

Diversidad taxonómica y funcional de la superfamilia Apoidea en un segmento del flanco
occidental de la Cordillera Oriental

Mahyrath Alejandra Bautista-Pabón

Trabajo de Grado para Optar al Título de Bióloga

Director

Daniel Rafael Miranda-Esquivel

Doctor en ciencias naturales

Universidad Industrial de Santander

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Bucaramanga

2023

Dedicatoria

A Santiago, Cleopatra y Luperca por ser apoyo constante y prestarme su fe en mi cuando la mía se había desgastado.

A mi familia por su inagotable apoyo y confianza, por siempre ser refugio.

A todas y cada una de las mujeres que se atreven a cuestionar cuál es su lugar en el mundo y que tan lejos pueden llegar. A ellas, por ser modelo e inspiración constante para elegir un espacio en la ciencia todos los días.

Agradecimientos

A todos los miembros del Laboratorio de Entomología y del Laboratorio de Sistemática y Biogeografía de la Universidad industrial de Santander, por todos sus comentarios y valiosos aportes. A la escuela de Biología UIS por la oportunidad de formación constante, y a todos los que hicieron posible la realización de los proyectos “Investigación de la Biodiversidad y los servicios ecosistémicos para la gestión y el fortalecimiento de las capacidades descubriendo los ecosistemas estratégicos para el fortalecimiento de la gobernanza en el departamento de Santander” y Programa Bio-Reto XXI 15:50. Proyecto 1: “Inventario de la diversidad biológica en una región del sur de Bolívar - Colombia”, financiado mediante el contrato de financiamiento de recuperación contingente no. FP44842-212-2018 celebrado entre la fiduciaria La Previsora S.A Fiduprevisora S.A actuando como vocera y administradora del fondo nacional de financiamiento para la ciencia, la tecnología y la innovación, fondo Francisco José de Caldas, la Universidad Industrial de Santander, la Institución de educación superior ANCLA (IES ANCLA) y el departamento administrativo de ciencia, tecnología e innovación, Colciencias. MAB-P agradece a Santiago y Cleopatra Ptolomea por su continuo apoyo en el desarrollo de este trabajo.

Tabla de contenido

Introducción.....	11
1. Objetivos.....	15
1.1 Objetivo General	15
1.2 Objetivos Específicos	15
2. Materiales y métodos.....	16
2.1 Área de estudio.....	16
2.2 Especímenes evaluados	18
2.3 Diversidad taxonómica.....	18
2.4 Diversidad funcional	19
2.5 Comparación entre la diversidad taxonómica y funcional	21
3. Resultados.....	23
3.1 Apoidea de la cordillera oriental.....	23
3.2 Diversidad taxonómica.....	24
3.3 Diversidad funcional	27
3.4 Comparación entre la diversidad taxonómica y funcional	29
4. Discusión	31
4.1 Apoidea de la cordillera oriental.....	31
4.2 Rasgos funcionales.....	34
4.3 Diversidad taxonómica y funcional.....	37
5. Conclusiones.....	41

6. Recomendaciones.....	42
Referencias Bibliográficas.....	43
Apéndices	52

Lista de tablas

Tabla 1. A) Características de las Zonas Altitudinales de la Región Cordillerana definidas por Cuatrecasas, (1958) y modificada por Rangel-Churio et al. (1997). B) Clasificación de la vegetación de acuerdo con el estrato o hábito usando el sistema Clements.....	16
Tabla 2. Rasgos funcionales de Apoidea y su relación con el paisaje.....	20

Lista de figuras

Fig. 1. Diagrama de Venn a escala mostrando la riqueza observada en las zonas altitudinales.....	24
Fig. 2. Curva de acumulación de especies de acuerdo con la completitud del muestreo (CM)	25
Fig. 3. Curvas de rarefacción para la diversidad en cada zona altitudinal	26
Fig. 4. Diversidad funcional para las coberturas vegetales dada la zona altitudinal en función del orden q	28
Fig. 5. Perfiles de diversidad para las zonas altitudinales y sus coberturas vegetales en función del umbral de disimilitud entre pares de especies τ	30

Lista de Apéndices

Apéndice A. Índices de diversidad taxonómica calculados al 95% de la CM teniendo en cuenta los valores generales para las zonas altitudinales y las coberturas vegetales dada la zona.	52
Apéndice B. Índices de diversidad funcional calculados a partir de la matriz de disimilitud funcional entre pares de especies para los ensamblajes de las zonas altitudinales y por coberturas vegetales.	53
Apéndice C. Distribución de las categorías de los rasgos funcionales (A) Tamaño, B) Sociabilidad, C) Nidificación, D) Especialización) para cada ensamblaje teniendo en cuenta el número total de morfoespecies agrupadas en cada categoría dada la ZA y sus CV.....	54
Apéndice D. Dendrograma de disimilitud funcional entre morfoespecies	55
Apéndice E. Material bibliográfico usado para la identificación de especímenes	56
Apéndice F. Material bibliográfico usado para la asignación de rasgos funcionales.	59
Apéndice G. Especímenes de Apoidea y rasgos funcionales asociados reportando abundancia (número de individuos por morfoespecie)	61
Apéndice H. Listado de EF y sus categorías funcionales asociadas, distribución por ZA y CV, y morfoespecies que agrupan	64

Resumen

Título: Diversidad taxonómica y funcional de la superfamilia Apoidea en un segmento del flanco occidental de la Cordillera Oriental *

Autor: Mahyrath Alejandra Bautista-Pabón **

Palabras Clave: Apoidea, Ecología del paisaje, Entidades funcionales, Neotrópico, Cordillera oriental colombiana, Cobertura vegetal.

Descripción: Históricamente, los estudios en biodiversidad se fundamentan en la cuantificación de especímenes usando una base taxonómica (Meiners et al., 2019). Trabajos relacionados han buscado determinar qué aspectos influyen en los procesos ecológicos. Autores como Chao et al. (2019), proponen estudiar la diversidad mediante la disimilitud generada por atributos funcionales entre pares de especies. Considerando la posible relación atributos-ambiente, nuestro objetivo es explorar y comparar las implicaciones de la diversidad (taxonómica y funcional) en la ecología del paisaje, en las coberturas vegetales y zonas altitudinales de la Región Cordillerana colombiana. Siendo los rasgos funcionales de Apoidea claves en procesos como la polinización, se asignaron 68 morfoespecies del grupo en 27 entidades funcionales, estimando índices de diversidad para ensamblajes en tres CV y ZA. La diversidad de los ensamblajes aumentó con la altura de la CV predominante, independiente de las ZA, respondiendo estas últimas al patrón esperado para el Neotrópico. En consecuencia, son la nidificación y especialización los rasgos más sensibles a la variación en las CV para los Apoidea de la región. Finalmente, la DF brindó una aproximación informativa y simplificada, donde las características de las EF definidas pueden fácilmente relacionarse con procesos ecológicos como el uso del material vegetal.

* Trabajo de Grado

** Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Director: Daniel Rafael Miranda-Esquivel.

Abstract

Title: Taxonomic and functional diversity of Apoidea at a segment of the western flank from the Cordillera Oriental*

Author(s): Mahyrath Alejandra Bautista-Pabón **

Key Words: Apoidea, Landscape ecology, Functional entities, Neotropic biogeographical region, Colombian Eastern Cordillera, Plant cover.

Description: Historically, biodiversity studies have been based on quantification of specimens under a taxonomic framework (Meiners et al., 2019). Related research has strived to determine which aspects are influential on ecological processes. Researchers such as Chao et al. (2019) have proposed to study diversity assessing the dissimilarity caused by functional attributes between species-pairwise. Taking into account the attributes-environment potential relationship, our aim is to explore and compare the implications of diversity (Taxonomic and Functional) on landscape ecology studies, in Vegetation Covers and Altitude Zones at the Colombian Region Cordillerana. Due to the role of Apoidea and its functional traits in processes such as pollination, 68 group-morphospecies were assigned to 27 identified Functional Entities, therefore, estimating diversity indices for assemblages in three CV and ZA. As a result, we found that the diversity of the assemblages increased with the height of the predominant CV, independently of the ZA evaluated. On the contrary, the ZAs seemed to respond accordingly as expected for the Neotropical biogeographic zone. In consequence, Nesting and Specialization functional traits are highly sensitive to the changes on CV for the regional Apoidea. Finally, the DF has provided an informative and simplified approach, due to how easily their characteristics are associated with ecological processes, such as plant-material usage.

*Bachelor thesis

**Faculty of Sciences. School of Biology. Advisor: Daniel Rafael Miranda-Esquivel.

Introducción

El impacto a la biodiversidad producto de la actividad humana constituye uno de los principales factores que afectan la integridad de los ecosistemas y las especies que habitan en ellos (Tilman et al., 2017). Los cambios en el uso de la tierra, la fragmentación del hábitat y la introducción de especies amenazan con extinguir a más de 21.000 especies de plantas y animales (IUCN, 2022; Wilson, 1989). En las últimas décadas, varios estudios indican que las áreas con mayor biodiversidad como los Andes tropicales (Herzog et al., 2011) se enfrentan a mayores tasas de extinción en comparación con áreas menos diversas (Visconti et al., 2016), comprometiendo la complejidad ecológica que caracteriza a las áreas altamente biodiversas (Herzog et al., 2011).

En Colombia, la Región Cordillerana (Rangel-Churio et al., 1997) no es ajena a las amenazas a la biodiversidad (Alarcón y Pabón, 2013; Donegan et al., 2005). Este extenso territorio de más de 282.540 Km² de superficie (IGAC, 2011) conforma una de las regiones socioeconómicas más dinámica y diversa del país (Falconí y Vallejo, 2012). Una de las áreas con mayor variedad de ambientes en esta región es el denominado segmento noroccidental (Gobernación de Santander, 2014; Sanchez y Nuñez, 2000), debido a que este se caracteriza por ser el más escarpado (Florez, 2003), es posible encontrar bosques montanos, valles interandinos y sistemas de páramo, uno de los ambientes más amenazados por las presiones antropogénicas (Andrade, 2011). En departamentos como Santander, donde la cordillera constituye hasta el 21% del territorio (Gobernación de Santander, 2014), esta sustenta actividades extractivas asociadas a

la agricultura y la minería (Díaz-Pulido et al., 2009), las cuales homogenizan el paisaje y desplazan la vida silvestre (Valencia et al., 2012).

Sin embargo, los ambientes asociados a esta región se encuentran pobremente estudiados, particularmente, aspectos como sus dinámicas internas y procesos ecológicos (Herzog et al., 2011). Por lo tanto, es importante no solo realizar más estudios que caractericen la biodiversidad presente, sino también, adoptar nuevas metodologías que posibiliten el entendimiento de tan complejos sistemas. Además, estos aportes podrían ayudar al desarrollo de estrategias de conservación que permitan afrontar oportunamente los retos a los que se enfrenta la biodiversidad, los cuales comprometen la continuidad de los ambientes y sus pobladores (Loreau et al., 2021).

Históricamente, los estudios en biodiversidad se han basado en la cuantificación de especímenes identificados mediante una base taxonómica (Meiners et al., 2019; Poveda-Coronel et al., 2018). Sin embargo, esta aproximación suele verse limitada en cuanto al funcionamiento de los ecosistemas y el papel de los taxa dentro de los mismos (Hung et al., 2019). Diferentes autores han profundizado sobre la estimación de la diversidad con el objetivo de determinar los aspectos que influyen en los procesos ecológicos (Kondratyeva et al., 2019), especialmente, la relación entre la riqueza de especies y los atributos presentes en los individuos de dichas especies (Petchey et al., 2009).

Conceptos como el de diversidad funcional (DF), el cual se define como un componente de la biodiversidad que considera lo que hacen los organismos por encima de su identidad taxonómica (Petchey y Gaston, 2006), y a su vez considera el rango y peso de las

especies y características orgánicas que influyen en el funcionamiento de un ecosistema particular (Tilman, 2001), proponen un acercamiento más extenso e informativo en comparación con estudios netamente taxonómicos (Freitas y Mantovani, 2017; Petchey y Gaston, 2002). Debido a qué, la diversidad funcional es considerada el componente con mayor influencia en la dinámica, estabilidad, productividad, y otras dinámicas ecológicas cruciales (Tilman, 2001), autores como Chao et al. (2019), han planteado estudios de DF desde una aproximación que considere la complejidad de dichas funciones y su apropiada estimación. Por lo tanto, se ha planteado estimar la DF mediante la disimilitud dada por la variación en los atributos funcionales entre pares de especies en lugar de considerar solamente las características que comparten entre sí Chao et al. (2019).

Especies estrechamente ligadas a funciones como la polinización y la transformación de la materia orgánica proveen una excelente herramienta para estudios de DF (Martins et al., 2015; Wong et al., 2019; Wu et al., 2018). Un grupo como Apoidea, clave en la reproducción de gran variedad de plantas (Nates-Parra y González, 2000), proporciona un modelo útil en la evaluación de la DF y su relación con los elementos vegetales del paisaje. Además, la mayoría de trabajos realizados sobre las más de 600 especies de Apoidea reportadas para Colombia suelen limitarse a listados e inventarios taxonómicos (Poveda-Coronel et al., 2018), excluyendo aportes relevantes sobre los ensamblajes desde una perspectiva funcional (Petchey et al., 2009).

En trabajos como el desarrollado por Montoya-Pfeiffer et al. (2019), dónde se evaluaron las interacciones funcionales entre abejas y plantas en un área agrícola en el sureste de Brasil, se encontró que rasgos como el tamaño corporal y la nidificación están estrechamente relacionados con la vegetación, dónde a mayor complejidad vegetal, mayor presencia de abejas

grandes que nidifican en la superficie. Funciones como el transporte de polen, poco afectado incluso en ambientes degradados, tuvo un menor aporte de especies oligolécticas coincidiendo con un cambio negativo en la diversidad de los recursos florales, principalmente en las especies leñosas.

Por lo tanto, el objetivo de este trabajo es explorar el concepto de diversidad funcional y su implicación en la ecología del paisaje a partir de estudios para la diversidad. Asimismo, se busca comparar la diversidad taxonómica y funcional de la superfamilia Apoidea, entre coberturas vegetales a distintas zonas altitudinales en un segmento del flanco occidental de la Cordillera Oriental. Finalmente, se espera que los aportes de este trabajo permitan reivindicar el potencial que proveen los inventarios para la biodiversidad, como los proyectos Santander Bio (Torres y del Pilar, 2019) y Bio Reto XXI 15:50 (“Bio Reto XXI 15:50”, 2018), además, de la importancia de continuar con estos esfuerzos los cuales fueron fundamentales para el desarrollo de esta propuesta.

1. Objetivos

1.1 Objetivo General

Comparar la diversidad taxonómica y funcional de la superfamilia Apoidea entre coberturas vegetales a distintas zonas altitudinales en un segmento del flanco occidental de la cordillera oriental.

