



**Efecto de cambios ambientales en rasgos morfológicos y sensoriales asociados
a la especialización de labores en la abeja de la miel *Apis mellifera***

Laura María Herrera Gutiérrez

Director

Andre J. Riveros Ph.D.

Trabajo de grado presentado como requisito para obtener el título de:

Bióloga

Universidad del Rosario
Facultad de Ciencias Naturales
Bogotá, Colombia

2020

Resumen

La división de labores es el cimiento de la organización social de los insectos. La eusocialidad se caracteriza por, además de otros factores, la división de castas laborales. Uno de los factores que determinan la asignación de labores autoorganizadas es el modelo de umbral de respuesta, que asume que la especialización depende de la variabilidad en la sensibilidad a estímulos asociados con la realización de una tarea. En el caso de *Apis mellifera*, la recolección de agua, polen y néctar principalmente. La disponibilidad de estos recursos puede variar en el tiempo debido a cambios en factores ambientales. En este estudio se propone que en *A. mellifera* la especialización en labores de recolección se relaciona con diferencias en el tamaño y número de rasgos morfológicos y sensoriales los cuales están asociado a cambios en variables ambientales a través del tiempo. Los resultados muestran que un aumento en la precipitación puede generar que las magnitudes de los rasgos morfológicos disminuyan, mientras que los rasgos sensoriales tienen un comportamiento diferente. Por otro lado, las abejas especializadas en la recolección de polen y la mezcla de polen-líquido, las cuales son similares entre sí, tienden a tener mayor tamaño corporal y número de sensilas que las recolectoras de líquido.

Palabras claves: Modelo umbral de respuesta, división de labores, precipitación, insectos sociales, forrajeo.

Abstract

The division of labor is the foundation of social organization in insects. Eusociality is mainly characterized by, in addition to other factors, the division of labor castes. One of the factors that determine the allocation of self-organizing tasks is the response threshold model, which assumes that specialization depends on the variability in sensitivity to stimuli associated with performing a task. In the case of *Apis mellifera*, the collection of water, pollen and nectar mainly. The availability of these resources may vary over time due to changes in environmental variables. In this study it is proposed that in *A. mellifera* the specialization in collection tasks is related to differences in the size and number of morphological and sensory traits which are associated with changes in environmental variables over time. The results show that an increase in precipitation can cause the magnitudes of the morphological traits to decrease, while the sensory traits have a different behavior. On the other hand, bees specialized in collecting pollen and the pollen-liquid mixture,

which are similar to each other, tend to have a larger body size and number of sensilla than liquid collectors.

Key words: Response threshold model, division of labor, social insects, foraging.

Introducción

La división de labores es el cimiento de la organización social de los insectos (Beshers & Fewell, 2001). La organización social incluye un entramado de características, como el número de individuos, sus relaciones conductuales y genéticas, y la forma en que se divide la reproducción y labores entre ellos (Ross & Keller, 1995). En la eusocialidad, el nivel más alto de organización social, los miembros adultos pertenecen a dos o más generaciones superpuestas, se encargan de manera cooperativa de los jóvenes y se dividen en castas laborales para trabajos dentro de la colonia y fuera de ella (Beshers & Fewell, 2001). Uno de los factores que determina la asignación de labores dentro de grupos eusociales de insectos es el polietismo temporal en donde las abejas trabajadoras cambian de tareas con el paso del tiempo (relacionado con la edad y modificaciones fisiológicas en los organismos) (Robinson, 2009) (Walter, 2011).

Por ejemplo, las abejas recién emergidas se desempeñan en la limpieza de la celda. Posteriormente, estos individuos se dedican a desarrollar labores de cuidado y crianza, en donde generalmente se encargan del cuidado de las larvas (Johnson, 2010). Entre 12 y 18 días su repertorio de tareas va desde la construcción y mantenimiento de nidos, la recepción y procesamiento de néctar, hasta la protección de la entrada del nido (Johnson, 2010). Una vez se realiza la transición al forrajeo, las abejas ya no se dedican a realizar tareas dentro del nido y se enfocan en la búsqueda de cuatro recursos necesarios para la colonia: agua, polen, néctar y propóleos (Johnson, 2010).

Por otro lado, en el polietismo morfológico o casta morfológica el tamaño y forma de los trabajadores se correlaciona con las tareas que realizan (Johnson, 2010; Riveros & Gronenberg, 2010). Este tipo de castas se han identificado en termitas y aproximadamente el 15% de los géneros de hormigas, en donde existen múltiples castas como resultado de las diferencias en el crecimiento alométrico durante su desarrollo larval (Robinson, 2009; Jaffé et al, 2007). Los dos casos de polietismo presentados, la morfología y la maduración temporal, evolucionaron probablemente para mejorar el rendimiento global de la colonia (Riveros & Gronenberg, 2010).

No obstante, la división de labores puede surgir a través la autoorganización como resultado de las interacciones entre los individuos, esto sin influencia directa de presiones selectivas (Page & Mitchell, 1998). Un ejemplo de autoorganización en sistemas sociales es el modelo de umbral de respuesta (MUR). En el MUR se afirma que los individuos que componen un sistema eusocial tienen diferentes niveles de sensibilidad asociados con el desempeño de una tarea (Bonabeau et al, 1996). Este sistema conduce a la aparición de trabajadores especializados que responden mejor a estímulos asociados con requisitos de tareas particulares, a partir de características intrínsecas de los individuos (Theraulaz, et al, 1998). En comunidades de insectos, el modelo mejor estudiado de división de labores basadas en el MUR es el sistema de especialización de tareas durante el forrajeo en *A. mellifera*.

