



Artículo de Investigación

Forrajeo y polinización del arbusto *Malpighia glabra* (Malpighiaceae) y la orquídea *Oncidium cosymbephorum* (Orchidaceae) por abejas *Centris* (Apidae) en la isla Agaltepec, Veracruz, México

Foraging and pollination of shrub *Malpighia glabra* (Malpighiaceae) and orchid *Oncidium cosymbephorum* (Orchidaceae) flowers by *Centris* bees (Apidae) in Agaltepec Island, Veracruz, Mexico

Carmona-Díaz Gustavo*^{1,2}, García-Franco José G³, Hernández Carmona Saul¹, Retureta Aponte Alejandro², Quintana Morales Paulo C¹, López Galindo Adolfo¹, García Orduña Francisco¹

¹Instituto de Neuroetología. Universidad Veracruzana. ²Facultad de Ingeniería en Sistemas de Producción Agropecuaria. Campus Acaucan. Universidad Veracruzana. ³Instituto de Ecología, A.C.

Recibido: 19 de septiembre de 2017

Aceptado: 18 de diciembre de 2017

Puedes encontrar este artículo en: www.uv.mx/eneurobiología/vols/2017/19/19.html

Resumen

Las abejas Neotropicales del género *Centris* (Apidae) están especializadas en el forrajeo de aceites florales de las especies de la familia Malpighiaceae y en la polinización de algunas especies de orquídeas del género *Oncidium*. La actividad diurna de las abejas *Centris* en las regiones tropicales de Veracruz y su grado de especialización al forrajear y polinizar solo algunos tipos particulares de flores permiten tener un excelente modelo de estudio de la ecología conductual de este singular grupo de insectos. En la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México, se observó la interacción mutualística entre la abeja *Centris lunulata*, el arbusto *Malpighia glabra* y la orquídea *Oncidium cosymbephorum*. En la Isla Agaltepec, Lago de Catemaco, Municipio de Catemaco, Veracruz, se realizaron observaciones directas e indirectas de la actividad diurna de las abejas al visitar las flores de *M. glabra* y *O. cosymbephorum*. Se registró la hora de visita, el número de flores visitadas y la frecuencia, y la duración de las visitas. Se registró el sistema de reproducción de las dos plantas. Se exploró una correlación entre el horario de actividad de las abejas y la hora del día. *Centris lunulata* presentó alta frecuencia y duración de visitas y una mayor actividad de forrajeo y polinización en ambas especies de plantas. Se discute sobre la interacción planta-animal mediante la ecología conductual de estas abejas.

Palabras clave: Apidae, Malpighiaceae, Orchidaceae, *Centris*, Polinización, Forrajeo.

Abstract

The Neotropical bees of the genus *Centris* (Apidae) are specialized in the foraging of floral oils of the species of the family Malpighiaceae and in the pollination of some species of orchids of the genus *Oncidium*. The diurnal activity of these bees in the tropical regions of Veracruz and their degree of specialization in foraging and pollinating only some particular types of flowers allow having an excellent model of study of the behavioral ecology of this singular group of Insects. In the region of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico, we observed the mutualistic interaction between the bees *Centris lunulata*, the shrub *Malpighia glabra* and the orchid *Oncidium cosymbephorum*. The work was done on the island Agaltepec, Lake Catemaco, municipality of Catemaco, Veracruz. We made direct and indirect observations of the diurnal activity of bees by visiting *M. glabra* and *O. cosymbephorum* flowers. Visiting time, number of visited flowers and frequency and duration of visits were recorded. In both plant species the reproduction system was recorded. A correlation between the hours of activity of bees and the time of day was explored. It was found that the bee *C. lunulata* on average visits greater number of flowers on both plants and has more frequency and duration of visits and greater foraging and pollination activity in both plant species. The plant-animal interaction is discussed through behavioral ecology.

Keywords: Apidae, Malpighiaceae, Orchidaceae, *Centris*, Pollination, Foraging.