1.2 Objetivos Específicos

Estimar la riqueza y equitatividad de la superfamilia Apoidea en un segmento del flanco occidental de la cordillera oriental.

Cuantificar la diversidad funcional de Apoidea en las coberturas vegetales identificadas para cada zona altitudinal.

2. Materiales y métodos

2.1 Área de estudio

Las localidades muestreadas por los proyectos Santander Bio y Bio Reto XXI 15:50 se ubicaron a lo largo del segmento noroccidental de la Cordillera Oriental entre los departamentos de Bolívar y Santander (entre 72, 28° W y 74,3 1° W, entre 5, 42° N y 8,08° N). La fase de campo se llevó a cabo entre febrero de 2018 y julio de 2019 con aproximadamente dos salidas de campo por localidad. Se realizaron transectos y recorridos libres en diferentes parches de vegetación usando métodos de colecta como trampas Malaise, van Somer-Rydon, Pitfall y colecta manual con red entomológica.

Las localidades muestreadas se clasificaron por zonas altitudinales (ZA) considerando lo propuesto por Rangel-Churio et al. (1997) para la Región Cordillerana (Tabla 1A). Adicionalmente, se categorizaron las coberturas vegetales (CV) de cada ZA de acuerdo con el estrato vegetal mayoritario en cada parche de vegetación (Clements, 1920) según lo consignado en las bitácoras de campo (Tabla 1B).

Tabla 1. A) Características de las Zonas Altitudinales de la Región Cordillerana definidas por Cuatrecasas, (1958) y modificada por Rangel-Churio et al. (1997). B) Clasificación de la vegetación de acuerdo con el estrato o hábito usando el sistema Clements

1A. Zonas altitudinales y localidades muestreadas			
Zonas altitudinales	Rango (msnm)	Descripción	Localidades
Tropical	100-1000 ±100	Zona de pie cordillerano, dependiendo del gradiente de humedad pueden encontrarse	Cantagallo/ Santo Domingo

		desde ambientes desérticos hasta selvas pluviales.	(7°3'13.82"N, 74°13'22.62W) Cimitarra/ Bocas del Carare (6°42'14.1"N, 74°9'19.9"W) Cimitarra/ El tigre (6°26'3.1"N, 74°5'56.8"W)
Sub Andina	1000-2400 ±100	Zona de ladera montañosa que presenta una gran diversidad de vegetación dónde la humedad modela la distribución de los ambientes encontrados, estos pueden ser bosques de diferentes alturas, matorrales y selvas etc.	Carmen de Chucurí/ La bodega (6°41'4.7"N, 73°26'10.1"W)
Andina	2400-3300 ±300	Faja continua de vegetación mezclando bosques, herbazales y comunidades pantanosas. Vegetación dominada por árboles de gran tamaño como pinos romerones, robledales y encenillos que se ubican en límite inferior altitudinal colindando con los ambientes sub andinos, mientras que bosques achaparrados y matorrales altoandinos inician la transición hacia la zona paramuna.	Santa Bárbara/Esparta (7°1'56.4"N, 72°53'35.1"W)
Paramuna	3300-4700 ±100	Zona de vegetación límite con la zona de nieves perpetuas, con un clima extremo y cambiante pueden ser húmedos, semisecos o secos y muy fríos. Se caracteriza por presentar diferentes tipos de vegetación principalmente coberturas herbáceas como pajonales y chuscales, además de bosques achaparrados y matorrales y frailejonales. Esta zona se subdivide a su vez en tres ambientes Subpáramo (3200-3600), Páramo (3600-4100) y Super páramo (4100-4700).	Santa Bárbara/Volcanes* (7°4'51.8"N, 72°50'45.7"W)

1B. Coberturas vegetales

Cobertura vegetal	Hábito dominante en**	Altura (m)	Descripción
Herbácea	Pajonales, prados, herbazal, juncales, pastizales	0.5-1	Plantas de poca altura, poco o nada suberizadas, y con no más de una rama aérea.

Arbustiva	Chuscales, matorrales	1-3	Plantas leñosas generalmente con más de un tallo, sin tronco principal dominante, ramas saliendo de la base, presentan crecimiento secundario.
Boscosa	Selvas pluviales, bosques achaparrados, bosques ralos, bosques altos, robledales,	>2	Plantas con tronco definido de gran altura y ramas con crecimiento secundario.

*No se encontraron especímenes asociados a este ambiente, pero se especifica como parte del sistema usado.

**Tipo de vegetación asociada a las ZA definidas por Rangel-Churio et al. (1997)

2.2 Especímenes evaluados

Todas las muestras de Apoidea fueron preservadas en Etanol al 75% y hacen parte de la colección entomológica del Museo de Historia Natural UIS. La identificación de los especímenes se realizó a partir de claves taxonómicas y literatura especializada (Apéndice E), y mediante la comparación con otros especímenes pertenecientes a la colección. Todo el material fue llevado al nivel taxonómico más bajo posible (morfoespecie).

2.3 Diversidad taxonómica

Se evaluó la completitud del muestreo (CM) mediante curvas de acumulación de especies con el fin de determinar la representatividad del mismo en cada ZA. Para ilustrar la distribución de las morfoespecies, se dibujó un diagrama de Venn a escala entre CV dada las ZA usando la función *euler* del paquete *eulerr* v. 6.1.0 (Larsson, 2020). Se evaluaron posibles

diferencias en la incidencia de morfoespecies entre ZA a partir de una prueba Kruskal-Wallis debido a la naturaleza no paramétrica de los datos. La estimación de la DT se realizó mediante curvas de rarefacción con base en las abundancias observadas y el cálculo de los números de Hill para cada CV en función del orden q ($0 \leq q \leq 2$), donde $q = 0$ representa la riqueza funcional, $q = 1.0$ la diversidad exponencial de Shannon, y $q = 2.0$ el inverso de Simpson (Chao et al., 2014). Todos estos cálculos se realizaron con la función *iNEXT* del paquete *iNEXT* v. 2.0.20 (Hsieh et al., 2016b) y la visualización gráfica con la función *ggiNEXT*.

2.4 Diversidad funcional

Rasgos funcionales. Se eligieron cuatro rasgos (tamaño, sociabilidad, nidificación, especialización) para la evaluación de la diversidad funcional (DF) considerando la interacción de estos con las características del paisaje evaluadas (gradiente altitudinal y vegetación presente). La asignación de las morfoespecies dentro de cada categoría para un determinado rasgo se realizó en su totalidad mediante revisiones literarias (Tabla 2). Finalmente, se cuantificó el número de morfoespecies agrupadas en cada categoría teniendo en cuenta un determinado rasgo evaluado. Posteriormente, se graficó dicho conteo distinguiendo entre las ZA y sus respectivas CV usando diagramas de barras apiladas dibujados con los paquetes *ggplot2* v. 3.3.2 (Wickham, 2016) y *MetBrewer* v. 0.2.0 (Mills, 2022) (Apéndice C).

Tabla 2. Rasgos funcionales de Apoidea y su relación con el paisaje

Rasgo	Definición	Tipo	Categorías	Parámetros	Relación funcional	Bibliografía usada para asignaciones*
Tamaño	La distancia lineal más corta medida entre las tégulas de un ala a través del tórax dorsal. (Can, 1987)	Ordinal	Pequeño	<10 mm	Relacionado con la distancia de vuelo de una especie para recolectar polen y néctar que es mediada a su vez por el ambiente en que se encuentra (Zurbuchen et al., 2010)	1,3,4 6,7,8
			Mediano	10-15 mm		
			Grande	>15 mm		
				*Medidas definidas y asignadas a partir de la bibliografía		
Socialidad	Grado de interacción cooperativa entre individuos de una misma especie (Michener, 2007)	Categórico	Solitaria	Recolección de recursos y nidificación realizado por hembras solitarias	La duración de la actividad estacional puede estar afectada por el tipo de socialidad	1,2,3 4,6,10
			Comunal	El recurso del nido es compartido pero no hay cooperación en cuidados	interviniendo en procesos de polinización de forma diferencial. (i.e. en abejas solitarias es menor que en eusociales)	
			Eusocial	División de tareas, hembras reproductoras y hembras colectoras de recursos, cooperación para cuidado de crías	(Hudson, Dubson, & Lafferty, 2006)	
Nidificación	Construcción del nido considerando características como espacio y materiales usados (Hanson et al., 2021)	Categórico	Cavidades	No hay preferencia por el tipo de nido, cualquier cavidad y una mezcla de materiales es usada	Relacionado con los requisitos del hábitat que alteran la diversidad y abundancia de abejas en un ambiente dado (i.e. suelo desnudo, compactado, cavidades preexistentes)	1,2,3 4,5,7 9,10,11
			Expuesto	Estructura construida enteramente con material producido por abejas	(Kratschmer et al., 2019)	
			Vegetal	Uso de ramas huecas, troncos en descomposición, hojas, flores que son procesados por mandíbulas especializadas		
			Suelo	Excavados en el suelo		
			Parasitado	Hembras ponen huevos en nidos de hospederos específicos		
Especialización de recursos	Nivel de preferencia por las fuentes de polen a visitar, depende del número de taxones de	Ordinal	Poliléctico	El polen se recolecta en diferentes taxones de plantas (Generalistas)	Uso de recursos alimentarios relacionado con la variedad de plantas en un área y las adaptaciones que presenten las	1,2,3 6,7,8 9,10,11
			Oligoléctico	El polen se recolecta de pocos taxones de plantas estrechamente		

Entidades funcionales (EF). Se definieron con base en la aproximación valor-rasgo propuesta por Mouillot et al. (2014) utilizando la función *sp.to.fe* del paquete *mFD* v. 1.0.1. (Magneville et al., 2021). Además, se calcularon índices de DF basados en EF siendo estos: riqueza (R_{EF}), sobre redundancia funcional (RF), y vulnerabilidad funcional (VF) (Magneville et al., 2022; Mouillot et al., 2014). Estos cálculos se realizaron solamente para las ZA usando la función *alpha.fd.fe* del paquete mencionado previamente.

Diversidad funcional (DF). Se cuantificó siguiendo la aproximación por atributos y medidas de disimilitud propuesta por Chao et al. (2019). La disimilitud se estimó considerando los valores tomados por el parámetro Nivel Umbral (τ) y posteriormente expresada en función del orden de diversidad q (Hsieh et al., 2016b). Asimismo, se partió desde una matriz de disimilitud de Gower para calcular las distancias entre pares de especies a través de la función *funct.dis* del paquete *mFD* v. 1.0.1 (Magneville et al., 2021). Se dibujó un dendrograma para la visualización de dichas distancias usando el método de agrupamiento Ward con la función *hclust* del paquete *stats* v. 3.6.3 (R Core Team, 2020). Se calculó el perfil q para $0 \leq q \leq 2$ y la disimilitud promedio o $\tau/2$ para cada CV, con la función *funD* (Chao et al., 2019). Todos estos perfiles se graficaron usando la interfaz dinámica de los paquetes *ggplot2* v. 3.3.2 (Wickham, 2016) y *MetBrewer* v. 0.2.0 (Mills, 2022).

2.5 Comparación entre la diversidad taxonómica y funcional

Esta se realizó contemplando todos los valores posibles de τ ($\tau_{min} \leq \tau \leq \tau_{max}$) para las CV, donde τ_{min} representa la DT, $\tau/2$ la DF basada en atributos y τ_{max} la DF basada en el método rasgo-valor (Garnier et al., 2004). Los cálculos se hicieron para cada valor principal de q (0,1,2) siguiendo los métodos estadísticos descritos en el subcapítulo de DF.

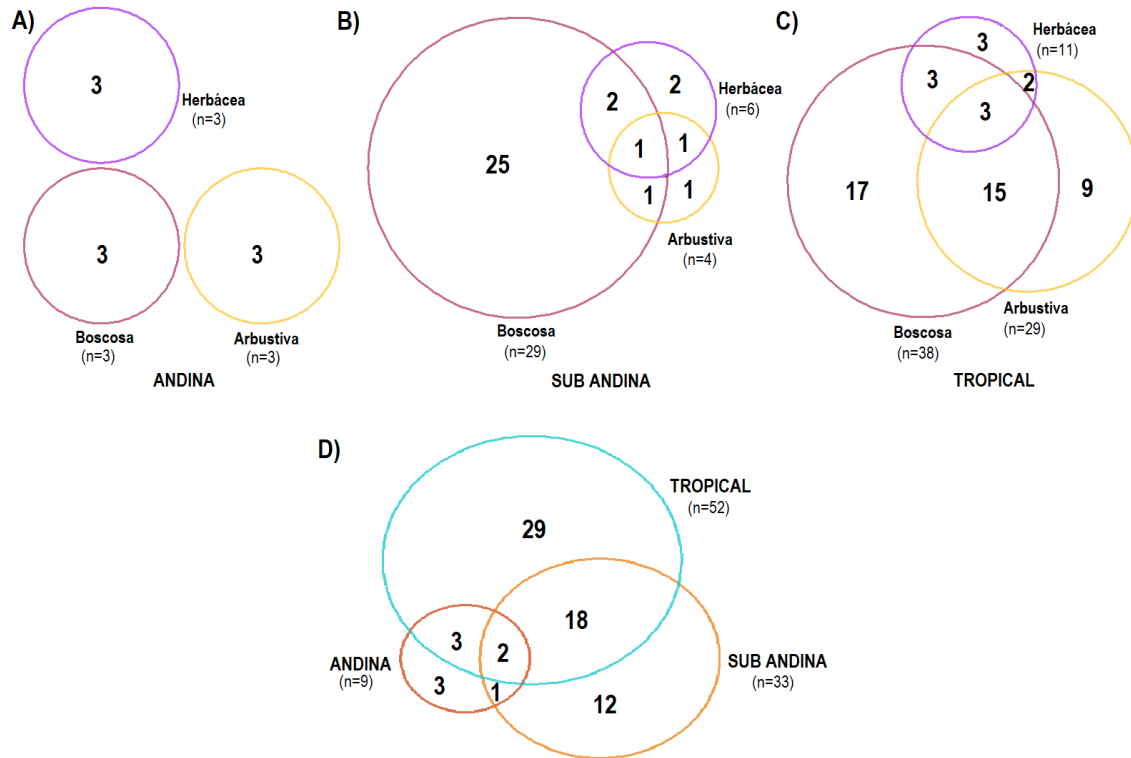
Todos los análisis se realizaron usando el entorno de programación del lenguaje R (R Core Team, 2020), y el código asociado se encuentra disponible en el siguiente enlace <https://github.com/Alexia126/Codigo-TG->

3. Resultados

3.1 Apoidea de la cordillera oriental

En total se identificaron 780 especímenes asignados a 68 morfoespecies, 24 géneros y 5 familias (Apéndice G). La familia Apidae agrupó la mayoría de morfoespecies (53) seguida por Halictidae (10) y Megachilidae (3), mientras que Andrenidae (1) y Sphechidae (1) presentaron el menor número de morfoespecies. La ZA Tropical obtuvo la mayor riqueza observada con 52 morfoespecies seguida por Sub Andina (33) y Andina (9). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en el promedio de incidencias colectadas en cada ZA ($X^2 = 5.2191$, $p = 0.07357$). De las morfoespecies identificadas sólo dos (*Plebeia sp. 2* y *Meliponini sp. 3*) estuvieron presentes en todas las ZA (Fig. 1). Otras morfoespecies como *Trigona fulviventris*, *Scaptotrigona pectoralis* cf y *Oxytrigona sp. 1* se distribuyeron ampliamente en las ZA Sub Andina y Tropical, las cuales tuvieron en común un total de 18 morfoespecies. *Apis mellifera* fue la única morfoespecie presente entre Andina y Sub Andina en contraste con *Eulaema meriana* cf, *Oxytrigona daemonica* cf, y *Temnosoma sp. 2* quienes se encontraron tanto en Andina como en Tropical (Fig. 1D).