De acuerdo con esto, los umbrales de respuestas variables, producto de diferencias en la morfología y un proceso sensorial-fisiológico, en la percepción de sacarosa, están causalmente vinculados con la especialización en las labores de forrajeo (Pankiw & Page, 2000). Por ejemplo, las abejas forrajeras que poseen umbrales de respuesta más bajos (sensibilidad alta) son recolectoras de agua, seguidas por las recolectoras de polen, néctar y la mezcla de polen-néctar, éstas con umbrales de respuesta crecientes, respectivamente. Siguiendo este orden de ideas, la jerarquía de las recolectoras especializadas, iniciando con un umbral de respuesta bajo y finalizando en un umbral de respuesta alto sería (Pankiw & Page, 2000):

*Recolectores de agua < Recolectores de pólen < Recolectores de nectar
< Recolectores de la mezcla de polen y nectar*

Factores que determinan la variación en umbrales de respuesta

Las diferencias en umbrales de respuesta de los individuos están fuertemente influenciadas por un componente genético, ya que taxa pertenecientes al orden Hymenoptera han generado altos niveles de apareamiento múltiple o “poliandria” (Oldroyd & Fewell, 2007). Un factor que contribuye a la evolución de la poliandria es que la diversidad genética generada dentro de las colonias les proporciona un sistema de especialización de labores con bases genéticas (Crozier & Page, 1985). Esto les permite garantizar un tipo de resiliencia a perturbaciones ambientales, manteniendo la homeostasis dentro de las comunidades (Oldroyd & Fewell, 2007). Adicionalmente, las diferencias presentadas a nivel de sensibilidad sensorial también están ligadas a la edad de las abejas (Riveros

& Gronenberg, 2010). Ahora bien, una pregunta que surge de la información hasta ahora obtenida es ¿qué ocasiona que los individuos de *A. mellifera* presenten diferentes niveles de sensibilidad?

Los neuromoduladores pueden regular la sensibilidad sensorial a nivel del sistema nervioso central (Page & Mitchell, 1998). La octopamina y tiramina pueden actuar en todos los niveles de sistema nervioso y motor de los insectos, modulando la sensibilidad de los receptores sensoriales y aumentando significativamente la capacidad de respuesta a la sacarosa (Harris & Woodring, 1992; Spaethe et al, 2007). En cambio, la dopamina y el antagonista del receptor de dopamina 2-amino-6,7-dihidroxi-1,2,3,4-tetrahidronaftaleno (6,7-ADTN) disminuyen la capacidad de respuesta a la sacarosa (Harris & Woodring, 1992; Scheiner et al, 2002).

Adicionalmente, las diferencias en la sensibilidad sensorial pueden depender del tamaño del organismo, y por ende del tamaño de las estructuras sensoriales como las antenas, los ojos y los ocelos (Spaethe et al, 2007). Por ejemplo, el aumento en la sensibilidad olfativa del abejorro *Bombus terrestris* está correlacionada con una mayor longitud de las antenas, número y densidad de las sensilas olfativas (Spaethe et al, 2007). Esto, al tener una mayor capacidad de para captar moléculas de olor (Spaethe et al, 2007). De igual manera, en abejas europeas y africanizadas el aumento en el tamaño corporal y número de sensilas olfativas es mayor en abejas recolectoras de polen y agua en comparación con las abejas recolectoras de néctar (Riveros & Gronenberg, 2010). De acuerdo con esto, es posible que las diferencias encontradas en la sensibilidad asociada al desempeño de tareas se deban al aumento del tamaño corporal total o al número y tamaño de las sensilas encontradas en las antenas de *A. mellifera* (Riveros & Gronenberg, 2010).

Factores que influyen las necesidades nutricionales

La decisión de recolectar carbohidratos y proteínas en diferentes proporciones depende de: 1) la cantidad de recursos almacenados en la colonia, 2) el número de larvas o crías y 3) los recursos disponibles en el medio ambiente (Bilisik et al, 2008). En primer lugar, mantener una nutrición adecuada dentro de las colonias permite el desarrollo de individuos saludables (Brodschneider & Crailsheim, 2010). Las larvas dependen específicamente de las proteínas y la escasez de este nutriente tiene implicaciones importantes en la producción de individuos reproductores y obreras (Brodschneider & Crailsheim, 2010). En segundo lugar, el número de larvas criadas puede reducirse para mantener la calidad de la descendencia (Brodschneider & Crailsheim, 2010) o bien,

el tamaño de la descendencia puede verse disminuido debido a la escasez de nutrientes (Rembold & Lackner, 1981). De igual manera, también se genera una disminución en el rendimiento óptimo de la capacidad de vuelo durante el forrajeo (Brodschneider, 2009) y calidad de los trabajadores en desarrollo (Brodschneider & Crailsheim, 2010). Por último, el papel de las variables ambientales en donde se desarrollan los individuos es de suma importancia. Esto, dado por los patrones de variación estacional, ya que la disponibilidad de recursos se encuentra sujeta a los cambios en temperatura, precipitación y diversidad de la vegetación circundante a la colonia (McNally & Schneider, 1992).

Entender la especialización en labores de *Apis mellifera* permite dilucidar la manera en la que se está realizando y asegurando la obtención de recursos para la nutrición de la colonia. La obtención de estos recursos depende, en gran medida, de la vegetación circundante y/o recursos disponibles que varían en el tiempo (McNally & Schneider, 1992). Sin embargo, el éxito del forrajeo también se debe a la capacidad o facilidad que tienen los individuos para recibir la información que se encuentra disponible en el ambiente (Scheiner et al, 2001). La capacidad para recibir información está determinada, en parte, por los rasgos morfológicos y sensoriales de cada individuo (Page & Mitchell, 1998; Spaethe et al, 2007). Las variaciones en el tamaño, número y forma de estos rasgos conducen a una recepción de información diferente para cada individuo y con ello la oportunidad de obtener ciertos tipos de recursos (Bonabeau et al, 1996; Pankiw & Page, 2000). Es decir, una recepción diferencial de la información contribuye a la especialización de labores. De acuerdo con esto, el objetivo de este estudio es analizar si los rasgos morfológicos y sensoriales de forrajeras especializadas en diferentes labores de recolección varían en función de cambios en la precipitación y temperatura a través del tiempo.