*Correspondencia: Gustavo Carmona Díaz. Instituto de Neuroetología. Universidad Veracruzana. Avenida Dr. Luis Castelazo, Industrial de Las Ánimas, 91190, Xalapa, Veracruz, México. Tel: +52 (228). 8421700. Ext. 11708. Correo electrónico: floralmimicry@yahoo.com.mx

Este es un artículo de libre acceso distribuido bajo los términos de la licencia de Creative Commons, (<http://creativecommons.org/licenses/bync/3.0>), que permite el uso no comercial, distribución y reproducción en algún medio, siempre que la obra original sea debidamente citada.



I. Introducción

El género *Centris* tiene 232 especies registradas alrededor del mundo clasificadas en tres grandes linajes (*Centris*, *Melacentris*, *Trachina*) lo que representa una gran diversidad de estas abejas.¹ Se han reportado algunas especies de abejas de este género como visitantes florales de muchas Angiospermas y otras como sus potenciales polinizadores durante la actividad de forrajeo al recolectar los aceites o el polen.^{2,3} La polinización en las orquídeas ocurre cuando la abeja toca con su cabeza la capucha que contiene los polinios, adhiriéndose estos en la parte frontal de su cabeza para ser transportados hacia otras flores.^{4,5} En las Malpighiaceae, la polinización se presenta por el acarreo del polen en la parte ventral de una flor a otra.²⁻⁴ No obstante, la polinización por abejas en las orquídeas tiene un alto grado de especialización con sus visitantes florales y polinizadores, pudiendo llegar a depender de una o muy pocas especies de abejas para la polinización de las flores.⁶ Lo mismo ocurre en el caso de la polinización de las Malpighiaceae que tiene una especialización muy marcada por abejas del género *Centris*.⁷ Los escasos estudios de interacción abeja-planta en familias como Orchidaceae y Malpighiaceae, hacen esencial la identificación de polinizadores potenciales para conocer la ecología del comportamiento durante el proceso de polinización de estos dos grupos de plantas.

Existe estrecha relación entre abejas del Género *Centris* (Apidae) y la polinización de orquídeas del género *Oncidium*.⁷ Pero pocas especies de abejas *Centris* han sido documentadas como polinizadoras de estas orquídeas.⁸ En primer lugar, porque es difícil ubicar poblaciones de las orquídeas de este género⁹ y en segundo lugar, porque es aún menos frecuente encontrar sitios donde habiten tanto orquídeas del género *Oncidium*¹⁰ como individuos de la familia Malpighiaceae.¹¹ Las orquídeas *Oncidium* son epífitas y en pocas ocasiones utilizan como hospederos a árboles, arbustos o lianas de Malpighiaceae y lo más común es que se encuentren en hospederos de otras familias de plantas.¹²

En la región de Los Tuxtlas, Veracruz, se observó a abejas *Centris*¹³ teniendo gran actividad de visitas sobre un el arbusto *Malpighia glabra*, en las cuales, removían y depositaban los polinios de la orquídea *Oncidium cosymbephorum* que es endémica de Veracruz.¹⁴ La forma en que las abejas *Centris* efectúan la remoción de polinios es como se ha reportado para algunas especies de abejas del género sobre otras especies de plantas. Además de que se caracteriza por ser recolectoras de aceites florales, actividad durante la cual debe haber un adecuado ajuste entre el polinizador y la flor para establecer contacto con las partes florales reproductivas y pueda efectuarse la remoción y deposición de los polinios.¹² Es importante destacar que los individuos de la orquídea *O. cosymbephorum* crecían de forma epífita sobre los arbustos de *M. glabra*, por lo cual, se pudo registrar el comportamiento del polinizador en ambas especies de plantas. Por lo anterior, el presente estudio tuvo como objetivo registrar a los polinizadores de *O. cosymbephorum* y cuantificar la remoción y deposición de polinios, así como también a los de *M. glabra* por la remoción del polen, determinando el sistema de polinización entre las abejas *Centris* y las flores de *O. cosymbephorum* y *M. glabra*.