Fig. 1. Diagrama de Venn a escala mostrando la riqueza observada en las zonas altitudinales



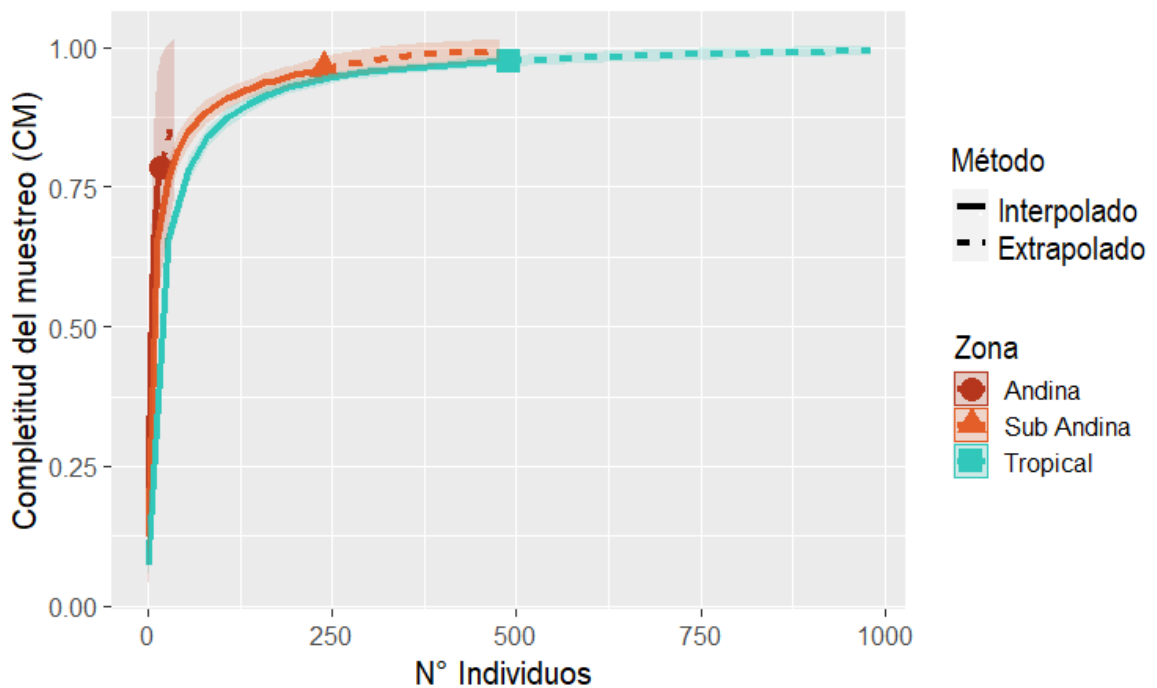
Nota: A) Andina, B) Sub Andina, y C) Tropical de acuerdo con las coberturas vegetales (Magenta = Boscosa, Amarilla = Arbustiva, Púrpura = Herbácea) y D) distribución general para las zonas altitudinales (Rojo = Andina, Naranja= Sub Andina, Azul= Tropical); donde el tamaño del segmento representa el número de morfoespecies del mismo, y n= número total de morfoespecies por conjunto.

3.2 Diversidad taxonómica

La ZA Tropical alcanzó la mayor CM (98%) seguida por la zona Sub Andina (96%) y la zona Andina que solo alcanzó un 78% de CM (Fig. 2 y *Apéndice A*). Las CV presentaron patrones similares de diversidad independiente de la ZA considerada, dónde, a mayor altura del

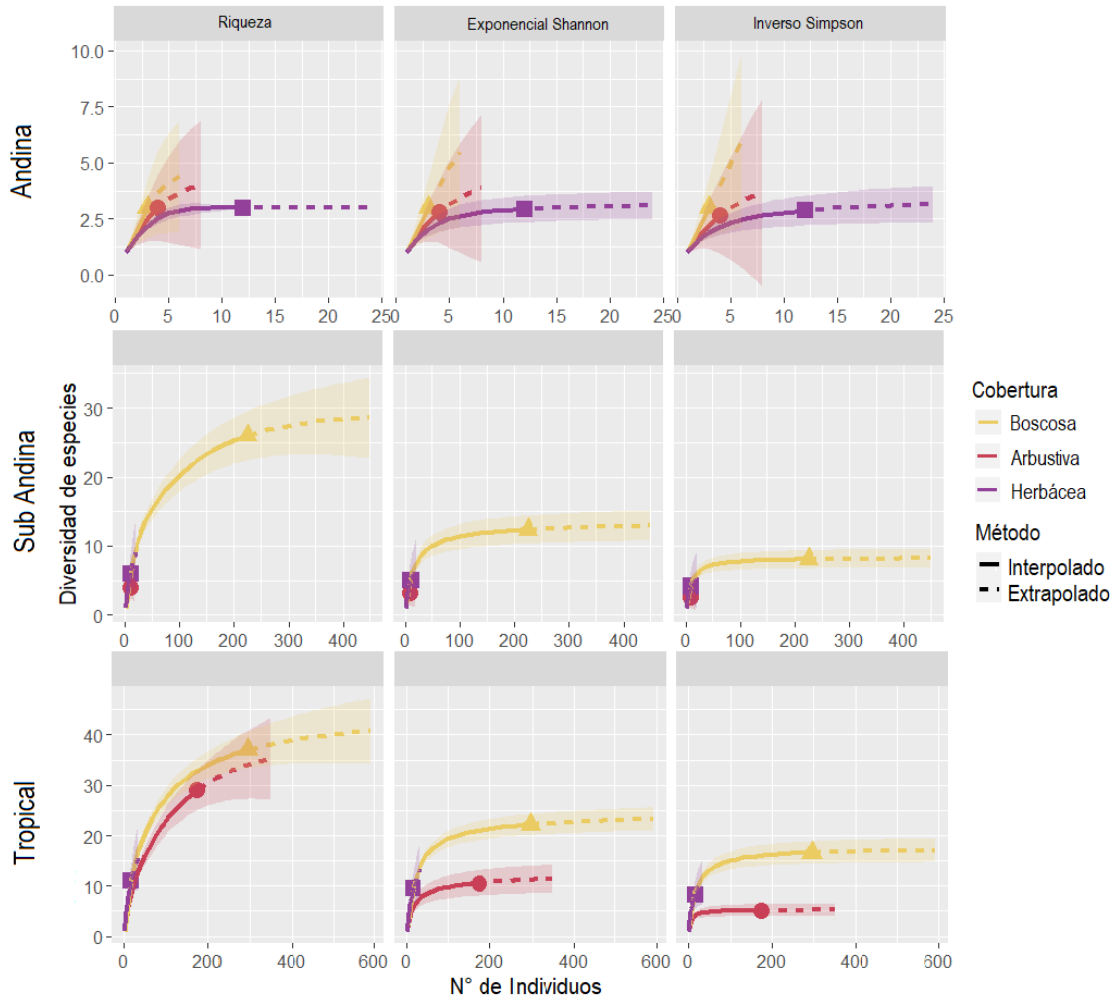
estrato vegetal predominante mayor diversidad en la CV. La riqueza estimada fue concordante con el patrón encontrado para la riqueza observada. boscosa fue la CV más rica en todo el segmento seguida por arbustiva y herbácea, excepto en la zona Sub Andina, ya que, herbácea fue más rica que arbustiva. La diversidad de Shannon y el exponencial del Simpson se comportaron de forma similar a la riqueza, aunque, en Tropical los valores de herbácea fueron mayores que los de arbustiva para ambos índices (Fig. 3).

Fig. 2. Curva de acumulación de especies de acuerdo con la completitud del muestreo (CM)



Nota: Calculado dado el número de individuos colectados para cada zona altitudinal (Rojo = Andina, Naranja = Sub Andina, Azul = Tropical). La línea continua representa la CM alcanzada mediante la diversidad observada (método interpolado) y la línea punteada representa la abundancia esperada (método extrapolado). Las sombras alrededor de las líneas muestran los intervalos de confianza.

Fig. 3. Curvas de rarefacción para la diversidad en cada zona altitudinal



Nota: Calculado dadas las coberturas vegetales (Amarillo = Boscosa, Magenta = Arbustiva, Púrpura = Herbácea) teniendo en cuenta la abundancia (número de individuos). La línea continua representa la diversidad estimada mediante interpolación (diversidad observada) y la línea punteada muestra la extrapolación del cálculo (diversidad esperada), mientras que las bandas muestran los intervalos de confianza para cada valor calculado al 95%.

3.3 Diversidad funcional

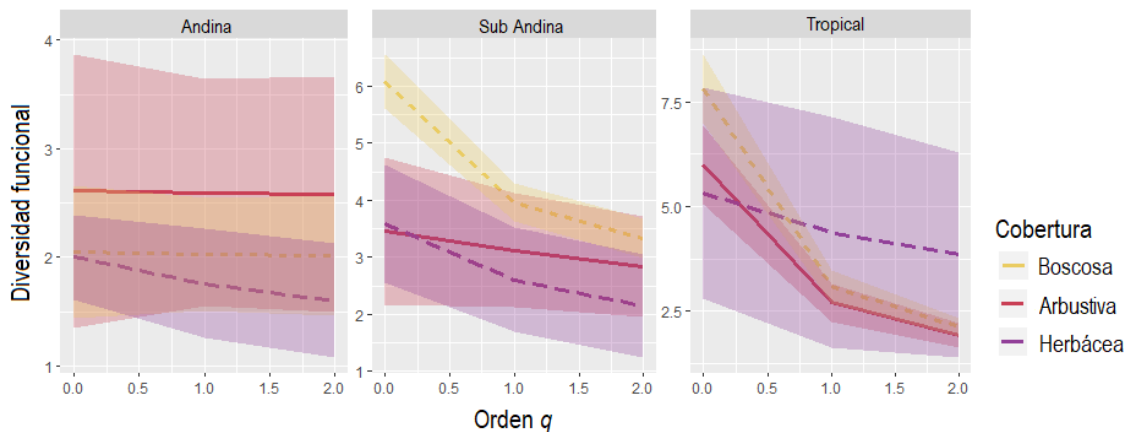
Rasgos funcionales. Las abejas pequeñas (39 spp), eusociales (44 spp), que nidifican en cavidades (23 spp) y poliléticas (58 spp) predominaron a lo largo de todo el ensamblaje, mientras que las abejas grandes (8 spp), comunales (9 spp), con nido expuesto (7 spp) y oligoléticas (8 spp) estuvieron menos representadas (*Apéndice C*). Teniendo en cuenta las ZA, Sub Andina tuvo una mayor presencia de abejas grandes en comparación con las demás zonas, considerando que seis de las ocho morfoespecies en esta categoría se encontraron en esta ZA. Las morfoespecies cleptoparasitas fueron escasas y se restringieron a las ZA Andina y Tropical, con sólo dos morfoespecies presentando tal especialización. Además, en la zona Tropical se encontró el mayor número de abejas oligoléticas, con cuatro de las siete morfoespecies en esta categoría (*Apéndice C*).

Entidades funcionales. Se definieron 27 EF de las cuales sólo dos (EF-1 y EF-2) agruparon el 37% de las morfoespecies. Del mismo modo, se encontró un alto número de EF unitarios (EF-15 al 24) y estos agruparon tan solo el 15% de las morfoespecies (*Apéndice H*). La R_{EF} fue similar a la riqueza taxonómica, siendo mayor en Tropical ($R_{EF} = 22$) seguida por Sub Andina ($R_{EF}=15$) y Andina ($R_{EF}=8$). Asimismo, esto fue congruente con lo encontrado para la RF, dónde a mayor R_{EF} mayor RF (Tropical= 0.407, Sub Andina=0.279, Andina =0.097). Una alta VF prevaleció especialmente en la zona Andina (VF=0.875) seguida por Tropical (VF=0.682), a excepción de la zona Sub Andina quien fue la menos vulnerable (VF=0.467).

Diversidad funcional. La disimilitud promedio entre pares de morfoespecies para el ensamblaje general fue de $\tau/2 = 0.392$, similar a la forma en que las morfoespecies se agruparon en las EF definidas como se evidenció en el dendrograma dibujado (*Apéndice D*). Por su parte, los

valores $\tau/2$ fueron diferentes en cada ZA y a mayor altitud mayor disimilitud del ensamblaje (Andina = 0.5, Sub Andina = 0.321, Tropical = 0.286). De acuerdo con las CV, boscosa presentó altos valores de riqueza funcional, especialmente, en las zonas dónde la CM fue mayor al 90% (Sub Andina y Tropical) siendo sólo superada por arbustiva en la zona Andina (CM= 68%). No obstante, al evaluar los estimadores que consideran la abundancia como unos de sus parámetros clave (q_1 y q_2) arbustiva y herbácea alcanzaron valores más altos en comparación con las demás coberturas, excepto en la zona Sub Andina que conservó el patrón evidenciado en la DT y su relación con la altura del estrato vegetal (Fig. 4 y *Apéndice B*).