Metodología

Recolección y determinación de grupos conductuales

Los individuos de *A. mellifera* fueron colectados durante el primer semestre del 2017 (marzo-junio) en el apiario de la Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá-Colombia. Se capturaron 492 individuos en la entrada de la colonia seleccionada. Posteriormente, las abejas fueron sacrificadas al colocarlas en frío durante una hora aproximadamente. Los 3 grupos conductuales (recolectoras de líquido, polen y la mezcla de polen-líquido) se determinaron midiendo el contenido

estomacal, el cual se obtuvo oprimiendo suavemente el abdomen de las abejas y verificando la presencia o ausencia de polen de la siguiente manera:

- Recolectoras de líquido (L): individuos que tenían un volumen de contenido estomacal $>5\mu\text{L}$.
- Recolectoras de polen (P): individuos que se caracterizaron por la presencia de polen y un volumen de contenido estomacal $< 5\mu\text{L}$.
- Recolectoras de la mezcla de polen-líquido (PL): se caracterizaron por tener un volumen de contenido estomacal $> 5 \mu\text{L}$ y polen en sus corbículas (tibias de las patas posteriores).

Medidas morfológicas y sensoriales

- Clasificación por edades:

Debido a que los individuos de *A. mellifera* tienden a cambiar sus preferencias alimentarias a medida que envejecen, solo se tuvieron en cuenta a los individuos jóvenes. Para esto, se usó el estado del ala como un indicador de la edad de cada uno de ellos. Posteriormente, se retiraron, montaron las alas en una lámina portaobjetos y fueron fotografiadas (Johnson, 2010). Por último, se determinaron cuatro estados de daño del ala anterior: estado 0 (sin daño), estado 1 (sin daño en las venas alares), estado 2 (daño en las venas alares) y estado 3 (daño en las celdas alares). Solo se tuvieron en cuenta individuos que se encontraran categorizados dentro de los estados 0 y 1 (Riveros & Gronenberg, 2010).

Para cada abeja se realizaron distintas medidas:

- Masa corporal: teniendo en cuenta la cabeza y el tórax (incluyendo las patas, alas y antenas). En esta medida se excluyó el abdomen, debido a que los diferentes volúmenes de contenido estomacal de los individuos analizados podrían ocasionar errores en los valores de este rasgo. Para esto se utilizó una balanza analítica precisa SWISS MADE LX220A-321.
- Ancho de la cabeza y longitud del flagelo: se retiraron la cabeza y los flagelos del cuerpo de las abejas. Los flagelos se montaron en una lámina de vidrio y se cubrieron

con una laminilla cubreobjetos. A continuación, se tomaron fotografías de las cabezas (en vista frontal) y los flagelos con ayuda de un estereoscopio y una reglilla como marco de referencia. Posteriormente, se midió el ancho máximo de la cabeza (incluyendo los ojos compuestos) y la longitud de los flagelos utilizando el software ImageJ version VJ52a ((National Institutes of Health, USA) (Riveros & Gronenberg, 2010).

- **Conteo de sensilas:** se seleccionaron al azar individuos pertenecientes a cada grupo conductual para realizar este conteo. Luego, se cubrió cada una de las antenas con 2 o 3 capas finas de esmalte para uñas transparente (Sally Hansen Nailgrowth miracle EE. UU.) y se secaron al aire libre durante 7 minutos cada capa. Después de pintar la última capa, los flagelos fueron colocados sobre una lámina portaobjetos y ésta, sobre una plancha de calentamiento Santa Cruz - Ultracruz a 41°C durante 12 minutos. Posteriormente, la capa de esmalte de uñas, que representa una réplica detallada de la superficie de la antena, se retiró cortando a lo largo del lado ventral del flagelo. La réplica se aplanó y se montó en una lámina portaobjetos, lo que permitió observar la superficie replicada. Debido a que esta metodología no permitía tomar réplicas intactas de todo el flagelo, el estudio fue realizado utilizando el tercer segmento de las antenas (Riveros & Gronenberg, 2010).
- **Número y densidad de receptores olfativos:** se usó un microscopio con cámara lúcida, para realizar el conteo de las sensilas. La densidad de receptores olfativos se determinó con la medida del área del tercer segmento del flagelo multiplicado por el número de sensilas totales encontradas (Riveros & Gronenberg, 2010).

Precipitación y temperatura

Haciendo uso de la base de datos meteorológicos y climáticos globales de alta resolución espacial “WorldClim” (Harris et al, 2014), se obtuvieron archivos tipo ráster con una resolución espacial de 2,5 minutos ($\sim 21 \text{ km}^2$) que contenían información acerca de la precipitación media y temperatura máxima (°C) de los meses entre febrero y julio del 2017. Posteriormente, con ayuda de QGIS versión 3.14 se extrajeron los datos de precipitación y temperatura (°C) de las coordenadas

4°37'44"N 74°03'53"O, las cuales pertenecen a la ubicación exacta de la Pontificia Universidad Javeriana.

Análisis de datos

Los datos atípicos que se presentaron al realizar las medidas fueron identificados con las distancias de Mahalanobis. En vista de que no fue posible realizar una caracterización más específica para las abejas recolectoras de líquido, se acudió al método de GAPS para identificar la cantidad de grupos existentes dentro de la muestra total. Este método se realizó de manera global y para cada uno de los meses de muestreo. Para comprobar si los datos se ajustaban a una distribución normal se usaron análisis gráficos Q-Q y la prueba de Kolmogorov-Smirnov. Por otro lado, para evidenciar el comportamiento de los individuos colectados por cada mes de muestreo y, además, determinar cuál de los rasgos morfológicos y sensoriales contaban con un mayor poder explicativo, se realizaron análisis de componentes principales (PCA) con biplot. Adicionalmente, se realizó un análisis discriminante lineal (ADL) para evaluar la distinción de los grupos de recolección a partir de los rasgos evaluados.