Las preguntas de estudio fueron las siguientes: 1) ¿Cómo es el sistema de polinización de ambas plantas? ¿Las abejas del género *Centris* son polinizadoras de ambas especies de plantas? ¿Cómo es la actividad de forrajeo y polinización de las abejas *Centris*?

2. Método

El trabajo se efectuó en la Isla Agaltepec (18° 24' - 18° 25' de latitud Norte y 95° 05' - 95° 06' de longitud Oeste), Municipio de Catemaco, Veracruz, México (Figura 1). El área tiene 8.3 ha y se ubica a 432 m s. n. m. El clima es cálido-húmedo con temperatura máxima de 36°C y mínima de 13°C. La precipitación promedio es de 1980 mm. Además, la vegetación se integra por selva mediana subcaducifolia, riparia y secundaria.¹⁴

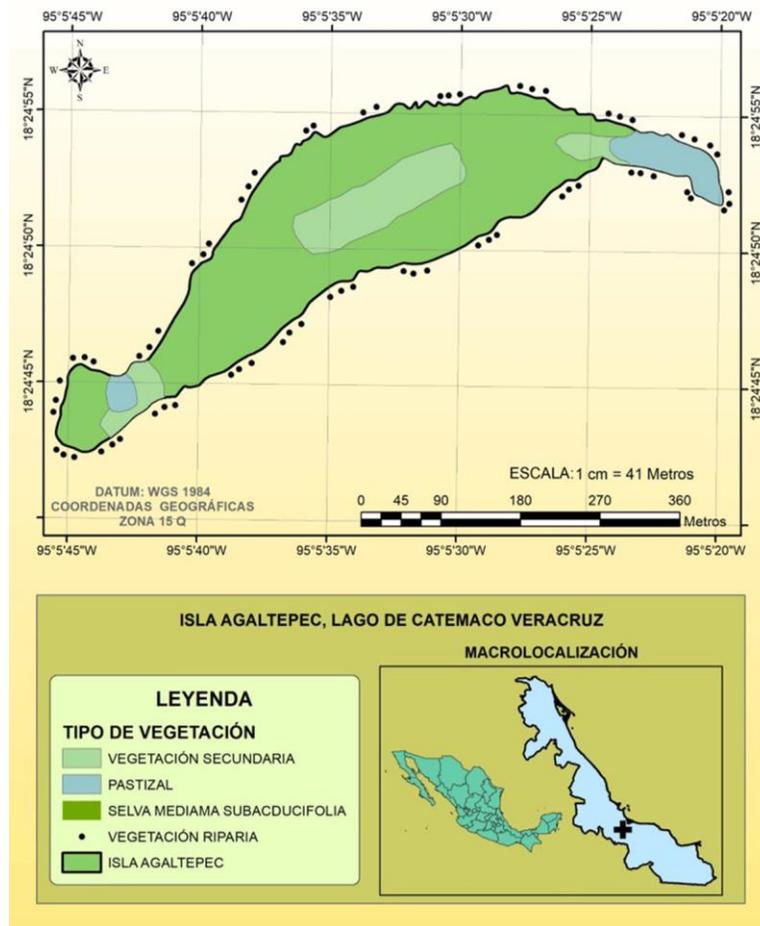


Figura 1. Isla Agaltepec, Lago de Catemaco, Municipio de Catemaco, Veracruz, México.

2.1. Autopolinización

Para evaluar la necesidad de un vector (polinizador), se seleccionaron al azar 20 individuos de *M. glabra* y 40 de *O. cosymbephorum*. A cada individuo de *M. glabra* se le embolsaron tres ramas con malla mosquetero que contenían 113 botones florales. El control de *M. glabra* consistió en dejar sin bolsa a tres ramas del mismo individuo con similar número de botones. En 20 individuos de *O. cosymbephorum*, se embolsó con malla mosquetero una inflorescencia, conteniendo 12 flores. El control consistió en dejar sin embolsar a 20 plantas seleccionadas al azar. Los registros de producción de frutos se hicieron

semanalmente y las bolsas se retiraron cuando las flores de las plantas terminaron su tiempo de vida. Se contabilizó el número de frutos producidos en los grupos controles y experimentales y se realizó una comparación.