Fig. 4. Diversidad funcional para las coberturas vegetales dada la zona altitudinal en función del orden q

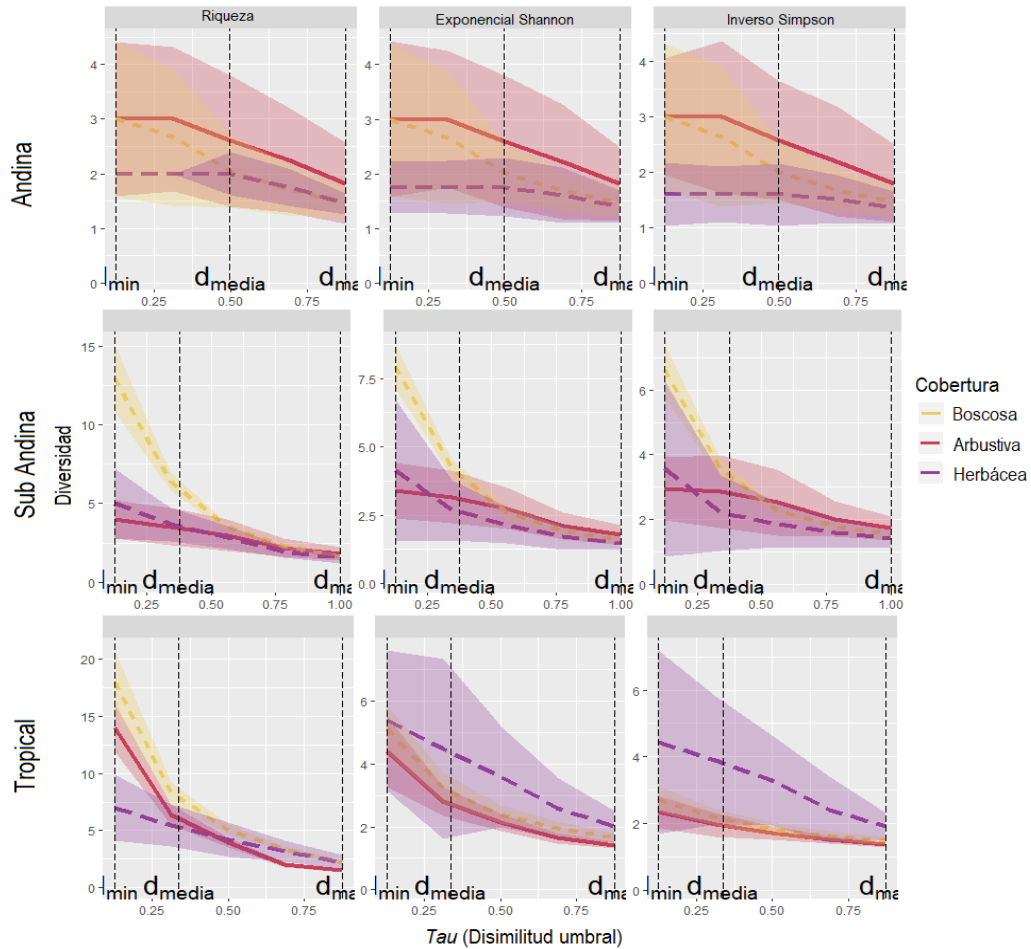


Nota: $q = 0$ representa la riqueza funcional, $q = 1.0$ la diversidad exponencial de Shannon, y $q = 2.0$ el inverso de Simpson. Los valores fueron calculados a partir de la disimilitud funcional promedio para pares de especies pertenecientes al ensamblaje de cada Zona Altitudinal (Andina $\tau = 0.5$, Sub Andina $\tau = 0.321$, Tropical $\tau = 0.286$). El color y el tipo de línea representan las coberturas vegetales (Amarillo = Boscosa, Magenta = Arbustiva, Púrpura = Herbácea). Las bandas de colores representan los intervalos de confianza del cálculo al 95%.

3.4 Comparación entre la diversidad taxonómica y funcional

La DT y DF se comportaron de forma muy similar entre las ZA (Fig. 5). Sin embargo, al considerar cada estimador ($q = 0$, $q = 1$, $q = 2$) se encontraron diferencias a nivel de CV dada la ZA excepto en la zona Andina, cuyo comportamiento fue uniforme independiente del estimador o nivel de disimilitud evaluado. La riqueza para la disimilitud mínima fue congruente con la riqueza taxonómica calculada a partir del método rarefacción e interpolación/extrapolación, donde, boscosa fue más rica que las demás coberturas excepto en Andina. Los estimadores exponencial de Shannon e inverso de Simpson no presentaron variaciones evidentes en cuanto a las coberturas más o menos diversas dada la ZA considerada. Aunque, herbácea fue más diversa que boscosa en la zona Tropical independiente del nivel de disimilitud considerado, mientras que en Sub Andina las CV siguieron el patrón general de la DT (Fig. 3) con boscosa como la CV más diversa (Fig. 5). Finalmente, se encontró que la principal diferencia de la diversidad a diferentes niveles de disimilitud fue la reducción de los valores obtenidos para cada índice, ya que, a mayor disimilitud menores fueron los valores de diversidad alcanzados y menos evidentes las diferencias entre estos (Fig. 5).

Fig. 5. Perfiles de diversidad para las zonas altitudinales y sus coberturas vegetales en función del umbral de disimilitud entre pares de especies τ



Nota: Los perfiles fueron calculados para los estimadores riqueza, diversidad exponencial de Shannon, y el inverso de Simpson. Las tres líneas verticales punteadas cortan los perfiles de acuerdo con la disimilitud mínima $\tau = 0.125$ (diversidad taxonómica), disimilitud media (diversidad funcional) de cada ensamblaje (Andina $\tau = 0.5$, Sub Andina $\tau = 0.321$, Tropical $\tau = 0.286$), y disimilitud máxima $\tau = 0.875$ y $\tau = 1.00$ (aproximación funcional por rasgos). El color y el tipo de línea representan las coberturas (Amarillo = Boscosa, Magenta = Arbustiva, y Púrpura = Herbácea). Las bandas de colores representan los intervalos de confianza del cálculo al 95%.

4. Discusión

4.1 Apoidea de la cordillera oriental

El ensamblaje de Apoidea presentó diferencias en su composición a lo largo de las coberturas vegetales y zonas altitudinales estudiadas (Fig. 1). Al igual que otros trabajos para Colombia (Flórez-Gómez et al., 2020; Poveda-Coronel et al., 2018) el ensamblaje general presentó una riqueza similar, contando con morfoespecies de cinco de las seis familias reportadas para el país (Nates-Parra y González, 2000; Vélez, 2011), y más de 60 morfoespecies asociadas. La composición de morfoespecies también fue semejante a la encontrada por estos estudios (Nates-Parra et al., 2006), dónde las familias Apidae y Halictidae constituyeron la mayor parte del ensamblaje (*Apéndice G*). Estas familias agrupan gran variedad de especies generalistas con diferentes tipos de sociabilidad y estacionalidad, lo que les permite habitar en un amplio rango de distribución en áreas tropicales (Smith-Pardo y González, 2007), como se evidenció en este trabajo. Entre las morfoespecies con mayor rango de distribución se encontraron *Trigona fulviventris*, *Scaptotrigona pectoralis* y *Oxytrigona sp. 1*, todas pertenecientes a la tribu Meliponini. Las abejas que componen a esta tribu se caracterizan por ser bastante activas durante todo el año gracias a diferentes estrategias en el forrajeo (Michener, 2007; Nates-Parra, 2001), como se evidenció en este estudio (*Apéndice G*).

Con respecto a las especies introducidas, se identificaron algunos individuos de *Apis mellifera*, aunque, su abundancia fue muy baja (un espécimen por ZA) y estuvo restringida a sólo dos de las tres ZA evaluadas (Fig. 1). Por lo tanto, se podría considerar que *A. mellifera* no

representa una amenaza inminente de reemplazo para otras abejas nativas con las que podrían competir, como los mejor representados Meliponini. Reportes similares han sido documentados por otros autores (Flórez-Gómez et al., 2020; Smith-Pardo y González, 2007) quienes consideran que esto se debe a la buena adaptación de *A. mellifera* a ambientes urbanos y su dependencia de la acción humana para su movilidad. Es así, como la presencia de esta especie puede considerarse un predictor de actividad humana alrededor de una zona, como se reportó en las bitácoras de campo a través de anotaciones relacionadas (*i.e.* potrero, carretera, finca).

Por su parte, en las CV se encontró que el ensamblaje perteneciente a la cobertura boscosa de la zona Tropical presentó mayor riqueza, mientras que el menos rico fue el asociado a la cobertura herbácea de la zona Andina. Este patrón ha sido documentado en otros trabajos en dónde muchos Apoidea del neotrópico (*i.e.* Meliponini) suelen mostrar preferencia por ambientes entre los 500 y 1500 msnm, a pesar de que algunos se encuentren incluso hasta los 3400 msnm (Nates-Parra, 2001). En zonas altoandinas es considerable la reducción en el número de especies reportadas incluso de otros Apoidea no Meliponini (Nates-Parra et al., 2006), por ejemplo, en este estudio sólo especímenes de dos familias de las cinco que se encontraron en el ensamblaje general se presentaron en esta zona .

Por el contrario, la composición de morfoespecies a nivel de CV tuvo menos elementos en común entre cada subgrupo conformado por la combinación entre ZA y CV (*i.e.* Andina-Boscosa, Tropical-Herbácea etc.), compartiendo un número reducido de morfoespecies entre sí (Fig. 1). Por ejemplo, en la ZA Andina no se compartió ninguna morfoespecie entre CV, y a su vez Tropical tuvo en común sólo tres morfoespecies entre todas sus coberturas, implicando una relación estrecha entre las morfoespecies de abejas y los recursos que proveen cada una de las CV.

En otros estudios para insectos en bosques del Neotrópico (Barberena-Arias y Aide, 2002), se han identificado patrones similares, aunque, estos no han sido concluyentes acerca de la relación entre la complejidad vegetal (alta riqueza estructural y diversidad) y una mayor diversidad de la entomofauna (Smith-Pardo y González, 2007).

Otros aspectos que podrían explicar la relación entre las CV y la composición del ensamblaje de Apoidea se centran en la metodología del muestreo, donde las diferencias en las morfoespecies colectadas en cada cobertura dependen del tipo de muestreo usado y no necesariamente de la influencia de los filtros ecológicos evaluados (Smith-Pardo y González, 2007).

Los horarios de actividad de las especies también podrían explicar las diferencias en la composición entre las coberturas. Especies con hábitos crepusculares como las pertenecientes a las familias Andrenidae y Colletidae, poco representadas en el muestreo, suelen responder mejor al uso de trampas de luz durante su pico de actividad (Smith-Pardo y González, 2007) a diferencia de Meliponini, que pueden encontrarse durante jornadas diarias mucho más largas (Michener, 2007). En zonas de alta montaña, donde las condiciones climáticas cambian constantemente a lo largo del día, se generan limitaciones para el forrajeo de ciertas especies haciendo poco efectivos métodos tradicionales como trampas Malaise, lo cual favorece la colecta manual directamente de los nidos (González y Giraldo, 2009; Sharkey y Fernández, 2006) En consecuencia, las semejanzas en la riqueza observada dada la misma categoría de CV (*i.e.* Arbustiva-Andina, Arbustiva-Sub Andina, Arbustiva-Tropical) podrían estar relacionadas a la respuesta de las morfoespecies a las constricciones del muestreo y no necesariamente a la acción de un filtro ecológico como tal,

concordando a su vez con lo encontrado para Meliponini, quien dominó el muestreo sobre todo en tierras bajas (*Apéndice G*).

4.2 Rasgos funcionales

Las abejas pequeñas, eusociales, que nidifican en cavidades, y poliléticas predominaron a lo largo del ensamblaje independiente de la ZA o la CV evaluada (*Apéndice C*). Estas características describen a muchos de los Meliponini encontrados en el muestreo (Hanson et al., 2021; Nates-Parra, 2001). Por el contrario, abejas grandes, comunales o solitarias, con anidación vegetal, y oligoléticas como las abejas del género *Xylocopa*, fueron las más escasas (*Apéndice G*). A nivel de ZA se encontraron diferencias en la predominancia de algunas categorías de los rasgos evaluados (*Apéndice C*). Por ejemplo, en la ZA Andina no se encontraron abejas que nidifiquen sobre el suelo a pesar de que muchos ambientes típicos de esa zona se caracterizan por ser de tipo herbácea como matorrales y comunidades pantanosas, particularmente en la franja que colinda con la zona de Páramo (Rangel-Churio et al., 1997). Por el contrario, en las ZA Sub Andina y Tropical, las morfoespecies anidaron principalmente en cavidades y haciendo uso de elementos vegetales (*Apéndice C*). En contraposición, los nidos expuestos fueron escasos aunque estos guarden una estrecha relación con las preferencias de las abejas Meliponini (Hanson et al., 2021). Considerando el costo energético que implica cada tipo de nidificación, los nidos Expuestos suponen un gasto mucho mayor que los demás, puesto que, el uso de materiales exclusivamente producidos por la colonia como ceras y otras sustancias es bastante alto, haciendo más eficiente la nidificación a partir de una mezcla de elementos como resinas vegetales si estas se encuentran a disposición (Öckinger et al., 2018) como podrían darse en los bosques de las ZA Sub Andina y Tropical (*Apéndice C*).

Algunos estudios han reportado resultados similares, donde la disponibilidad de recursos de anidación actúa como un limitante para el éxito de varias especies de abejas (Öckinger et al., 2018). En áreas degradadas y sin suficientes sustratos para la nidificación, puede darse competencia por estos recursos (Montoya-Pfeiffer et al., 2019), en particular, si los hábitos de las especies implican un mayor uso de los mismos como en el caso del ensamblaje en Andina (*Apéndice C*). Además, el hecho de que la mayoría de abejas prefieran anidar en cavidades preexistentes o utilizar elementos vegetales, puede implicar mayor disponibilidad energética para otras actividades como el forrajeo, la reproducción, e incluso el mantenimiento de la colonia en especies eusociales (Couvillon y Dornhaus, 2010).

Otros trabajos han encontrado que la eusocialidad puede ser una característica ventajosa para las especies ya que suele estar implicada en la respuesta de la colonia frente a cambios en el microambiente (Chole et al., 2019). Considerando que, la mayoría de Apoidea en el Neotrópico son eusociales (Hanson et al., 2021; Vélez-Ruiz, 2009), es posible argumentar que las complejas interacciones entre las diferentes castas de una colonia responden mejor a las cambiantes condiciones del clima en estos ambientes, afectando negativamente a las abejas solitarias y comunales las cuales son más escasas, como se evidenció en este estudio (*Apéndice C*). Asimismo, el hecho que las abejas sociales regulen todos estos factores les permite adaptar otros rasgos como el tamaño corporal de las crías a las condiciones del paisaje (Chole et al., 2019). Un ejemplo de esto, puede ser la reducción en el tamaño de las abejas en etapas tempranas de la formación de la colonia cuando la disponibilidad de recursos es limitada ya que estas suelen ser más resistentes a la escasez, como sugieren Couvillon y Dornhaus (2010). No obstante, varios estudios han encontrado que la variedad de tamaños a nivel de especie se conserva a lo largo del desarrollo de la colonia lo que resulta en la posibilidad de visitar una gama más amplia de especies

florales dentro del mismo hábitat (Chole et al., 2019; Goulson et al., 2002) sobre todo si estas especies son generalistas como muchos de los Meliponini en este trabajo (*Apéndice C*).