Posteriormente, para la comparación entre meses y entre grupos de recolección por mes se realizaron pruebas paramétricas para los rasgos que se ajustaron a una distribución normal y pruebas no paramétricas para los rasgos que no, de la siguiente manera: Los rasgos morfológicos (masa, ancho máximo de la cabeza y longitud del flagelo) se analizaron por medio de un análisis multivariante de la varianza (MANOVA). Posteriormente, se realizaron análisis de la varianza (ANOVA) para cada rasgo. Por último, se realizaron pruebas HSD de Tukey para comparaciones múltiples de los rasgos morfológicos. Por otro lado, para los rasgos sensoriales (número y densidad de sensilas) se realizó un análisis multivariado no paramétrico de Friedman para determinar si existen diferencias globales entre los rasgos analizados. Para evidenciar si había diferencias entre el número y densidad de sensilas entre los meses de colecta y los grupos de recolección por mes se realizó una prueba de Kruskal-Wallis. Por último, para determinar si existen diferencias en los rasgos sensoriales para la comparación de cada grupo de recolección se realizaron pruebas de Wilcoxon para muestras relacionadas. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software RStudio versión 4.0.0.

Resultados

Recolección y determinación de grupos conductuales

Se colectaron 492 individuos en cuatro muestreos entre marzo-junio de 2017. Sin embargo, las abejas que no pudieron ser clasificadas dentro de un grupo de recolección fueron excluidas. Por otro lado, se encontró que, en el grupo de recolección de líquido, probablemente, no exista más de un grupo de individuos ($S_{KS}=1,13$). De acuerdo con esto, se incluyeron 360 individuos repartidos así: 81 se muestrearon en marzo (Líquido (L)=31, Polen (P)=24 y Polen-líquido (PL)=26), 145 en abril (L=60, P=44 y PL=41), 69 en mayo (L=19, P=29 y PL=21) y 65 en junio (L=26, P=26 y PL=13). A estos individuos se les midió masa, longitud de las antenas y ancho máximo de la cabeza. Para medir los rasgos sensoriales se escogieron individuos aleatoriamente: para marzo se tuvieron en cuenta 30 individuos (L=10, P=11 y PL=9), para abril 34 individuos (L=13, P=9 y PL=12), para mayo 22 individuos (L=4, P=9 y PL=9) y para junio se tuvieron en cuenta 11 individuos (L=5, P=5 y PL=1).

Al identificar y excluir los datos atípicos la cantidad de individuos que se analizaron en total fueron 338, en donde 76 se muestrearon en marzo (L=28, P=23 y PL=25), 135 en abril (L=56, P=40 y PL=39), 66 en mayo (L=19, P=26 y PL=21) y 61 en junio (L=25, P=25 y PL=11). De la misma manera, dentro de cada uno de estos meses se hizo una selección al azar de los individuos a la hora de determinar los rasgos sensoriales: para marzo se tuvieron en cuenta 28 individuos (L=8, P=11 y PL=9), para abril 34 individuos (L=13, P=9 y PL=12), para mayo 22 individuos (L=4, P=9 y PL=9) y para junio se tuvieron en cuenta 11 individuos (L=5, P=5 y PL=1).

Para los rasgos morfológicos se explica en total un 81% de la variabilidad de los datos, en donde los tres rasgos morfológicos tienen un poder explicativo del 58,9% en la heterogeneidad de los datos para el primer componente del PCA (Figura 1). De acuerdo con el ADL ningún rasgo morfológico es predictor para la distinción entre los grupos de recolección con una precisión del 41% (Anexo – Figura 6).

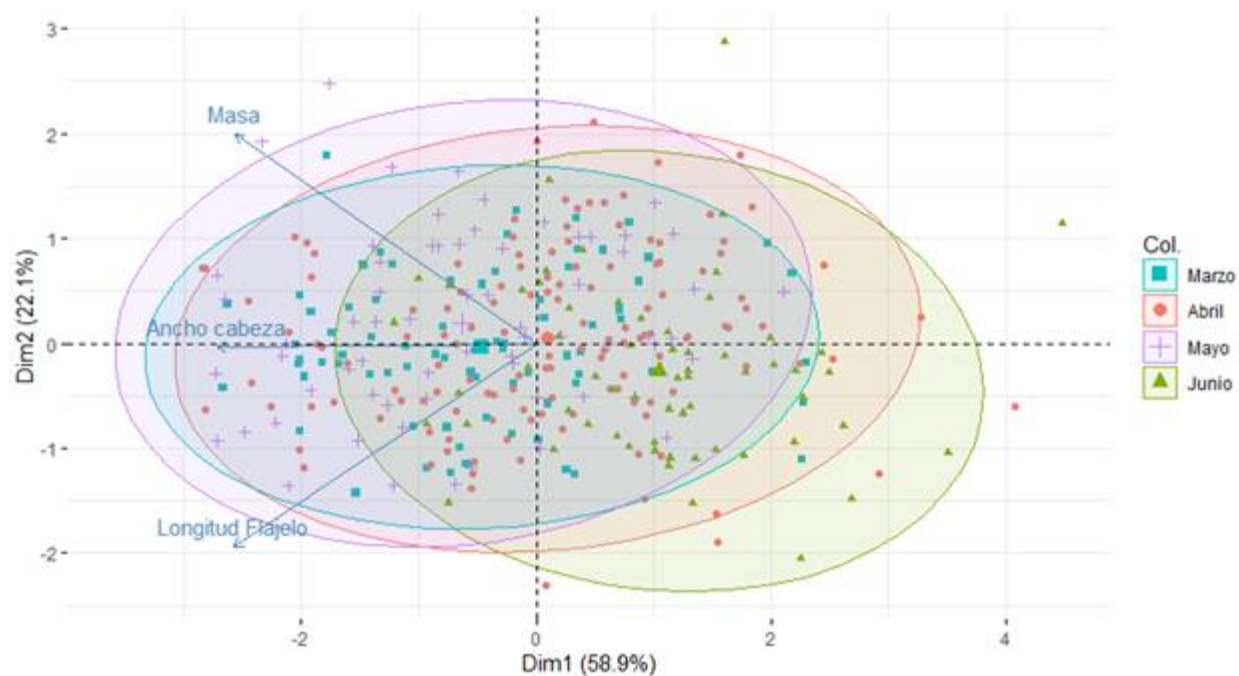


Figura 1. Análisis de componentes principales con biplot para los rasgos morfológicos.