2.2. Polinizadores

El registro de los visitantes florales y potenciales polinizadores se realizó para ambas especies de plantas y las observaciones se realizaron durante la época de floración que ocurre de septiembre a diciembre. Se seleccionaron al azar los individuos y fueron observados por tres días continuos. Además, a cada visitante se le registró el número de flores visitadas, la frecuencia y la duración de

la visita, y se anotó la temperatura ambiente con un termo higrómetro marca Sunto. Se exploró una correlación entre el horario de actividad de los visitantes florales y la hora del día.

Las abejas polinizadoras se distinguieron de los visitantes a partir del registro de la actividad desarrollada durante la visita. Los polinizadores de *O. cosymbephorum* se designaron por la remoción y transporte de los polinios y/o por la deposición de los polinios en el estigma y en el caso de la planta de *M. glabra* fue distinguiendo la remoción, transporte y/o colocación del polen. Además, se realizaron observaciones indirectas de la remoción de polinios de *O. cosymbephorum* registrando las flores al final del día que quedaron sin polinios. Finalmente, se capturaron algunos especímenes utilizando una red entomológica los cuales fueron

enviados para su determinación al Departamento de Química y Biología de la Universidad de Las Américas en Puebla, México y al Departamento de Entomología de la Universidad de Kansas, Estados Unidos, con los doctores Carlos Vergara Briceño y Ricardo Ayala, respectivamente.

3. Resultados

3.1. Autopolinización

Las inflorescencias de ambas especies de plantas que fueron excluidas de los polinizadores no produjeron frutos a diferencia de las que estuvieron expuestas que sí desarrollaron frutos. Los individuos de *M. glabra* produjeron 266 frutos en total, mientras que las plantas de *O. cosymbephorum* desarrollaron 16 frutos (Cuadro 1).

Cuadro 1. Frutos producidos de *M. glabra* y *O. cosymbephorum* en el experimento de autopolinización

Especie	Individuos con bolsa	Flores con bolsa	Total frutos	Individuos sin bolsa	Flores sin bolsa	Total frutos
<i>M. glabra</i>	20	2263	0	20	2196	266
<i>O. cosymbephorum</i>	20	250	0	20	245	16

3.2. Polinizadores

Se registraron tres abejas de la familia Anthophoridae visitando las flores de *O. cosymbephorum* y *M. glabra*, de las cuales, *Centris lunulata* (Figura 2) se observó con

mayor frecuencia de visita que *Centris* sp.1 y *Centris* sp.2 en flores de *M. glabra* (Cuadro 2). Las tres especies de abejas son recolectoras de los aceites florales producidos en los elaióforos de *M. glabra*.



Figura 2. Abeja *Centris lunulata* polinizador y recolector de aceites de las flores del arbusto *Malpighia glabra* (izquierda) y polinizador de la orquídea endémica de Veracruz *Oncidium cosymbephorum* (derecha).

Cuadro 2. Actividad de las tres abejas del género *Centris* en las flores de *M. glabra*.

Especie	Frecuencia total de visita	Duración total de las visitas	Total de flores visitadas
<i>Centris lunulata</i>	91	1.51 h	1000
<i>Centris</i> sp1	2	10 seg	2
<i>Centris</i> sp2	1	2 seg	1

Centris lunulata tiene aproximadamente 1.5 cm de longitud y su cabeza es de color negro y el abdomen de tono anaranjado y la parte dorsal tiene una banda angosta de color amarillo, muy visible cuando se encuentran en vuelo. Al parecer son abejas solitarias que nidifican en el suelo donde hacen cavidades de aproximadamente 20 cm de profundidad. Sin embargo, poco se conoce sobre su biología. Por otro lado, *Centris* sp.1 tiene aproximadamente 2 cm de longitud y su cabeza es de color negro y el abdomen de tono anaranjado y no tiene banda amarilla. Probablemente esta especie es colonial, ya que frecuentemente se le observó visitando las flores de *M. glabra* en grupos de 3-7 individuos. También es probable que sea territorial puesto que fue más agresiva que las otras dos. *Centris* sp.2 es otra abeja que se observó visitando ambas especies de plantas. Esta especie fue vista en pocas ocasiones. Además, durante las visitas que efectuaron a *O. cosymbephorum* se registró la remoción de polinios, aunque se observó escasa actividad observada de esta abeja sobre las flores de *M. glabra*. Es importante indicar que no se pudo recolectar un ejemplar de esta abeja por lo cual no se determinó su especie.