Lo expuesto anteriormente se ve reflejado en lo encontrado para las ZA, donde Sub Andina presentó el mayor número de abejas grandes, con seis de las siete morfoespecies asignadas a esta categoría (*Apéndice H*). Debido a que el tamaño es uno de los rasgos funcionales que se encuentra más relacionado con el gasto energético (Gómez–Ortiz y Moreno, 2017), el tamaño alcanzado por las abejas Sub Andinas podría estar influenciado por la amplia variedad de recursos florísticos disponibles en esta zona (Rangel-Churio et al., 1997). Algunos trabajos que evalúan la relación entre la altitud y el tamaño corporal sugieren que en climas con temperaturas más bajas, especies de mayor tamaño son recurrentes, debido a que estas responden mejor frente a las demandas de termorregulación requeridas para su supervivencia (Bishop et al., 2017; Costa et al., 2017). Otros estudios han encontrado que en las abejas el tamaño no necesariamente es un rasgo que responda claramente a las presiones causadas por el ambiente y la disponibilidad de recursos alimentarios (Montoya-Pfeiffer et al., 2019). Teniendo en cuenta que un mayor tamaño permite distancias de vuelo más largas y sortear mejor posibles obstáculos del paisaje (Goulson et al., 2002), son las estrategias y el grado de especialización en el forrajeo los rasgos que parecen explicar mejor el éxito de ciertas especies de Apoidea dadas las áreas que frecuentan y no la disponibilidad local del alimento (Kremen y M’Gonigle, 2015; Larsen et al., 2005).

En la zona Tropical, por el contrario donde la vegetación suele ser menos diversa (Rangel-Churio et al., 1997), el ensamblaje estuvo constituido por un mayor número de abejas especializadas, particularmente en coberturas de mayor estrato vegetativo (boscosa y arbustiva). Aunque, las morfoespecies poliléticas dominaron de forma contundente todo el muestreo,

reiterando la forma en como estos generalistas acaparan la mayor parte del espacio funcional y desplazan a los especialistas que suelen ser más sensibles frente a cambios en el ambiente (Grundel et al., 2010; Weaver y Mallinger, 2022).

4.3 Diversidad taxonómica y funcional

Tanto las ZA como las CV respondieron de forma diferente a los índices evaluados. Uno de los aspectos que más influyó en los resultados encontrados fue la disparidad en el tamaño de la muestra de cada ensamblaje (Fig. 2). La ZA Tropical fue la más completa (98%) y diversa, particularmente a nivel de la DT (Fig. 3). Entre las CV, boscosa prevaleció como la más completa y diversa (Sub Andina y Tropical), con una CM del 97 y 98% respectivamente (Fig. 3). La completitud del muestreo ha sido un aspecto bastante estudiado a la hora de establecer métodos confiables que permitan una adecuada estimación y comparación de la diversidad (Roswell et al., 2021). Estudios recientes proponen diferentes aproximaciones para reducir posibles sesgos a través de la estandarización del tamaño de la muestra empleando técnicas como la rarefacción y la extrapolación (Chao et al., 2014). A pesar de esto, se pueden experimentar inconsistencias si el tamaño es demasiado pequeño como se observó en los muestreos asociados a la ZA Andina y coberturas como herbácea (Fig. 2). Ciertamente, estos métodos aún presentan oportunidades de mejora, en particular la extrapolación debido a que no existe un consenso sobre el tamaño al cual se debe extrapolar (Roswell et al., 2021). Algunos autores como Chao et al. (2014) proponen una extrapolación al doble del tamaño de la muestra observada. Si bien, es importante resaltar que tampoco se espera que las muestras representen fielmente la diversidad real de un ensamblaje, es necesario que estas reflejen patrones plausibles asociados a los ambientes en los que se encuentran (Roswell et al., 2021).

Otro de los aspectos influyentes en el comportamiento de cada ensamblaje, principalmente a nivel de CV fue el efecto de la dominancia y la equitatividad. Por ejemplo, al estimar la DF, la riqueza obtuvo los valores más altos en todos los estimadores, principalmente en la cobertura boscosa, la más rica (excepto en Andina). Sin embargo, al considerar los estimadores sensibles a las abundancias relativas ($q \geq 0.25$) la diversidad disminuyó (Fig. 4). Esto concuerda con los conteos reportados para morfoespecies como *T. fulviventris* y *Oxytrigona* sp.1 además de otros Meliponini funcionalmente similares, sobre todo en la zona Tropical donde la dominancia en las coberturas boscosa y arbustiva redujeron la equitatividad en el espacio funcional, a diferencia de la CV herbácea donde los Meliponini escasearon, obteniendo así mayor diversidad q_1 y q_2 . En zonas como Andina y Sub Andina con una menor cantidad de Meliponini, se encontró una mayor equitatividad funcional en todas las CV (Fig. 4). Este fenómeno es común en artrópodos terrestres, donde la equitatividad se ve reducida por la expansión de especies generalistas que dominan el paisaje desplazado a las más especializadas siempre y cuando el recurso vegetal sea abundante (Wong et al., 2019).

Por otro lado, al comparar la DT (d_{min}) y DF (d_{media}) en función del umbral de disimilitud entre especies (τ) no se observaron diferencias a nivel de ZA o estimador considerado, siendo la única variación el comportamiento de las CV en cada ZA (Fig. 5). Esto parece responder mayoritariamente a factores como los expuestos anteriormente (Equitatividad y Dominancia) además de las características propias de las coberturas en cada ZA (Chao et al., 2019). A pesar de esto, fue evidente la reducción en los valores de diversidad alcanzados por los ensamblajes a medida que aumentó la disimilitud entre las morfoespecies (Fig. 5). Esto no necesariamente supone un sesgo o una desventaja a la hora de interpretar las implicaciones de la diversidad en los ambientes (Chao et al., 2019). Por el contrario, esta aproximación resultó mucho más práctica que

un análisis netamente taxonómico debido a la simplificación en los elementos involucrados (grupos de especies funcionales) y la identidad de los mismos, mucho más cercana a los procesos ecológicos en los que estos pueden estar involucrados. El método propuesto por Chao et al. (2019), permite la regulación en la distancia funcional por pares de especies, permitiendo evaluar diferencias en los ensamblajes sin reducirlas por completo como se observa en la disimilitud máxima (Fig. 5).

Otra de las características que diferenció a los ensamblajes fue el promedio de disimilitud umbral a nivel de ZA (Fig. 5) siendo muy similar a lo reflejado por los estimadores para EF. Tanto la RF como la VF fueron altas en todas las zonas altitudinales, tan sólo dos de las 27 EF agruparon más de un tercio de las morfoespecies muestreadas y diez EF fueron de tipo unitario (*Apéndice H*), siendo esta tendencia marcada en las ZA bajas. La $\tau/2$ también se vio influenciada positivamente por la altitud, dónde las morfoespecies de Andina fueron más disimiles que las de Tropical. Adicionalmente, tanto R_{EF} como la Riqueza funcional (q_0) fueron mayores para la zona Tropical (Fig. 5). Por lo tanto, es posible establecer cierta relación entre estos parámetros, donde a menor disimilitud promedio mayor redundancia y vulnerabilidad funcional.

Varios autores sugieren que los análisis por agrupamiento y la construcción de dendrogramas suelen ser poco confiables debido a que estos son susceptibles a los métodos usados para su delimitación (Maire et al., 2015), lo que puede llevar a distintas conclusiones sobre el mismo grupo de datos como lo demostraron Mouchet et al. (2008). A pesar de esto, las similitudes encontradas por este estudio entre los dos métodos sugieren que estos no necesariamente son irreconciliables, por el contrario, cada uno aportó información valiosa para el entendimiento de los ensamblajes estudiados. Por lo tanto, combinar métodos tradicionales con otros considerados más

refinados matemáticamente (Chao et al., 2019) puede generar resultados más complejos y dinámicos que permitan conjeturas altamente informativas a la hora de estudiar la diversidad.

De esta forma, los Apoidea en el Neotrópico parecen responder mayoritariamente a factores que repercuten en la nidificación y la especialización en el forrajeo (Montoya-Pfeiffer et al., 2019), e incluso el grado de sociabilidad (Kaluza et al., 2018), lo cual se relaciona de forma más notoria con los elementos vegetales del paisaje que con la naturaleza altitudinal del ambiente. A pesar de esto, es posible evidenciar que para los bosques sub andinos el hecho de situarse entre las ZA Andina y Tropical genera una zona de transición permitiendo un espacio funcional mucho más diverso y potencialmente aprovechado por especies altamente disímiles funcionalmente, lo que se traduce en menor vulnerabilidad funcional y mayor estabilidad del ensamblaje en el tiempo (Velásquez-Restrepo et al., 2012).

5. Conclusiones

La estimación de la diversidad tanto taxonómica como funcional dadas las coberturas vegetales y las zonas altitudinales permitió establecer diferencias en la forma en como cada filtro modifica las características de los ensamblajes de Apoidea. De esta forma, es posible concluir que las coberturas vegetales influyen tanto en la DT como la DF, independiente de la ZA que se considere, dónde a mayor altura del estrato vegetal predominante mayor diversidad del ensamblaje. Por el contrario, las zonas altitudinales parecen regular el nivel de biodiversidad en todas las CV siguiendo el patrón esperado para el Neotrópico, dónde a mayor altura sobre el nivel del mar menor diversidad del ensamblaje considerado. Asimismo, la composición de morfoespecies se vio restringida a nivel de CV estableciendo que los elementos vegetales del paisaje son cruciales para la nidificación y el forrajeo, actividades fundamentales para el establecimiento de los Apoidea.

La cuantificación de la DF proporcionó una evaluación más compleja del comportamiento de la diversidad en el ensamblaje general. De esta forma, un ensamblaje más rico no necesariamente provee mayor estabilidad a los procesos ecológicos en los que pueden verse involucrados. Por lo tanto, evaluar índices como la redundancia (RF) y vulnerabilidad funcional (VF) aportan mayor dimensión al entendimiento de las dinámicas de los ensamblajes.

Finalmente, cabe resaltar que los análisis de DF basados en EF brindan una aproximación simplificada de los elementos que interactúan en los ecosistemas, en este caso representados por 27 EF con características que pueden relacionarse fácilmente con aspectos de los procesos ecológicos como la polinización o la transformación del material vegetal, a diferencia

de las 68 morfoespecies definidas netamente por su identidad taxonómica, donde muchas de ellas realizan las mismas funciones en el ecosistema.

6. Recomendaciones

Por último, se recomienda una continuación de este trabajo que considere la medición de los rasgos funcionales de forma netamente individual descartando las categorías taxonómicas para su asignación, es decir, determinar los rasgos continuos como el tamaño a partir de mediciones entre individuos y los rasgos categóricos mediante observaciones en campo, intentando apartarse cada vez más del esquema taxonómico. Además cabe resaltar la importancia de adaptar metodologías de campo mucho más específicas para el grupo objetivo como nidos trampa, trampas de luz y colecta directa del nido.

Referencias Bibliográficas

- Alarcón, J. C., y Pabón, J. D. (2013). El cambio climático y la distribución espacial de las formaciones vegetales en Colombia. *Colombia Forestal*, 16(2), 171–185.
- Andrade, M. G. (2011). Estado del conocimiento de la biodiversidad en Colombia y sus amenazas. Consideraciones para fortalecer la interacción ciencia-política. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 35(137), 491–508.
- Barberena-Arias, M. F., y Aide, T. M. (2002). Variation in Species and Trophic Composition of Insect Communities in Puerto Rico. *Biotropica*, 34(3), 357–367.
- Bio Reto XXI 15:50. (2018). Recuperado el 21 de septiembre de 2022, de <https://bio-reto-xxi.uis.edu.co/>
- Bishop, T. R., Robertson, M. P., Van Rensburg, B. J., y Parr, C. L. (2017). Coping with the cold: minimum temperatures and thermal tolerances dominate the ecology of mountain ants. *Ecological Entomology*, 42(2), 105–114.
- Can, J. H. (1987). Estimation of bee size using intertegular span (Apoidea). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 60, 145–147.
- Chao, A., Chiu, C., Villéger, S., Sun, I., Thorn, S., Lin, Y., ... Sherwin, W. B. (2019). An attribute-diversity approach to functional diversity, functional beta diversity, and related (dis)similarity measures. *Ecological Monographs*, 89(2).
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sande, 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.
- Chole, H., Woodard, S. H., y Bloch, G. (2019). Body size variation in bees: regulation,

mechanisms, and relationship to social organization. *Current Opinion in Insect Science*, 35, 77–87.

Clements, F. C. (1920). *Plant indicators: the relation of plant communities to process and practice*. The Carnegie Institute of Washington (Primera). Washington: The Carnegie Institute of Washington.

Costa, D. S., Classen, A., Ferger, S., Helbig-Bonitz, M., Peters, M., Böhning-Gaese, K., ... Kleyer, M. (2017). Relationships between abiotic environment, plant functional traits, and animal body size at Mount Kilimanjaro, Tanzania. *PloS one*, 12(3).

Couvillon, M. J., y Dornhaus, A. (2010). Small worker bumble bees (*Bombus impatiens*) are hardier against starvation than their larger sisters. *Insectes Sociaux*, 57(2), 193–197.

Cuatrecasas, J. (1958). Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Revista académica colombiana de ciencias exáctas*, 10(40), 221–228.

Díaz-Pulido, A., Chingate-Hernandez, N., Muñoz-Moreno, D., Olaya-González, W., Perilla-Castro, C., Sánchez-Ojeda, F., y Sánchez-González, K. (2009). Desarrollo sostenible y el agua como derecho en Colombia. *Estudios Socio-Juridicos*, 11(1), 84–116.

Donegan, T. M., Huertas, B., Arias, J. J., Briceño, E., y Donegan, M. (2005). Threatened Species of Serranía de los Yariguíes. En T. M. Donegan & B. Huertas (Eds.), *Colombian EBA Project Report Series 5*.

Falconí, F., y Vallejo, M. C. (2012). Transiciones socioecológicas en la región andina. *Revibec: revista iberoamericana de economía ecológica*, 18, 53–71.

Flórez-Gómez, N. A., Maldonado-Cepeda, J. D., y Ospina-Torres, R. (2020). Bee-Plant Interaction Networks in a Seasonal Dry Tropical Forest of the Colombian Caribbean. *Neotropical Entomology*, 49(4), 533–544.

- Florez, A. (2003). *Colombia: evolución de sus relieves y modelados*. (A. Florez, Ed.). Bogotá D.C.: Universidad Nacional de Colombia.
- Freitas, J. R., y Mantovani, W. (2017). An overview of the applicability of functional diversity in Biological Conservation. *Brazilian Journal of Biology*, 78(3), 517–524.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., ... Toussaint, J.-P. (2004). Plant Functional Markers Capture Ecosystem Properties During Secondary Succession. *Ecology*, 85(9), 2630–2637.
- Gobernación de Santander. (2014). *Lineamientos y Directrices de Ordenamiento Territorial del Departamento de Santander*. Bucaramanga.
- Gómez-Ortiz, Y., y Moreno, C. E. (2017). La diversidad funcional en comunidades animales: una revisión que hace énfasis en los vertebrados. *Animal Biodiversity and Conservation*, 40(2), 165–174.
- González, V. H., y Giraldo, C. (2009). Especies nuevas de abejas andinas Chilicola Spinola (Hymenoptera: Colletidae, Xeromelissinae) con notas sobre su biología. *Caldasia*, 31(1), 145–154.
- Goulson, D., Peat, J., Stout, J. C., Tucker, J., Darvill, B., Derwent, L. C., y Hughes, W. O. H. (2002). Can alloethism in workers of the bumblebee, *Bombus terrestris*, be explained in terms of foraging efficiency? *Anim. Behav.*, 64(1), 123–130.
- Grundel, R., Jean, R. P., Frohnapple, K. J., Glowacki, G. A., Scott, P. E., y Pavlovic, N. B. (2010). Floral and nesting resources, habitat structure, and fire influence bee distribution across an open-forest gradient. *Ecological Applications*, 20(6), 1678–1692.
- Hanson, P. E., Fernández, M., Lobo, J., Gordon, F., Rollin, C., Aguilar, I., ... Acuña, M. (2021). *Abejas de Costa Rica (Primera)*. San José: Editorial Universidad de Costa Rica.