Por otro lado, para los rasgos sensoriales se explica un total del 88% de la variabilidad de los datos. En este caso, los dos rasgos sensoriales tienen un poder explicativo de 52,9% en la heterogeneidad de los datos representadas en el primer componente (Figura 2). De acuerdo con el ADL ningún rasgo sensorial es predictor para la distinción entre los grupos de recolección con una precisión del 42% (Anexo – Figura 7).

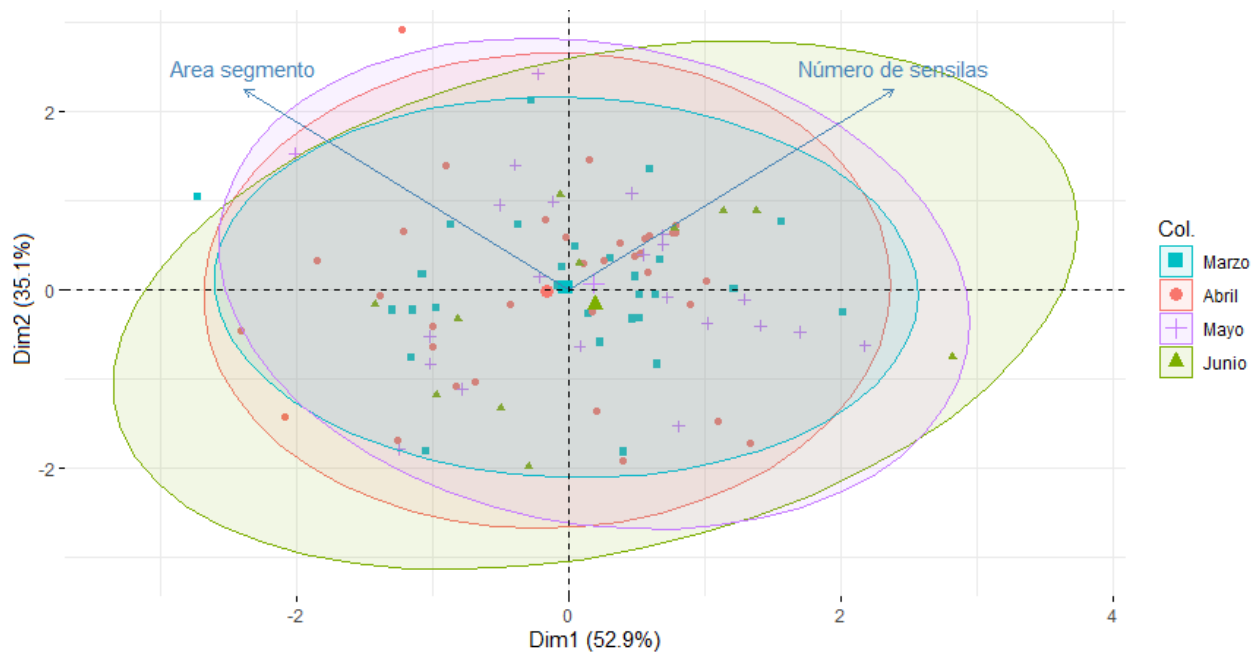


Figura 2. Análisis de componentes principales con biplot para los rasgos sensoriales.

Rasgos morfológicas y sensoriales

Entre los meses de muestreo

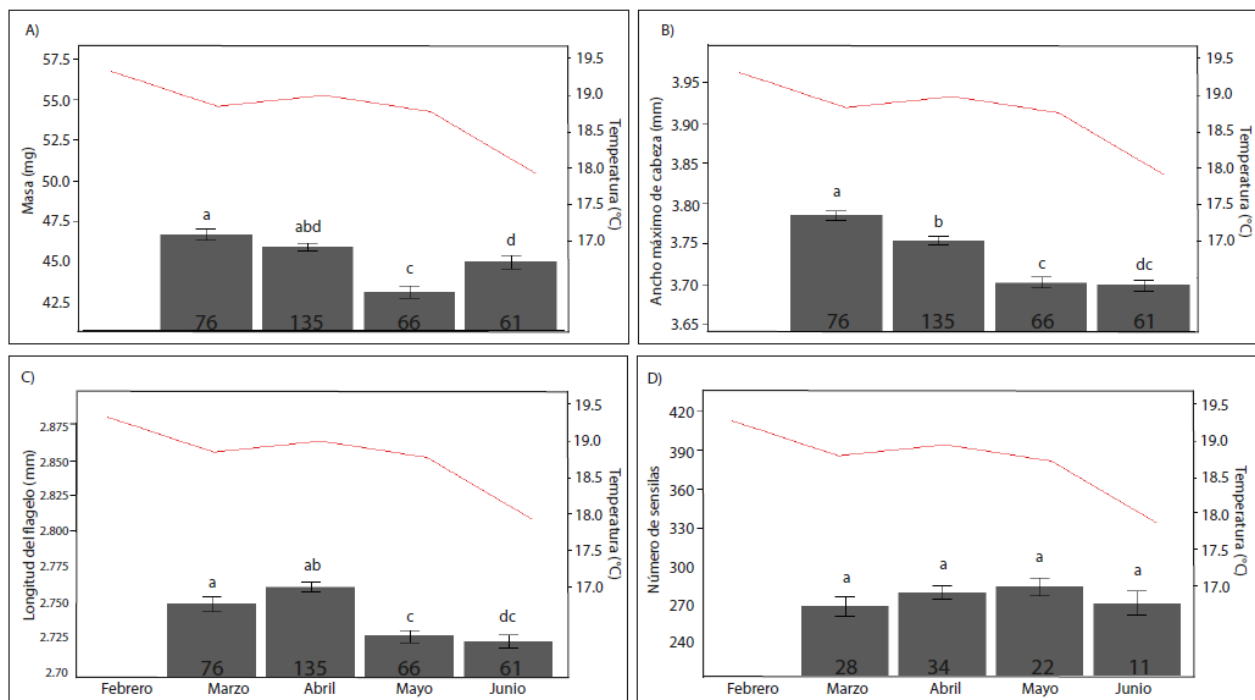


Figura 3. Comparaciones de rasgos morfológicos y sensoriales entre los meses de muestreo en relación con la temperatura. A) masa, B) ancho máximo de cabeza, C) longitud del flagelo y D) número de sensilas.