El patrón de actividad de *C. lunulata* varió en el espacio y tiempo. Las observaciones directas sobre las flores de *M. glabra*, indicaron que *C. lunulata* tuvo mayor frecuencia y duración de visitas en *M. glabra* que en *O. cosymbephorum*. La actividad de *C.*

lunulata de acuerdo a la hora del día fue con mayor número de visitas a las flores de *M. glabra* entre las 08:00 y las 12:00 h, decreciendo esta actividad de las 13:00 a las 17:00 h ($r = -0.826$, $P < 0.003$) (Figura 3). Las visitas de *C. lunulata* a las flores de *M. glabra* fueron muy rápidas (menos de 1 segundo por flor), durante las cuales se observó que recolectaba el aceite de los elaióforos. Además, antes de posarse sobre una flor, *C. lunulata* primero la visualizaba unos cuantos segundos, para después posarse colocando la cabeza enfrente del pétalo más grande y sus extremidades entre los demás pétalos justo encima de cada par de elaióforos. De esta forma apretaba las glándulas para extraerles el aceite y almacenarlo en sus tibias, en esta postura el polen se adhería al centro del abdomen.

En cuanto a la actividad de *C. lunulata* sobre las flores de *O. cosymbephorum*, se observó a *C. lunulata* removiendo y depositando polinios en las flores de otras plantas de *O. cosymbephorum* que resultaron en la producción de frutos. Las observaciones indirectas de *O. cosymbephorum* mostraron 981 flores sin remoción de polinios, 141 con remoción y 115 frutos producidos cuyo porcentaje se muestra en la Figura 4. Es pertinente indicar que para la deposición de los polinios es necesaria una visita doble por parte de las abejas: 1) al retirarlos de una flor y 2) al colocarlos en la flor de otra planta.

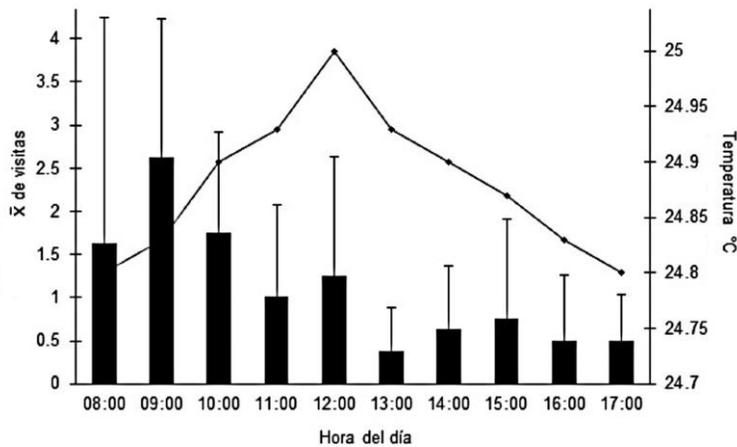


Figura 3. Actividad de *Centris lunulata* al efectuar el forrajeo de las flores de *Malpighia glabra* a lo largo del día. La línea indica la temperatura que se registró durante los días de observación.