- Herzog, S., Martinez, R., Jorgensen, P., y Holm, T. (2011). *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes*. (S. Herzog, R. Martinez, P. Jorgensen, & H. Tiessen, Eds.) (1a ed.). Saint Louis, Missouri: Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE).
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., y Chao, A. (2016a). iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1451–1456.
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., y Chao, A. (2016b). iNEXT: Interpolation and Extrapolation for Species Diversity.
- Hudson, P. J., Dubson, A. P., y Lafferty, K. D. (2006). Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites? *Trends in Ecology and Evolution*, 21.
- Hung, K. L. J., Ascher, J. S., Davids, J. A., y Holway, D. A. (2019). Ecological filtering in scrub fragments restructures the taxonomic and functional composition of native bee assemblages. *Ecology*, 100(5), 1–13.
- IGAC. (2011). *Geografía de Colombia* (Primera). Bogotá D.C.: Instituto Geográfico Agustín Codazzi. Recuperado de <https://www.igac.gov.co/catalogo>
- IUCN. (2022). The IUCN Red List of Threatened Species. Recuperado el 13 de septiembre de 2022, de <https://www.iucnredlist.org/>
- Kaluza, B. F., Wallace, H. M., Heard, T. A., Minden, V., Klein, A., y Leonhardt, S. D. (2018). Social bees are fitter in more biodiverse environments. *Scientific Reports*, 8(1).
- Kondratyeva, A., Grandcolas, P., y Pavoine, S. (2019). Reconciling the concepts and measures of diversity, rarity and originality in ecology and evolution. *Biological Reviews*, 94(4), 1317–1337.

- Kratschmer, S., Pachinger, B., Schwantzer, M., Paredes, D., Guzmán, G., Gómez, J. A., ... Winter, S. (2019). Response of wild bee diversity, abundance, and functional traits to vineyard inter-row management intensity and landscape diversity across Europe. *Ecology and Evolution*, 9(7), 4103–4115.
- Kremen, C., y M'Gonigle, L. K. (2015). Small-scale restoration in intensive agricultural landscapes supports more specialized and less mobile pollinator species. *Journal of Applied Ecology*, 52(3), 602–610.
- Larsen, T. H., Williams, N. M., y Kremen, C. (2005). Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology letters*, 8(5), 538–547.
- Larsson, J. (2020). eulerr: Area-Proportional Euler and Venn Diagrams with Ellipses.
- Loreau, M., Barbier, M., Filotas, E., Gravel, D., Isbell, F., Miller, S. J., ... Dee, L. E. (2021). Biodiversity as insurance: from concept to measurement and application. *Biological Reviews*, 96(5), 2333–2354.
- Magneville, C., Loiseau, N., Albouy, C., Casajus, N., Claverie, T., Escalas, A., ... Villeger, S. (2021). mFD: A Computation of Functional Spaces and Functional Indices.
- Magneville, C., Loiseau, N., Albouy, C., Casajus, N., Claverie, T., Escalas, A., ... Villéger, S. (2022). mFD: an R package to compute and illustrate the multiple facets of functional diversity. *Ecography*, 2022(1), 1–15.
- Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S., y Villéger, S. (2015). How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Global Ecology and Biogeography*, 24(6), 728–740.
- Martins, K. T., Gonzalez, A., y Lechowicz, M. J. (2015). Pollination services are mediated by bee functional diversity and landscape context. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 200,

12–20.

- Meiners, J. M., Griswold, T. L., y Carril, O. M. (2019). Decades of native bee biodiversity surveys at Pinnacles National Park highlight the importance of monitoring natural areas over time. *PLoS ONE*, *14*(1), 1–23.
- Michener, C. D. (2007). *The bees of the world*. The Johns Hopkins University Press (Second, Vol. 2). Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Mills, B. R. (2022). MetBrewer: Color Palettes Inspired by Works at the Metropolitan Museum of Art.
- Montoya-Pfeiffer, P. M., Rodrigues, R. R., y Alves dos Santos, I. (2019). Bee pollinator functional responses and functional effects in restored tropical forests. *Ecological Applications*.
- Mouchet, M., Guilhaumon, F., Villéger, S., Mason, N. W. H., Tomasini, J. A., y Mouillot, D. (2008). Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. *Oikos*, *117*(5), 794–800.
- Mouillot, D., Villéger, S., Parravicini, V., Kulbicki, M., Arias-González, J. E., Bender, M., ... Bellwood, D. R. (2014). Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(38), 13757–13762.
- Nates-Parra, G. (2001). Las Abejas sin Aguijón (Hymenoptera: Apidae: Meliponini) de Colombia. *Biota Colombiana*, *2*(3), 233–248.
- Nates-Parra, G., Parra A., H., Rodríguez, A., Baquero, P., y Vélez, D. (2006). Abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) en ecosistemas urbanos: Estudio en la ciudad de bogotá y sus alrededores. *Revista Colombiana de Entomología*, *32*(1), 77–84.
- Nates-Parra, G., y González, V. H. (2000). The Colombian wild bees: Why and how to preserve

- them. *Acta Biológica Colombiana*, 5(1), 5–37.
- Öckinger, E., Winsa, M., Roberts, S. P. M., y Bommarco, R. (2018). Mobility and resource use influence the occurrence of pollinating insects in restored seminatural grassland fragments. *Restoration Ecology*, 26(5), 873–881.
- Petchey, O. L., y Gaston, K. J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5(3), 402–411.
- Petchey, O. L., y Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6), 741–758.
- Petchey, O. L., O' Gorman, E. J., y Flynn, D. (2009). A functional guide to functional diversity measures. En S. Naeem, D. Bunker, A. Hector, M. Loreau, & C. Perrings (Eds.), *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing: An Ecological and Economic Perspective* (pp. 583–605). Oxford: Oxford Academic.
- Poveda-Coronel, C. A., Riaño-Jiménez, D., y Cure, J. R. (2018). Diversity and Phenology of Wild Bees in a Highly Disturbed Tropical Dry Forest “Desierto de la Tatacoa”, Huila–Colombia. *Neotropical Entomology*, 47(6), 786–790.
- R Core Team. (2020). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria. Recuperado de <https://www.r-project.org/>
- Rangel-Churio, J. O., Lowy-Cerón, P. D., y Aguilar-Puentes, M. (1997). Distribución de los tipos de vegetación en la regiones naturales de Colombia. En *Colombia diversa biótica II* (Segunda, pp. 383–402). Bogotá D.C.: Instituto de ciencias naturales, Universidad nacional de Colombia.
- Roswell, M., Dushoff, J., y Winfree, R. (2021). A conceptual guide to measuring species diversity. *Oikos*, 130(3), 321–338.

- Sanchez, F., y Nuñez, J. (2000). La geografía y el desarrollo económico en Colombia: una aproximación municipal. *Desarrollo y Sociedad*, 46(09), 43–108.
- Sharkey, M. J., y Fernández, F. (2006). *Introducción a los Hymenóptera de la región Neotropical*. (M. J. Sharkey & F. Fernández, Eds.) (Primera). Bogotá D.C.: Universidad Nacional de Colombia.
- Smith-pardo, A., y González, V. H. (2007). Diversidad de abejas (Hymenoptera: Apoidea) en estados sucesionales del Bosque Húmedo Tropical. *Acta Biologica Colombiana*, 12(1), 43–56.
- Thiele, R. (2002). Nesting Biology and Seasonality of *Duckeanthidium thielei* Michener (Hymenoptera: Megachilidae), an Oligolectic Rainforest bee. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 75(4), 274–282.
- Tilman, D. (2001). Functional Diversity. En *Encyclopedia of Biodiversity* (pp. 109–120). Elsevier.
- Tilman, D., Clark, M., Williams, D. R., Kimmel, K., Polasky, S., y Packer, C. (2017). Future threats to biodiversity and pathways to their prevention. *Nature*, 546(7656), 73–81.
- Torres, M., y del Pilar, C. (2019). *Santander Bio, Resultados, retos y oportunidades*. Bogotá D.C.
- Valencia-D, J., Trujillo, L., & Vargas, O. (2012). Dinámica de la vegetación en un enclave semiárido del río Chicamocha, Colombia. *Biota Colombiana*, 13 (2)(0124–5376), 40–65.
- Velásquez Restrepo, J. O., Maniguaje, N. L., & Duque, Á. J. (2012). Diversidad y dinámica de un bosque subandino de altitud en la región norte de los Andes colombianos. *Revista de Biología Tropical*, 60(2), 943–952
- Vélez-Ruiz, R. I. (2009). Una aproximación a la sistemática de las abejas silvestres de Colombia, 365.
- Vélez, R. (2011). Recuento sobre las publicaciones de las abejas silvestres de Colombia. *Boletín*

del Museo Entomológico Francisco Luis Gallego, 3(3), 15–29.

- Visconti, P., Bakkenes, M., Baisero, D., Brooks, T., Butchart, S. H. M., Joppa, L., ... Rondinini, C. (2016). Projecting Global Biodiversity Indicators under Future Development Scenarios. *Conservation Letters*, 9(1), 5–13.
- Weaver, S. A., y Mallinger, R. E. (2022). A specialist bee and its host plants experience phenological shifts at different rates in response to climate change. *Ecology*, 103(5), e3658.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.
- Wilson, E. O. (1989). Threats to Biodiversity. *Scientific American*, 261(3), 108–116.
- Wong, M. K. L., Guénard, B., y Lewis, O. T. (2019). Trait-based ecology of terrestrial arthropods. *Biological Reviews*, 94(3), 999–1022.
- Wu, P., Axmacher, J. C., Song, X., Zhang, X., Xu, H., Chen, C., ... Liu, Y. (2018). Effects of plant diversity, vegetation composition, and habitat type on different functional trait groups of wild bees in rural Beijing. *Journal of Insect Science*, 18(4).
- Zurbuchen, A., Landert, L., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S., y Dorn, S. (2010). Maximum foraging ranges in solitary bees: Only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biological Conservation*, 143(3).

Apéndices

Apéndice A. Índices de diversidad taxonómica calculados al 95% de la CM teniendo en cuenta los valores generales para las zonas altitudinales y las coberturas vegetales dada la zona.

Zona	Cobertura	% CM	Riqueza				Shannon exponencial				Inverso de Simpson			
			q0	EE	IC inf	IC sup	q1	EE	IC inf	IC sup	q2	E E	IC inf	IC sup
Andina	General	78	15.56	11.03	8.935	69.35	9.9	3.8	6.52	17.34	7.65	2.46	5.59	12.47
	Boscosa	34	5	2.92	3.25	19.24	7.18	2.39	3	11.88	3	0.39	3	3.77
	Arbustiva	63	4.5	2.87	3.13	20.08	4.89	3	2.83	10.79	6	1.85	2.67	9.63
	Herbácea	100	3	0.26	3	3.6	3.2	0.26	2.94	3.72	3.21	0.26	2.94	3.72
Sub Andina	General	96	36.04	4.42	32.15	53.13	14.15	1.04	13.03	16.2	8.08	0.78	7.85	9.62
	Boscosa	97	28.99	3.23	26.53	42.75	13.26	0.97	12.38	15.16	8.34	0.81	8.07	9.91
	Arbustiva	80	5.78	3.34	4.16	23.89	4.31	1.52	3.16	7.3	3.27	1.89	2.61	6.98
	Herbácea	62	13.2	10.53	6.89	64.57	9.48	4.2	5	17.7	6.43	5.74	4.17	17.67
Tropical	General	98	60.98	6.78	54.41	65.5	25.38	1.39	23.72	28.1	14.08	1.15	13.71	16.33
	Boscosa	98	41.88	4.83	37.97	61.62	23.92	1.37	22.19	26.61	17.56	1.21	16.63	19.92
	Arbustiva	94	37.59	6.78	31.2	62.61	11.94	1.23	10.6	14.36	5.29	0.72	5.16	6.71
	Herbácea	61	18.69	7.82	12.47	51.1	17.47	5.69	9.61	28.62	15.11	4.59	8.26	24.1

Nota: %CM = Completitud del muestreo general, q0 = Riqueza, q1 = Shannon exponencial,

q2 = Inverso de Simpson. EE = Error estándar, IC inf = Intervalo de confianza inferior, IC sup =

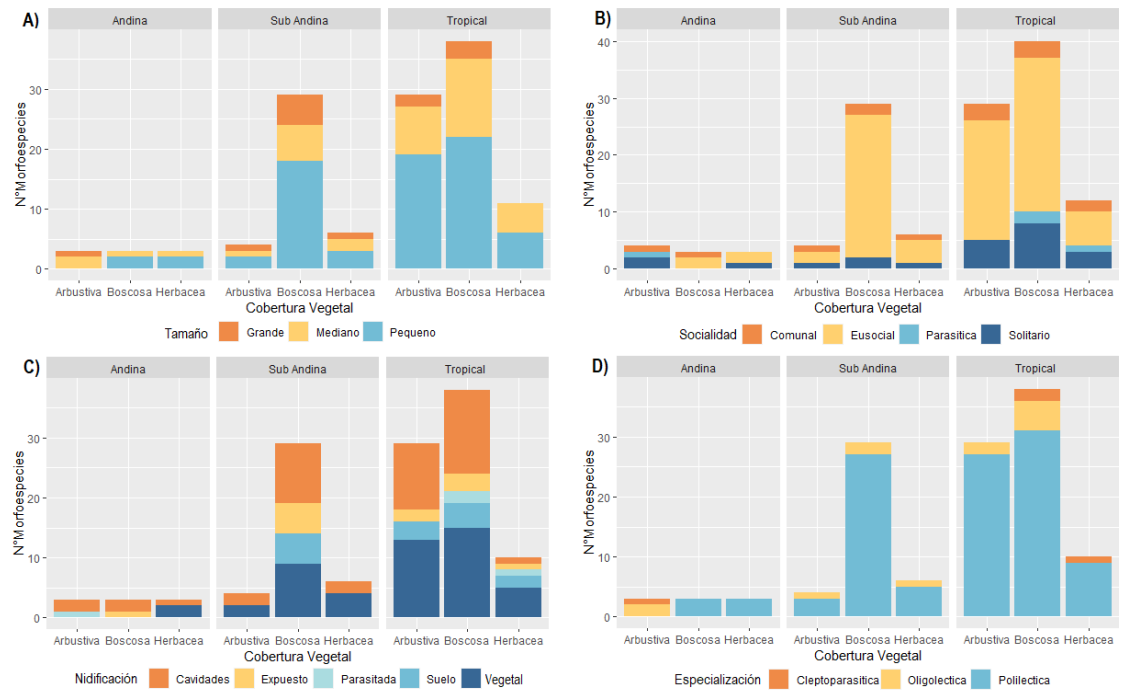
Intervalo de confianza superior.