La comparación global de los rasgos morfológicos muestra que entre todos los meses de muestreo y grupos de recolección existen diferencias ($p < 0,0001$; $F = 17,23$). De igual manera, se obtuvieron diferencias entre los meses de recolección para cada uno de los rasgos: masa (M) ($p < 1,0 \times 10^{-4}$; $F = 21,56$), ancho máximo de la cabeza (AC) ($p < 1,0 \times 10^{-4}$; $F = 40,17$) y longitud de flagelo (LF) ($p < 1,0 \times 10^{-4}$; $F = 17,60$) (Figura 3 y 4). Sin embargo, no se encontraron diferencias entre los meses de muestreo para los rasgos sensoriales (Anexo – Tabla 1).

Se obtuvo que las abejas colectadas en marzo tienen mayor M, AC y LF en comparación de los demás meses (Anexo – Tabla 1) a excepción de abril, específicamente en los rasgos de M ($p = 2,4 \times 10^{-1}$) y LF ($p = 1,9 \times 10^{-1}$). Por otro lado, las abejas colectadas en abril también tenían mayores magnitudes en los rasgos morfológicos que las abejas colectadas en mayo y junio: M ($p_{\text{abril-mayo}} < 0,001$, $p_{\text{abril-junio}} < 1,332 \times 10^{-1}$), AC ($p_{\text{abril-mayo}} < 0,001$, $p_{\text{abril-junio}} < 0,001$) y LF ($p_{\text{abril-mayo}} < 0,001$, $p_{\text{abril-junio}} = 0,001$). Adicionalmente, no se encontraron diferencias significativas entre el mayo y junio (Anexo 1), excepto en M ($p = 1,3 \times 10^{-3}$), en donde las abejas colectadas en mayo tienen mayor magnitud para este rasgo (Figura 3 y 4 A - Anexo 1). En general, las abejas colectadas en marzo y abril tienden a ser similares en cuanto a rasgos morfológicos, seguido de las abejas colectadas en mayo y junio, las cuales también son similares entre sí ($\text{Marzo} \geq \text{Abril} > \text{Mayo} \geq \text{Junio}$), a diferencia de los rasgos sensoriales en donde no se encuentran diferencias significativas entre los meses (Anexo 1).

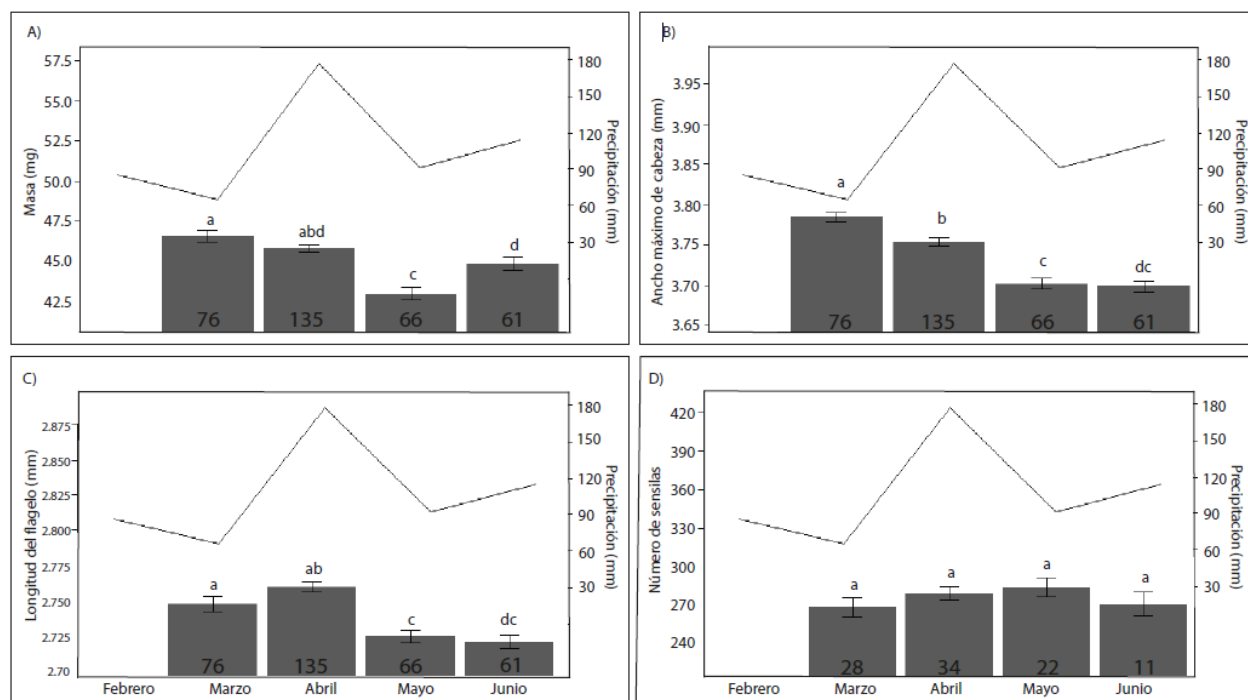


Figura 4. Comparaciones de rasgos morfológicos y sensoriales entre los meses de muestreo en relación con la precipitación. A) masa, B) ancho máximo de cabeza, C) longitud del flagelo y D) número de sensilas.