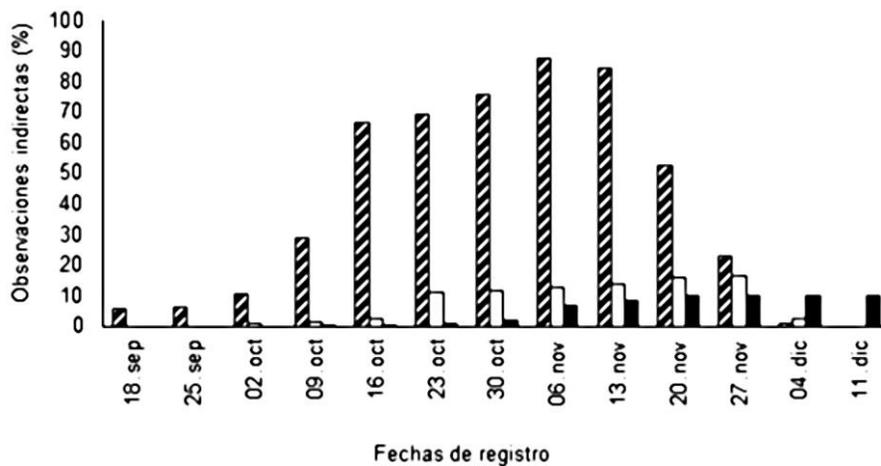


Figura 4. Observaciones indirectas de la actividad de *Centris lunulata* sobre las flores de *Oncidium cosymbephorum* para remover y depositar los polinios. (barras transversales = flores con polinios; barras blancas = flores con polinios removidos; barras negras = frutos).

4. Discusión

La actividad de forrajeo de las abejas *C. lunulata* durante la polinización de *M. glabra* y *O. cosymbephorum* es evidencia de que ambas plantas necesitan de uno o varios polinizadores para la fecundación de sus flores, puesto que las flores excluidas de las dos especies de plantas no produjeron frutos. La transferencia del

polen en *M. glabra* y de los polinios en *O. cosymbephorum* debe ser efectuada por *C. lunulata*, por lo cual, las plantas estudiadas no son autóгамas y requieren de polinizadores.

La estrecha relación mutualística entre Malpighiaceae y Apidae-Centridinii mencionada en la literatura hacía suponer que abejas de los géneros *Centris*, *Epicharis* o *Hemisiella*^{1,2,5} fueran los visitantes florales y potenciales polinizadores de *Malpighia glabra*. Sin embargo,

en algunas especies arbustivas del género *Malpighia* se conoce que abejas recolectoras de aceites del género *Centris* actúan como únicos visitantes florales, infiriendo que por tal razón, deberían ser también los potenciales polinizadores en la especie estudiada.⁵ Los registros sobre estas especies de abejas corresponden a observaciones aisladas y anecdóticas de las visitas de estas abejas a las flores de *Malpighia*, sin efectuar un estudio particular sobre la polinización, la autopolinización de las plantas y la actividad de forrajeo de las abejas. Particularmente, el comportamiento observado de *Centris lunulata* muestra la importancia de considerar la actividad de la alimentación junto con la polinización. En algunos estudios se ha mostrado que las abejas *Centris* pueden modificar su comportamiento de alimentación, y, por lo tanto, de polinización dependiendo de las condiciones climáticas y fenológicas.^{5,13,14} Sin embargo, la escasa presencia de individuos de *C. lunulata*, se refleja en la poca producción de frutos de *M. glabra* y nula presencia de frutos de *O. cosymbephorum*.¹⁴

La actividad diurna de *C. lunulata* con mayor actividad antes del mediodía (ver Figura 3) puede tener algunas posibles explicaciones. La primera tiene que ver con la temperatura que influye directamente con la actividad de cualquier abeja.⁴ Muchas especies de abejas tienen óptimos de temperatura donde desarrollan sus múltiples actividades como la alimentación y la construcción de nidos.⁶ En el caso de *C. lunulata* probablemente el aumento de la temperatura y de la sensación térmica que puede subir varios grados más, implique una disminución de actividad a lo largo del día por el sobrecalentamiento corporal de los individuos. En varias ocasiones se observaron individuos de esta abeja en días nublados y con lluvia con una mayor frecuencia de visita que en días soleados, aunque esto también puede reflejar la necesidad de materiales para alimentación o construcción y el cuidado parental.¹⁵ Otra posible explicación es que por el aumento de la temperatura, los aceites esenciales florales de *M. glabra* se dejen de producir en los elaióforos del arbusto, ya bien sea por un mecanismo fisiológico de la planta o

por evaporación con lo cual las abejas *C. lunulata* dejan de visitar por la falta de recompensa floral.¹⁶