Apéndice B. Índices de diversidad funcional calculados a partir de la matriz de disimilitud funcional entre pares de especies para los ensamblajes de las zonas altitudinales y por coberturas vegetales.

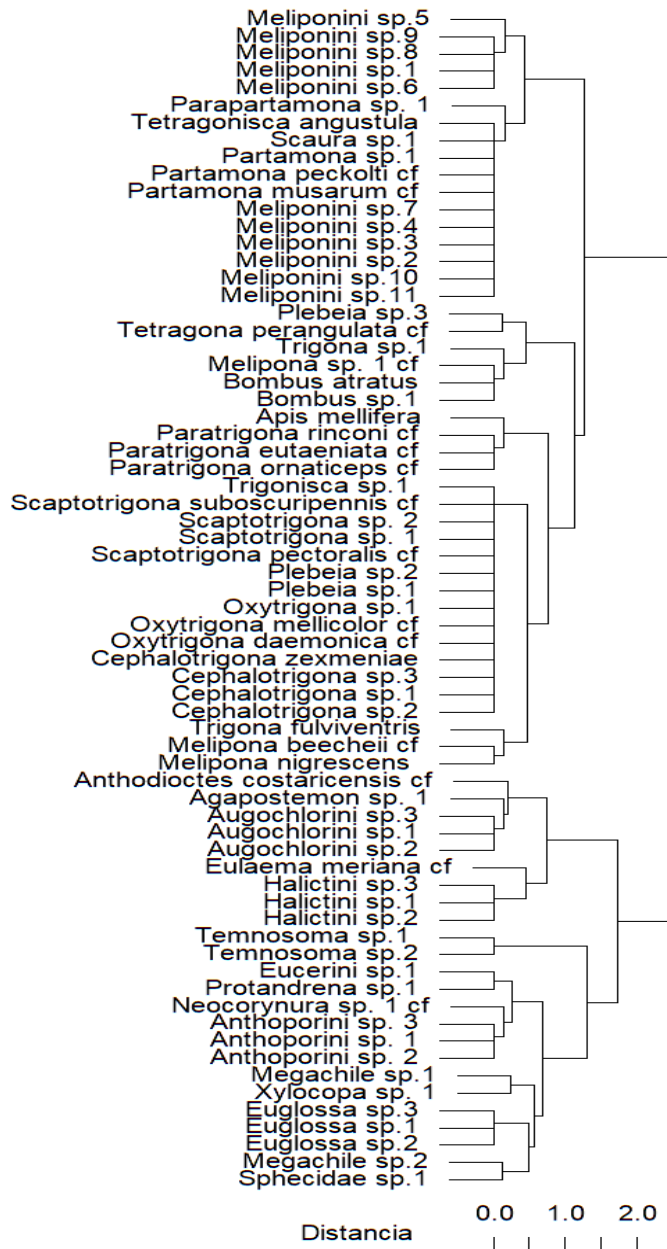
Zona	Cobertura vegetal	Riqueza funcional				Shannon exponencial				Inverso de Simpson			
		q0	EE	IC inf	IC sup	q1	EE	IC inf	IC sup	q2	EE	IC inf	IC sup
Andina	General	6.1 23	0.5 06	5.1 33	7.1 14	4.3 18	0.4 7	3.3 97	5.2 4	3.3 04	0.3 96	2.5 29	4.0 79
	Boscosa	2.6 75	0.5 75	1.4 73	3.7 26	2.5 85	0.6 94	1.2 26	3.9 44	2.5 71	0.5 56	1.4 81	3.6 62
	Arbustiva	2.0 44	0.2 57	1.5 4	2.5 48	1.9 53	0.2 54	1.4 56	2.4 5	1.8 82	0.2 13	1.4 65	2.2 99
	Herbácea	3 41	0.1 41	2.7 23	3.2 77	2.9 38	0.2 48	2.4 52	3.4 23	2.8 8	0.3 62	2.1 71	3.5 89
Sub Andina	General	7.2 15	0.4 8	6.2 74	8.1 55	4.1 25	0.2 27	3.6 8	4.5 7	3.2 97	0.1 72	2.9 6	3.6 34
	Boscosa	6.0 88	0.3 42	5.4 17	6.7 59	3.9 63	0.2 24	3.5 23	4.4 02	3.3 35	0.1 56	3.0 31	3.6 4
	Arbustiva	3.4 56	0.5 56	2.3 67	4.5 48	3.1 23	0.4 71	2.2 01	4.0 45	2.8 3	0.5 4	1.7 73	3.8 88
	Herbácea	3.5 9	0.5 86	2.4 43	4.7 38	2.6 1	0.5 31	1.5 7	3.6 5	2.1 43	0.4 19	1.3 22	2.9 64
Tropical	General	7.6 11	0.3	7.0 22	8.2	3.0 1	0.1 62	2.6 92	3.3 28	2.0 34	0.0 99	1.8 41	2.2 27
	Boscosa	7.8 22	0.5 41	6.7 62	8.8 82	3.0 89	0.1 92	2.7 12	3.4 65	2.1 18	0.1 23	1.8 77	2.3 59
	Arbustiva	6 61	0.4 61	5.0 96	6.9 04	2.7 03	0.2 32	2.2 48	3.1 58	1.9 27	0.1 91	1.5 52	2.3 02
	Herbácea	5.3 31	1.0 32	3.3 09	7.3 54	4.3 96	1.0 54	2.3 3	6.4 63	3.8 47	1.1 75	1.5 45	6.1 49

Nota: Se presentan valores de diversidad funcional para la Riqueza funcional ($q0$), Shannon exponencial ($q1$), Inverso de Simpson ($q2$). Se incluyen EE= Error estándar, IC inf= Intervalo de confianza inferior, IC sup= Intervalo de confianza superior.

Apéndice C. Distribución de las categorías de los rasgos funcionales (A) Tamaño, B) Sociabilidad, C) Nidificación, D) Especialización) para cada ensamblaje teniendo en cuenta el número total de morfoespecies agrupadas en cada categoría dada la ZA y sus CV.



Apéndice D. Dendrograma de disimilitud funcional entre morfoespecies



Nota: Calculadas por el método Ward, a partir de una matriz de distancias Gower. El largo de las ramas muestra la magnitud de la distancia funcional que existe entre los elementos de cada posible agrupamiento. El corte de la gráfica a la altura de la disimilitud funcional promedio ($\tau = 0.392$) se asemeja a las agrupaciones generadas por el método de EF.

Apéndice E. Material bibliográfico usado para la identificación de especímenes

Tipo de recurso	Título	Autor	Año	Referencia
Libro	The bees of the world	Michener, Charles D	2007	Michener, C. D. (2007). <i>The bees of the world. The Johns Hopkins University Press</i> (Second, Vol. 2). Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
	Introducción a los Hymenóptera de la región neotropical	Sharkey, M Fernández, Fernando	2006	Sharkey, M. J., y Fernández, F. (2006). <i>Introducción a los Hymenóptera de la región Neotropical</i> . (Primera). Bogotá D.C.: Universidad Nacional de Colombia.
	Abejas de Costa Rica	Hanson, Paul E Fernández, Mauricio Lobo, Jorge Frankie, Gordon Coville, Rollin Aguilar, Ingrid Acuña, Mariana Herrera, Eduardo	2021	Hanson, P. E., Fernández, M., Lobo, J., Gordon, F., Rollin, C., Aguilar, I., ... Acuña, M. (2021). <i>Abejas de Costa Rica</i> (Primera). San José: Editorial Universidad de Costa Rica.
	Abejas sin aguijón en Venezuela	Rodríguez-Parilli, Severiano Manrique, Antonio J	2018	Rodríguez-Parilli, S., y Manrique, A. J. (2018). <i>Abejas sin aguijón en Venezuela. Angewandte Chemie International Edition</i> , 6(11), 951–952. (Primera, Vol. 5). Caracas: Fondo editorial OPSU.
Clave	Abejas euglosinas de Colombia (Hymenóptera: Apidae) I. Claves ilustradas	Bonilla-Gómez, María Argenis	1992	Bonilla-Gomez, M. A., y Nates-Parra, G. (1992). Abejas euglosinas de Colombia (Hymenoptera: Apidae) I. Claves ilustradas. <i>Caldasia</i> , 17(1).
	Abejas de Colombia. II. Claves preliminares para las familias, subfamilias y	Nates, Guiomar	1988	Nates-Parra, G., y Fernández, F. C. (1988). <i>Abejas de Colombia. II. Claves preliminares para las familias,</i>

	tribus (Hymenoptra-Apoidea)	Fernández, Fernando		subfamilias y tribus (Hymenoptera-Apoidea). <i>Acta Biológica Colombiana</i> , 7(8), 55–89.
	Abejas de Colombia. III. Claves para géneros y subgéneros de Meliponinae (Hymenoptera: Apidae)	Nates-Parra, Guiomar	1990	Nates-Parra, G. (1990). Abejas de Colombia. III. Clave para géneros y subgéneros de meliponinae (Hymenoptera: Apidae). <i>Acta Biológica Colombiana</i> , 2(6), 115–128.
	Hymenoptera Introduction and key to families	Richards, Owain W	1977	Richards, O. W. (1977). <i>Hymenoptera Introduction and key to families. Handbooks for the identification of British insects</i> (Segunda). London: Royal Entomological Society of London.
	BumbleKey: An interactive key for the identification of bumblebees of Italy and Corsica (Hymenoptera, Apidae)	Cappellari, Andree Mei, Maurizio Lopresti, Massimo Cerretti, Perfilippo	2018	Cappellari, A., Mei, M., Lopresti, M., y Cerretti, P. (2018). Bumblekey: An interactive key for the identification of bumblebees of Italy and Corsica (Hymenoptera, Apidae). <i>ZooKeys</i> , 2018(784), 127–138.
Guía de campo	Abejas de Antioquia	Smith-Pardo, Allan Vélez Ruiz, Rita Isabel	2008	Smith-Pardo, A., y Vélez, R. (2008). Abejas de Antioquia: Guía de campo. (Primera). Medellín: Universidad Nacional de Colombia.
	Abejas altoandinas de Colombia	González, Víctor H Ospina, Mónica Bennet, Daniel J.	2005	González, V. H., Ospina, M., y Bennet, D. J. (2005). <i>Abejas altoandinas de Colombia: Guía de campo</i> (Primera). Bogotá D.C.: Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander von Humbolt.
	Abejas de la subcuenca del río Meléndez, Valle del Cauca-Colombia	Gutiérrez-Chacón, Catalina Vélez, Danny González, Víctor	2022	Gutiérrez-Chacón, C., Vélez, D., y González, V. H. (2022). Abejas de la subcuenca del río Meléndez, Valle del Cauca, Colombia. Guía de Campo (Primera). Cali: Wildlife conservation society.
Artículo	Notas biológicas y taxonómicas sobre los abejorros del maracuyá del género <i>Xylocopa</i>	González, Víctor H González, Margarita M	2009	González, V. H., González, M. M., y Cuellar, Y. (2009). Notas biológicas y taxonómicas sobre los abejorros del maracuyá del género <i>Xylocopa</i> (Hymenoptera: Apidae, Xylocopini) en

	(Hymenóptera: Apidae, Xylocopini) en Colombia	Cuellar, Yuranny		Colombia. <i>Acta Biologica colombiana</i> , 14(2).
	A preliminary account of the bees of Colombia (Hymenoptera: Apoidea): Present knowledge and future directions	Smith-Pardo, Allan H	2003	Smith-Pardo, A. (2003). A Preliminary Account of the Bees of Colombia (Hymenoptera : Apoidea): Present Knowledge and Future Directions. <i>Journal of Kansas Entomological Society</i> , 76(2), 335–341.
	Diversidad de abejas sin aguijón (Hymenoptera: Meliponini) utilizadas en meliponicultura en Colombia	Nates-Parra, Guiomar Rosso-Londoño, Juan M	2013	Nates-Parra, G., y Rosso-Londoño, J. M. (2013). Diversidad de abejas sin aguijón (Hymenoptera:Meliponini) utilizadas en meliponicultura en Colombia. <i>Acta Biologica Colombiana</i> , 18(3), 415–426.
	Revisión sistemática del género <i>Halictillus</i> (Hymenoptera: Halictidae: Augochlorini) en la Argentina	González-Vaquero, Rocía A	2010	Rocío, A. (2010). Revisión sistemática del género <i>Halictillus</i> (Hymenoptera: Halictidae: Augochlorini) en la Argentina. <i>Revista de la Sociedad Entomológica Argentina</i> , 69(1–2)
	Las abejas silvestres de Colombia: por qué y cómo conservarlas	Nates-Parra, Guiomar González, Víctor H	2000	Nates-Parra, G., y González, V. H. (2000). The Colombian wild bees: Why and how to preserve them. <i>Acta Biológica Colombiana</i> ,
	Abejas euglosinas (Hymenoptera:Apidae) de la región Neotropical: listado de especies con notas sobre su biología	Ramírez, Santiago Dressler, Robert L Ospina, Mónica	2002	Ramírez, S., Dressler, R., y Ospina, M. (2002). Abejas euglosinas (Hymenoptera: Apidae) de la región Neotropical: Listado de especies con notas sobre su biología. <i>Biota Colombiana</i> , 3(1), 7–118.
	Filogenia y clasificación taxonómica de los subgéneros de <i>Augochloropsis</i> (Hymenoptera: Halictidae)	Célis, Cindy J Cure, José R	2017	Celis, C. J., y Cure, J. R. (2017). Filogenia y clasificación taxonómica de los subgéneros de <i>Augochloropsis</i> (Hymenoptera: Halictidae). <i>Revista de Biología Tropical</i> , 65(4), 1277.
	New combinations and synonymies of leafcutter and mason bees of the Americas (Megachile, Hymenoptera, Megachilidae)	Raw, Anthony	2002	Raw, A. (2002). New combinations and synonymies of leafcutter and mason bees of the Americas (Megachile, Hymenoptera, Megachilidae). <i>Zootaxa</i> , 71(1), 1.
Catálogo	Abejas sin aguijón (Apidae: Meliponini) en Loreto, Perú	Rasmussen, Claus Delgado, César	2019	Rasmussen, C., y Delgado, C. (2019). Abejas sin aguijón (Apidae: Meliponini) en Loreto, Perú (Primera). Iquitos: Instituto de investigaciones de la Amazonía peruana.