Entre los grupos de recolección por cada mes

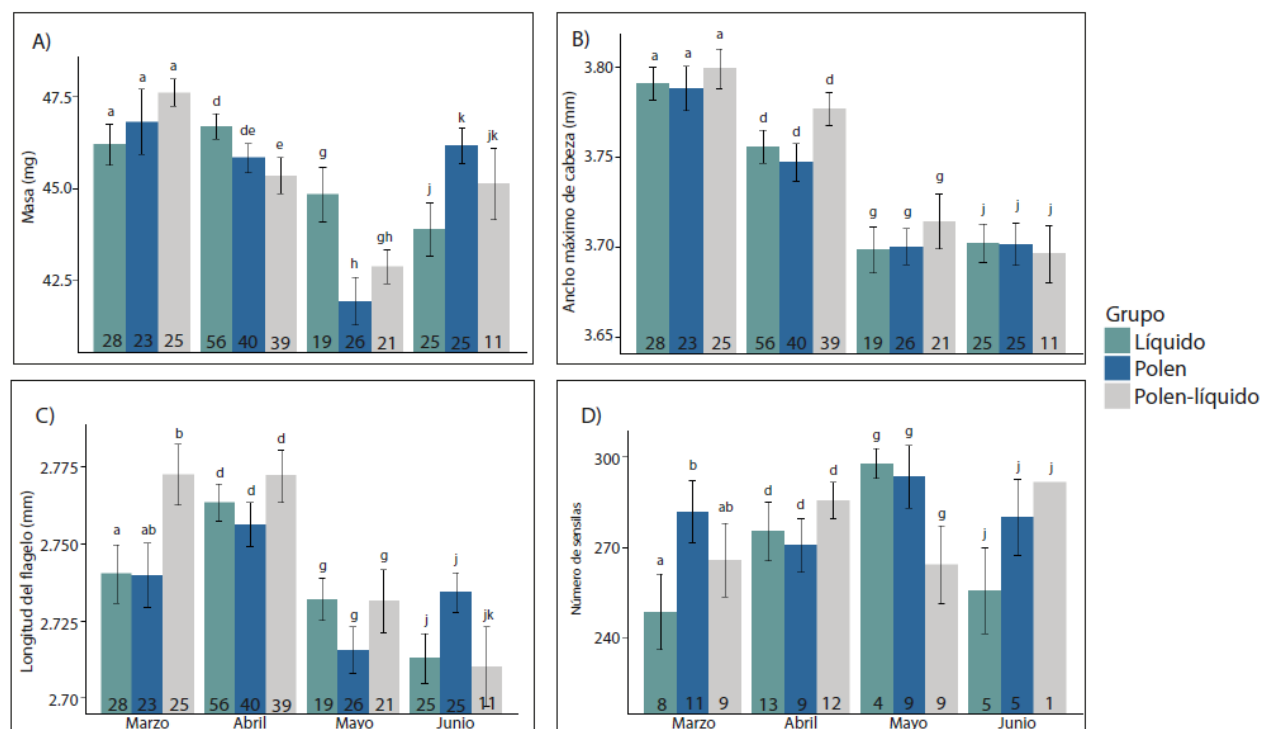


Figura 5. Comparaciones entre los meses de muestreo y entre los grupos de recolección por cada mes. A) masa, B) ancho máximo de cabeza, C) longitud del flagelo y D) número de sensilas. Las letras dentro de los

recuadros indican las comparaciones con valores significativos. Las columnas que tienen letras distintas son significativamente diferentes en el rasgo que corresponda.

Se encontraron diferencias significativas en M, LF y NS para la comparación entre algunos grupos de recolección en cada uno de los meses. Para marzo, las recolectoras de líquido y la combinación de polen-líquido presentaron diferencias en LF ($p = 4,9 \times 10^{-2}$), en donde las recolectoras de polen-líquido tienen LF mayores (Figura 5 C). Además de presentar diferencias entre las recolectoras de líquido y polen para NS ($p = 3,2 \times 10^{-2}$ $w = 18$), en donde las recolectoras de polen son los que tienen un mayor número de sensilas (Figura 5 D). En abril se obtuvieron diferencias significativas entre las recolectoras de líquido y polen-líquido para M, en donde las recolectoras de polen-líquido poseen mayor masa (Figura 5 A).

En mayo solo se encontraron diferencias significativas en la comparación entre las recolectoras de líquido y polen para la M ($p = 4,8 \times 10^{-3}$), en donde las recolectoras de líquido tienen mayor masa. Por último, para junio se obtuvieron diferencias significativas para los rasgos de M ($p = 3,1 \times 10^{-2}$) y LF ($p = 1,1 \times 10^{-2}$) en la comparación entre las recolectoras de líquido y polen. En este caso, las recolectoras de polen son los que poseen mayor masa y longitud de flagelo (Figura 5 A,C). En conclusión, los grupos de colección entre cada mes de muestreo no varían significativamente. No obstante, los grupos de recolección que presentaron un mayor número de diferencias significativas fueron los individuos que colectan polen y los que colectan líquido. Las recolectoras de polen y polen-líquido tenían una mayor magnitud en los rasgos M, LF y NS a comparación de las recolectoras de líquido. Todos los valores de significancia para cada una de las comparaciones realizadas se encuentran en Anexos (Tabla 1 y 2).

Precipitación y temperatura

Se tuvo en cuenta la temperatura máxima (°C) y la precipitación media (mm) entre febrero y julio. En este caso, abril y febrero fueron los meses con una mayor precipitación y temperatura máxima registrada: 179,18 mm y 19,34 °C, respectivamente. Los meses en los que se registraron la menor precipitación y temperatura fueron marzo (68,66 mm) y julio (17,83 °C). En general, la temperatura no mostró variaciones a lo largo de los meses, contrario a lo evidenciado en la variable de precipitación. Los valores registrados para las variables ambientales para cada mes se presentan en Anexos (Tabla 3).