Para la orquídea *O. cosymbephorum* no se tenían registros de las abejas que removían y depositaban polinios en los estigmas para la fecundación y producción de frutos. Siendo *O. cosymbephorum* una especie sin recompensa floral como aroma, aceites esenciales volátiles o néctar¹⁴ se proponía como autógama por lo que la presencia de polinizadores no era necesaria o bien que la frecuencia de visita y actividad de forrajeo fuera muy escasa. Las visitas frecuentes, la remoción y deposición de polinios evidenciaron que *C. lunulata* es el polinizador potencial de *O. cosymbephorum*. Aunque no se descarta que, en años posteriores, las otras dos especies de las abejas *Centris* sp.1 y *Centris* sp.2, puedan presentar mayor número poblacional en comparación con *Centris lunulata* y funcionar como polinizadores de *M. glabra* y *O. cosymbephorum*. Desde nuestro entendimiento no hay registrado una interacción donde tres abejas del género *Centris* participen activamente en el forrajeo y la polinización de dos especies de plantas de diferentes familias, pero con morfología y color florales muy similares.

El hecho de que *M. glabra* con recompensa floral y *O. cosymbephorum* sin recompensa floral compartan el mismo polinizador a pesar de la diferencia en el tamaño de las flores, muestra que otros factores deben estar involucrados en la atracción de *C. lunulata*. La morfología floral entre ambas plantas no es idéntica, pero si existen similitudes entre sus partes florales, por lo que algunos rasgos en las flores (estructuras y/o colores), pueden ser los detonadores de la interacción tripartita. La similitud entre las flores de *M. glabra* y *O. cosymbephorum* parece tener varios componentes. Por un lado, las estructuras florales fueron similares (pétalos y sépalos), aunque también están relacionados morfológicamente los elaióforos y el polen de *M. glabra* con las verrugosidades del labelo y los polinios de *O. cosymbephorum*. El color es un componente importante en la atracción de *C. lunulata* y en *M. glabra* y *O. cosymbephorum* es probable que el color magenta sea el principal responsable en la atracción de *C. lunulata*. Hasta

el momento no hay claridad sobre las características florales involucradas directamente en la atracción de *C. lunulata*, por lo que serán importantes las manipulaciones experimentales en la simetría y morfología floral y pigmentación de las estructuras florales en ambas especies.

La forma biológica epífita de *O. cosymbephorum* permitió observar que la distancia entre esta y *M. glabra* es determinante para que *Centris lunulata* visite las flores de la orquídea. Las inflorescencias de *O. cosymbephorum* que estaban cerca de las ramas de *M. glabra* presentaron mayor cantidad de frutos en comparación con aquellas donde la distancia con *M. glabra* fue más grande. Se observó que, sin la presencia de *M. glabra*, el éxito reproductivo de la orquídea parece disminuir, aunque esto debe probarse de manera experimental, ya que la similitud estructural floral puede hacer posible que favorezca la polinización. En este caso existe la posibilidad de que la similaridad¹⁴ de *O. cosymbephorum* sea adaptativa¹⁷ y que la presencia de las flores del arbusto *M. glabra* este directamente implicada en el éxito reproductivo de *O. cosymbephorum*. Esto hace suponer que el sistema de polinización de *M. glabra* es por la recompensa floral (polen y aceites) que obtiene *C. lunulata* pero que la polinización de *O. cosymbephorum* con flores sin recompensa floral implique otro tipo de sistema puesto que aún sin la recompensa parece implicar la atracción de *C. lunulata*. Dos hipótesis deberán ser probadas, mimetismo floral batesiano y efecto magnético de las especies. Pero también resulta interesante mostrar que el éxito reproductivo de *O. cosymbephorum* junto a *M. glabra* solo refleje la alta densidad de polinizadores visitando más a *M. glabra* por las recompensas, pero esto tendría que probarse experimentalmente en poblaciones aisladas donde la orquídea se encuentre sin la presencia de *M. glabra*.

