversity within coffee farms: A meta-analysis. *Science of the Total Environment*, 914, 169882.
- Mazor, T., Doropoulos, C., Schwarzmüller, F., Gladish, D. W., Kumaran, N., Merkel, K., Di Marco, M., & Gagic, V. (2018). Global mismatch of policy and research on drivers of biodiversity loss. *Nature Ecology & Evolution*, 2(7), 1071-1074. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0563-x>
- Meneses, O. E. & Armbrecht, I. (2018). Agricultural intensification index and plant conservation in forests and Colombian coffee plantations under different management strategies. *Caldasia*, 40(1), 161-176.

- Michener, C. D. (2000). *The bees of the world (Vol. 1)*. JHU press.
- Moreaux, C., Meireles, D. A. L., Sonne, J., Badano, E. I., Classen, A., González-Chaves, A., Hipólito, J., Klein, A.-M., Maruyama, P. K., Metzger, J. P., Philpott, S. M., Rahbek, C., Saturni, F. T., Sritongchuay, T., Tschardtke, T., Uno, S., Vergara, C. H., Viana, B. F., Strange, N., & Dalsgaard, B. (2022). The value of biotic pollination and dense forest for fruit set of Arabica coffee: A global assessment. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 323, 107680. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107680>
- Motzke, I. C. (2015). *Local management and landscape context effects on bee pollination, ant seed predation, and yield in Indonesian homegardens* (Doctoral dissertation, Niedersächsische Staats-und Universitätsbibliothek Göttingen).
- Ngo, H. T., Gibbs, J., Griswold, T., Packer, L. (2013). Evaluating bee (Hymenoptera: Apoidea) diversity using Malaise traps in coffee landscapes of Costa Rica. *The Canadian Entomologist*, 145(4), 435-453.
- Nicholls, C. I. & Altieri, M. A. (2013). Plant biodiversity enhances bees and other insect pollinators in agroecosystems. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 33, 257-274.
- Oksanen, J., Simpson, G., Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'Hara, R., Solymos, P., Stevens, M., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., Durand, S., Evangelista, H., ..., Weedon, J. (2024). *vegan: Community Ecology Package. R package version 2.6-6.1*. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Pardee, G. L. & Philpott, S. M. (2014). Native plants are the bee's knees: local and landscape predictors of bee richness and abundance in backyard gardens. *Urban Ecosystems*, 17(3), 641-659.
- Parra, M. G. N. (1990). Abejas de Colombia. III. Clave para géneros y subgéneros de Meliponinae (Hymenoptera: Apidae). *Acta Biológica Colombiana*, 2(6), 115-128.
- Perfecto, I., Vandermeer, J., Wright, A. (2019). *Nature's matrix: linking agriculture, biodiversity conservation and food sovereignty*. Routledge.
- Philpott, S. M., Uno, S., Maldonado, J. (2006). The importance of ants and high-shade management to coffee pollination and fruit weight in Chiapas, Mexico. *Arthropod Diversity and Conservation*, 15, 473-487.
- Philpott, S. M., Lucatero, A., Andrade, S., Hernández, C., Bichier, P. (2023). Promoting beneficial arthropods in urban agroecosystems: Focus on flowers, maybe not native plants. *Insects*, 14(7), 576.
- 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 & Evolution*, 25(6), 345-353.
- Prado, S. G., Collazo, J. A., Stevenson, P. C., Irwin, R. E. (2019). A comparison of coffee floral traits under two different agricultural practices. *Scientific Reports*, 9(1), 7331.
- Prendergast, K.S. & Ollerton, J. (2022). Spatial and temporal scale of analysis alter conclusions about the effects of urbanisation on plant–pollinator networks. *Arthropod-Plant Interactions*, 16, 553-565. <https://doi.org/10.1007/s11829-022-09925-w>
- Ricketts, T. H. (2004). Tropical forest fragments enhance pollinator activity in nearby coffee crops. *Conservation Biology*, 18(5), 1262-1271.
- R Core Team (2024). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Roubik, D. W. (1992). *Ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge University Press.
- Roubik, D. W. & Hanson, P. E. (2004). *Orchid bees of tropical America: biology and field guide*. Instituto Nacional de Biodiversidad. InBIO Press.
- Salazar-Gutiérrez, L. F., Arango-Ramírez, J. G., Morales-Londoño, C. S., Rendón, J. R. (2024). Coberturas vivas en el cultivo del café. Una estrategia indispensable de la caficultura regenerativa. *Avances Técnicos Cenicafé*, 568, 1-8. <https://doi.org/10.38141/10779/0568>
- Silveira, F. A., Melo, G. A., Almeida, E. A. (2002). *Abelhas brasileiras: sistemática e identificação*. Guilherme Carnevale Carmona.
- Steffan-Dewenter, I., Potts, S.G., Packer, L. (2005) Pollinator diversity and crop pollination services are at risk. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 651-652.
- Tschardtke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T. O., Dormann, C. F., Ewers, R. M., Fründ, J., Holt, R. D., Holzschuh, A., Klein, A.-M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D. A., Laurance, W. F., . . . Westphal, C. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87(3), 661- 685. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x>

-
- Viana, B. F., Boscolo, D., Mariano Neto, E., Lopes, L. E., Lopes, A. V., Ferreira, P. A., Pigozzo, C. M., & Primo, L. M.** (2012). How well do we understand landscape effects on pollinators and pollination services? *Journal of Pollination Ecology*, 7, 31-41. [https://doi.org/10.26786/1920-7603\(2012\)2](https://doi.org/10.26786/1920-7603(2012)2)
- Vibrans, H. & Hanan Alipi, A. M.** (2008). Notas sobre neófitas 4. *Polygonum nepalense* (Polygonaceae), una planta invasora nueva para México. *Acta Botánica Mexicana*, 82, 1-6.
- Wynter, V., Milner-Gulland, E. J., Poore, J.** (2025). A global comparison of the biodiversity impacts of coffee agricultural systems—From monoculture to diverse agroforestry. *Agricultural Systems*, 229, 104449.