	Abejas silvestres del parque natural regional Los Besotes/Valledupar-Cesar	Galindo, Mayra Sabogal, Alexander Ortega, Oscar E Smith, Allan H	2016	Galindo, M., Sabogal-González, A., Ortega, O., y Smith, A. (2019). <i>Abejas silvestres del Parque Natural Regional Los Besotes - Valledupar, Cesar</i> . Valledupar.
	Álbum de las abejas Meliponini (Apidae: Meliponini) presentes en la colección del museo nacional	Museo nacional de Costa Rica	2018	Museo nacional de Costa Rica. (2018). <i>Álbum de las abejas Meliponini (Apidae: Meliponini) presentes en la colección del museo nacional</i> . San José: Museo nacional de Costa Rica.
	Abejas (Hymenoptera-Apoidea) del bosque seco tropical “Desierto de la Tatacoa”, Huila, Colombia	Herrera, Andrés F	2021	Herrera Motta, A. F. (2021). Abejas (Hymenoptera-Apoidea) del bosque seco tropical “Desierto de la Tatacoa”, Huila, Colombia. Museo de historia natural La Tatacoa.
	Catálogo de las abejas del género <i>Bombus</i> Latreille, 1802 (Hymenoptera: Apoidea: Apidae) de Guatemala	Dardón, María J Yurrita, Carmen L Vásquez, Mabel	2016	Dardón, M. J., Yurrita, C. L., y Vásquez, M. (2016). Catalogue of the bees of the genus <i>Bombus</i> Latreille, 1802 (Hymenoptera: Apoidea: Apidae) in Guatemala. <i>Revista Científica</i> , 26(1), 9–19.
	Catalogue of bees (Hymenoptera, Apoidea) in the neotropical región	Hartfelder, Klaus	2008	Hartfelder, K. (2008). Catalogue of the Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region. <i>Apidologie</i> , 39(4), 387–387.
Otra literatura	The Torre-Bueno glossary of Entomology	Torre-Bueno, José R	1989	Torre-Bueno, J. R. (1989). <i>The Torre-Bueno Glossary of Entomology</i> (Revisada). New York: The New York Entomological Society.

Apéndice F. Material bibliográfico usado para la asignación de rasgos funcionales.

1. Michener, C. D. (2007). *The bees of the world*. (Segunda). Baltimore: The Johns Hopkins University Press.

2. Sharkey, M. J., y Fernández, F. (2006). *Introducción a los Hymenóptera de la región Neotropical*. (Primera). Bogotá D.C.: Universidad Nacional de Colombia.
3. Hanson, P. E., Fernández, M., Lobo, J., Gordon, F., Rollin, C., Aguilar, I., ... Acuña, M. (2021). *Abejas de Costa Rica* (Primera). San José: Editorial Universidad de Costa Rica.
4. González, V. H., Ospina, M., y Bennet, D. J. (2005). *Abejas altoandinas de Colombia: Guía de campo* (Primera). Bogotá D.C.: Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander von Humbolt.
5. Smith-Pardo, A., y Vélez, R. (2008). *Abejas de Antioquia : Guía de campo*. (Primera). Medellín: Universidad Nacional de Colombia.
6. Gutiérrez-Chacón, C., Vélez, D., y González, V. H. (2022). *Abejas de la subcuenca del río Meléndez, Valle del Cauca, Colombia. Guía de Campo* (Primera). Cali: Wildlife conservation society.
7. Bonilla-Gómez, M. A., y Nates-Parra, G. (1992). Abejas Euglosinas de Colombia (Hymenoptera: Apidae) i. Claves ilustradas. *Caldasia*, 17(1).
8. Dressler, R. L. (1982). Biology of the orchid bees (Euglossini). *Annual review of ecology and systematics*, 13(1).
9. González, V. H., González, M. M., y Cuellar, Y. (2009). Notas biológicas y taxonómicas sobre los abejorros del maracuyá del género *Xylocopa* (Hymenoptera: Apidae, Xylocopini) en Colombia. *Acta Biologica Colombiana*, 14(2).
10. Rocío, A. (2010). Revisión sistemática del género *Halictillus* (Hymenoptera: Halictidae: Augochlorini) en la Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 69(1–2)
11. Rasmussen, C., y Delgado, C. (2019). *Abejas sin aguijón (Apidae: Meliponini) en Loreto, Perú* (Primera). Iquitos: Instituto de investigaciones de la Amazonía peruana.

Apéndice G. Especímenes de Apoidea y rasgos funcionales asociados reportando abundancia

(número de individuos por morfoespecie)

Familia/ Especie	Abundancia (Individuos contados)	Rasgos funcionales			
		Tamaño	Socialidad	Nidificación	Especialización
Andrenidae					
Protandrenini					
<i>Protandrena sp.1</i>	13	M	SL	5	+
Apidae					
Anthoporini					
<i>Anthoporini sp. 1</i>	7	M	SL	5	+++
<i>Anthoporini sp. 2</i>	1	M	SL	5	+++
<i>Anthoporini sp. 3</i>	1	M	SL	5	+++
Apini					
<i>Apis mellifera</i>	2	M	ES	2	+++
Bombini					
<i>Bombus atratus</i>	1	G	ES	5	+++
<i>Bombus sp. 1</i>	1	G	ES	5	+++
Eucerini					
<i>Eucerini sp. 1</i>	3	M	SL	5	+
Euglossini					
<i>Euglossa sp. 1</i>	13	M	SL	2	+++
<i>Euglossa sp. 2</i>	12	M	SL	2	+++
<i>Euglossa sp. 3</i>	3	M	SL	2	+++
<i>Eulaema meriana cf</i>	10	G	CM	1	+
Meliponini					
<i>Cephalotrigona sp.1</i>	4	P	ES	3	+++
<i>Cephalotrigona sp.2</i>	2	P	ES	3	+++
<i>Cephalotrigona sp.3</i>	5	P	ES	3	+++
<i>Cephalotrigona zexmeniae</i>	16	P	ES	3	+++
<i>Melipona beecheii cf</i>	24	G	ES	3	+++
<i>Melipona nigrescens</i>	7	G	ES	3	+++
<i>Melipona sp.1</i>	1	G	ES	3	+++
Meliponini sp.1	9	M	ES	1	+++
Meliponini sp.2	27	P	ES	1	+++
Meliponini sp.3	11	P	ES	1	+++
Meliponini sp.4	2	G	ES	1	+++

<i>Meliponini sp.5</i>	2	P	ES	1	+++
<i>Meliponini sp.6</i>	4	M	ES	1	+++
<i>Meliponini sp.7</i>	3	M	ES	1	+++
<i>Meliponini sp.8</i>	1	P	ES	1	+++
<i>Meliponini sp.9</i>	3	P	ES	1	+++
<i>Oxytrigona daemonica cf</i>	2	P	ES	3	+++
<i>Oxytrigona mellicolor cf</i>	95	P	ES	3	+++
<i>Oxytrigona sp.1</i>	32	P	ES	3	+++
<i>Parapartamona sp.1</i>	23	P	ES	1	+
<i>Paratrigona eutaeniata cf</i>	3	P	ES	2	+++
<i>Paratrigona ornaticeps cf</i>	5	P	ES	2	+++
<i>Paratrigona rinconi cf</i>	23	P	ES	2	+++
<i>Partamona musarum cf</i>	9	P	ES	2	+++
<i>Partamona peckolti cf</i>	6	P	ES	2	+++
<i>Partamona sp.1</i>	1	P	ES	2	+++
<i>Plebeia sp.1</i>	7	P	ES	3	+++
<i>Plebeia sp.2</i>	15	P	ES	3	+++
<i>Plebeia sp.3</i>	4	P	ES	5	+++
<i>Scaptotrigona pectoralis cf</i>	51	P	ES	3	+++
<i>Scaptotrigona sp.1</i>	24	P	ES	3	+++
<i>Scaptotrigona sp.2</i>	65	P	ES	3	+++
<i>Scaptotrigona suboscurepennis cf</i>	21	P	ES	3	+++
<i>Scaura sp.1</i>	2	P	ES	1	+++
<i>Tetragona perangulata cf</i>	3	P	ES	5	+
<i>Tetragonisca angustula</i>	4	P	ES	1	+++
<i>Trigona fulviventris</i>	96	M	ES	3	+++
<i>Trigona sp.1</i>	2	M	ES	3	+++
<i>Trigonisca sp.1</i>	1	P	ES	3	+++
Xylicopini					
<i>Xylocopa sp. 1</i>	3	G	SL	3	+
Halictidae					
Augochlorini					
<i>Augochlorini sp.1</i>	6	P	CM	5	+++
<i>Augochlorini sp.2</i>	7	P	CM	5	+++
<i>Augochlorini sp.3</i>	2	P	CM	5	+++
<i>Neocorynura sp.1 cf</i>	1	P	SL	5	+++
<i>Temnosoma sp.1</i>	7	M	PA	4	-
<i>Temnosoma sp.2</i>	1	M	PA	4	-
Halictini					
<i>Agapostemon sp.1</i>	1	P	CM	5	-

<i>Halictini sp.1</i>	2	P	CM	1	+++
<i>Halictini sp.2</i>	1	P	CM	1	+++
<i>Halictini sp.3</i>	1	P	CM	1	+++
Megachilidae					
Anthidini					
<i>Anthodioctes costaricensis cf</i>	1	M	CM	5	+++
Megachilini					
<i>Megachile sp.1</i>	1	M	SL	3	+++
<i>Megachile sp.2</i>	12	M	SL	1	+++
Sphecidae					
<i>Sphecidae sp.1</i>	1	M	SL	1	+

Nota: Incluye la clasificación por rasgos funcionales siendo, a) Tamaño: G= Grande, M= Mediano, P= Pequeño; b) Socialidad: SL= Solitaria, CM= Comunal, ES= Eusocial, PA = Parásita; c) Nidificación: 1 = Cavidades, 2 = Expuesto, 3 = Vegetal, 4 = Parasitado, 5 = Suelo; d) Especialización: +++ = Poliléctica, + = Oligoléctica, - = Cleptoparasítica.

Apéndice H. Listado de EF y sus categorías funcionales asociadas, distribución por ZA y CV, y morfoespecies que agrupan

Entidad funcional	Tamaño	Sociabilidad	Nidificación	Especialización	Andina			Morfoespecies
					Sub Andina	Tropical		
					B	A	H	
EF-1	Pequeño	Poliléctica	Eusocial	Vegetal				<i>Cephalotrigona sp. 1</i> , <i>C. sp. 2</i> , <i>C. sp. 3</i> , <i>C. zexmeniae</i> , <i>Oxytrigona daemonica cf. O. mellicolor cf. O. sp. 1</i> , <i>Plebeia sp. 1</i> , <i>P. sp. 2</i> , <i>Scaptotrigona pectoralis cf. S. sp. 1</i> , <i>S. sp. 2</i> , <i>S. subscuripennis cf. Trigonisca sp. 1</i>
EF-2	Pequeño	Poliléctica	Eusocial	Cavidades	X	X	X	<i>Meliponini sp. 2</i> , <i>M. sp. 3</i> , <i>M. sp. 4</i> , <i>M. sp. 5</i> , <i>M. sp. 6</i> , <i>M. sp. 9</i> , <i>Paratamona musarum cf. P. peckolti cf. P. sp. 1</i> , <i>Scaura sp. 1</i> , <i>Tetragonisca angustula</i>
EF-3	Mediano	Poliléctica	Eusocial	Cavidades	X	X	X	<i>Meliponini sp. 1</i> , <i>M. sp. 8</i> , <i>M. sp. 10</i> , <i>M. sp. 11</i>
EF-4	Mediano	Poliléctica	Solitaria	Suelo				<i>Anthoporini sp. 1</i> , <i>A. sp. 2</i> , <i>A. sp. 3</i>
EF-5	Pequeño	Poliléctica	Comunal	Suelo	X			<i>Augochlorini sp. 1</i> , <i>A. sp. 2</i> , <i>A. sp. 3</i>
EF-6	Grande	Poliléctica	Eusocial	Suelo	X			<i>Bombus atratus</i> , <i>B. sp. 1</i> , <i>Melipona sp. 1 cf</i>
EF-7	Mediano	Poliléctica	Solitaria	Expuesto	X			<i>Euglossa sp. 1</i> , <i>E. sp. 2</i> , <i>E. sp. 3</i>
EF-8	Pequeño	Poliléctica	Comunal	Cavidades	X	X	X	<i>Halictini sp. 1</i> , <i>H. sp. 2</i> , <i>H. sp. 3</i>
EF-9	Pequeño	Poliléctica	Eusocial	Expuesto	X			<i>Paratrigona eutaeniata cf. P. ornaticeps cf. P. rinconi cf</i>
EF-10	Mediano	Oligoléctica	Solitaria	Suelo	X			<i>Eucerini sp. 1</i> , <i>Protandrena sp. 1</i>
EF-11	Grande	Poliléctica	Eusocial	Vegetal	X			<i>Melipona beecheyi cf. M. nigrescens</i>
EF-12	Mediano	Cleptoparasítica	Parasítica	Parasitado	X			<i>Tenmosoma sp. 1</i> , <i>T. sp. 2</i>
EF-13	Pequeño	Oligoléctica	Comunal	Suelo				<i>Agapostemon sp. 1</i>
EF-14	Mediano	Poliléctica	Comunal	Suelo				<i>Anthodioctes costaricensis cf</i>
EF-15	Mediano	Poliléctica	Eusocial	Expuesto	X	X		<i>Apis mellifera</i>
EF-16	Grande	Oligoléctica	Comunal	Cavidades	X			<i>Eulaema meriana cf</i>
EF-17	Mediano	Poliléctica	Solitaria	Vegetal				<i>Megachile sp. 1</i>
EF-18	Mediano	Poliléctica	Solitaria	Cavidades	X			<i>Megachile sp. 2</i>
EF-19	Grande	Poliléctica	Eusocial	Cavidades	X			<i>Meliponini sp. 7</i>
EF-20	Pequeño	Poliléctica	Solitaria	Suelo				<i>Neocorynura sp. 1 cf</i>
EF-21	Pequeño	Oligoléctica	Eusocial	Cavidades	X			<i>Parapatamona sp. 1</i>
EF-22	Pequeño	Poliléctica	Eusocial	Suelo				<i>Plebeia sp. 3</i>
EF-23	Mediano	Oligoléctica	Solitaria	Cavidades	X			<i>Sphécidae sp. 1</i>
EF-24	Pequeño	Oligoléctica	Eusocial	Suelo				<i>Tetragona perangulata cf</i>
EF-25	Mediano	Poliléctica	Eusocial	Vegetal	X	X	X	<i>Trigona fulviventris</i>
EF-26	Mediano	Poliléctica	Eusocial	Suelo				<i>Trigona sp. 1</i>
EF-27	Grande	Oligoléctica	Solitaria	Vegetal	X	X		<i>Xylocopa sp. 1</i>