5. Agradecimientos

Los autores agradecen a Ramón Santos Villegas su apoyo en campo y a los tres revisores anónimos por sus atinadas observaciones.

6. Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses

7. Referencias

1. Sánchez-Marroquín H. A. Diversidad y variación temporal de abejas del género *Centris* (Hymenoptera: Apidae: Centridini) en el ecosistema de bosque seco Desierto de la Tatacoa (Neiva-Huila). Universidad Militar Nueva Granada. 2017 p. 30.
2. Martins A, Melo G. The new World oil collecting bees *Centris* and *Epicharis* (Hymenoptera: Apidae): molecular phylogeny and biogeographic history. *Zool. Scr* 2016 45: 22-33.
3. Aguiar C. Flowers visits of *Centris* bees (Hymenoptera: Apidae) in an Area of Catinga, Brazil. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 2002 37: 1-5.
4. Magalhaes C, Freitas B. Introducing nests of the oil-collecting bee *Centris analis* for pollination of acerola (*Malpighia emarginata*) increases yield. *Apidologie* 2013 44: 234-239.
5. Sigrist M, Sazima M. Pollination and reproductive biology of twelve species of Neotropical Malpighiaceae. *Ann. Bot.* 2004 94: 33-41.
6. Rabelo L, Guilmaraes M, Alves E, Augusto S. Differentiated use of pollen sources by two sympatric species of oil-collecting bees. *J. Nat. Hist.* 2014 48: 1595-1609.
7. Damon A. A, Cruz L. Fragrance in relation to pollination of *Oncidium sphacelatum* and *Trichocentrum oerstedii* (Orchidaceae) in the Soconusco Región of Chiapas, México. *Selbyana* 2006 27: 186-194.
8. Liu, H, Pemberton R. Pollination of an invasive orchid, *Cyrtopodium polyphyllum* (Orchidaceae), by an invasive oil collecting

- bee, *Centris nitida*, in southern Florida. *Botany* 2010 88: 290-295.
9. Pansarin E, Pansarin L. Reproductive biology of *Trichocentrum pumilium*: an orchid pollinated by oil-collecting bees. *Plant Biol.* 2011 13: 576-581.
 10. Pemberton R. Pollination of the ornamental orchid *Oncidium sphacelatum* by the naturalized oil-collecting bee (*Centris nitida*) in Florida. *Selbyana*, 2008 29: 87-91.
 11. Rasmussen C, Olsen L. Oil flowers and oil-collecting bees. *Scandinavian Association for Pollination Ecology* 2011 39: 23-31.
 12. Vinson S, Frankie G, Williams H. Chemical ecology of bees of the genus *Centris* (Hymenoptera: Apidae). *Fla. Entomol* 1996 79: 109-129.
 13. Carmona-Díaz G. La importancia de la comunidad vegetal para la conservación de orquídeas del género *Trichocentrum*. En Sánchez-Velázquez L, Galindo-González J, Díaz-Fleisher F. *Ecología, Manejo y Conservación de los Ecosistemas de Montaña. Comisión para el conocimiento y uso de la biodiversidad. Universidad Veracruzana. Mundi Prensa México. 2014 p 12.*
 14. Carmona-Díaz G, García-Franco JG. Reproductive success of the non-rewarding *Oncidium cosymbephorum* (Orchidaceae) facilitated by the oil-rewarding *Malpighia glabra* (Malpighiaceae). *Plant Ecol.* 2008 2: 20-29.
 15. Mello M, Bezerra E, Machado I. Functional roles of Centridinii oil bees and Malpighiaceae oil flowers in pollination networks. *Biotropica.* 2013 45: 45-53.
 16. Sazan M, Bezerra A, Freitas B. Oil collecting bees and *Byrsonima cydoniifolia* (Malpighiaceae) interactions. *An. Acad. Bras. Cienc.* 2014 86: 4-10.
 17. Asuncao M, Maura H, Claro K. Do ant visitors to extrafloral nectaries of plants repel pollinators and cause indirect cost of mutualism? *Flora.* 2014 209: 1-10.