Discusión

En este estudio se analizó si los rasgos morfológicos y sensoriales de forrajeras especializadas en diferentes labores de recolección varían en función de cambios en la precipitación y temperatura a través del tiempo. Se encontró que las abejas colectadas en marzo y abril son similares entre sí y tienen mayor masa, ancho máximo de cabeza y longitud del flagelo que las abejas colectadas en

mayo y junio. Las abejas estos dos últimos meses eran las de menores magnitudes para los rasgos morfológicos. Los rasgos sensoriales se mantuvieron constantes en el tiempo. En cuanto a los grupos de recolección por mes se encontraron diferencias significativas para todos los rasgos medidos en las comparaciones entre algunos grupos de recolección. Las recolectoras de polen y polen-líquido eran similares entre sí y tenían mayor masa, ancho máximo de la cabeza y longitud del flagelo que las recolectoras de líquido. Estos patrones probablemente se deban a cambios asincrónicos en la fenología de la relación planta-insecto y la naturaleza poliléctica de *Apis mellifera*. Por otro lado, los patrones observados en los grupos de recolección por mes, probablemente se deban a la relación entre el número y tamaño de las sensilas con la variación en sensibilidad de estos individuos.

Nuestros resultados revelan que a medida que aumenta la precipitación, las magnitudes de los rasgos morfológicos en individuos de *A. mellifera* tienden a disminuir (Figura 3 y 4). Por otro lado, el comportamiento de los rasgos sensoriales es diferente, ya que no disminuyen en el número de sensilas luego de un aumento en la precipitación. Sin embargo, no se evidencia un patrón en el caso de la temperatura asociada con los rasgos analizados. Una posible explicación a resultado es que la temperatura y la precipitación impulsan respuestas fenológicas en los organismos de manera diferente (Cohen et al, 2018). Debido a que la temperatura presenta mayores variaciones en lugares con estacionalidades marcadas, es una variable predictora de los cambios fenológicos en los organismos que habitan zonas templadas (Cohen et al, 2018).

Aunque nuestros resultados no permitan concluir que la temperatura está relacionada con cambios morfológicos y sensoriales a lo largo del tiempo, esta es una variable ambiental relevante al hablar de actividades de vuelo y forrajeo. Por ejemplo, la actividad de vuelo y forrajeo de dos colonias (rusa e italiana – zonas templadas) de *Apis mellifera* aumentó de manera cuadrática con el incremento de la temperatura (Danka et al, 2006). A temperaturas ambientales bajas las abejas pueden mantener y regular la temperatura torácica por endotermia a un costo variable en energía metabólica, esto dependiendo del tiempo de vuelo y forrajeo (Stone & Willmer, 1989). A temperaturas ambientales altas las abejas pueden contrarrestar el sobrecalentamiento por enfriamiento evaporativo (Heinrich, 1979). En una clina altitudinal la temperatura tiende a ser mayor en altitudes bajas y menor en altitudes más elevadas (Jacobsen, 2008). Esto se correlaciona con el tamaño corporal y alometría sensorial de *Apis mellifera*, en donde las abejas de menores

altitudes tienden tener un menor tamaño corporal y número de sensilas que las abejas de mayores altitudes (Barragán, sin publicar).

Por otro lado, la precipitación se convierte en un predictor más relevante de cambios fenológicos en zonas tropicales (Cohen et al, 2018). De esta manera, cambios en la precipitación pueden estar ocasionando asincronías entre los insectos (polinizadores) y la floración de las plantas que estos frecuentan para su alimentación (Cohen et al, 2018) al generar variaciones estacionales asincrónicas de los recursos alimenticios (Cohen et al, 2018; 22), además de reducir o detener temporalmente sus actividades de forrajeo (Riessberger & Crailsheim, 1997). De acuerdo con esto, la disminución en los rasgos morfológicos de *A. mellifera* podría explicarse por periodos temporales en donde se ve reducida la actividad de forrajeo, ya sea por dificultades en la navegación (Norris et al, 2002), o por una disminución de recursos disponibles para la nutrición de la colonia (Roulston & Cane, 2000). Por ejemplo, rasgos morfológicos en *A. mellifera* y *A. indica*, cambian por efecto de la variación estacional (Mizis, 1976). Para estas dos especies de abejas se mostraron medidas con mayores magnitudes para los individuos colectados durante el verano que para los individuos muestreados en temporada de lluvia (Mizis, 1976).

Las variaciones asincrónicas de los recursos pueden estar relacionadas con la cantidad de alimento que los adultos pueden proporcionar a la colonia e influir, en gran medida, en el tamaño de las generaciones resultantes (Johnson, 1990). Sin embargo, aunque este supuesto es probable, es necesario tener en cuenta la naturaleza poliléctica de *A. mellifera* (Vanderplanck et al, 2014), lo que hace que sea una especie generalista que visita gran variedad de plantas de grupos taxonómicos diferentes y, por lo tanto, recolecta diferentes tipos de polen. (Roulston & Cane, 2000). Esta característica aumenta la probabilidad de recolectar diversos tipos de polen con cantidades proteicas variables, independiente de la cantidad del recurso colectado (Roulston & Cane, 2000). De esta manera, las crías y abejas jóvenes reciben dietas de polen diferentes, generando así un tamaño de la descendencia variable en el tiempo (Levin & Haydak, 1957). Entonces, al tener un abastecimiento reducido de polen, generado por la precipitación (Changazzo & Laurenti, 2019), se espera que disminuya la probabilidad de recolectar polen con alto contenido proteico y se produzca una generación con un menor tamaño corporal (Roulston, 1999).

En cuanto a los grupos de recolección encontramos que las recolectoras de polen y polen-líquido eran similares entre sí y tenían mayor masa, ancho máximo de la cabeza y longitud del flagelo que

las recolectoras de líquido. Esta tendencia permite suponer que las abejas recolectoras de líquido son, probablemente, recolectoras de néctar (Riveros & Gronenberg, 2010). Por otro lado, este puede ser un patrón relevante que apoye la hipótesis planteada en este estudio, al encontrar que las recolectoras especializados en diferentes tareas de recolección difieren en tamaños corporales y número de sensilas.

Esto puede explicarse debido a la correlación entre el tamaño de órganos sensoriales y el aumento o disminución de la sensibilidad en algunos insectos. Por ejemplo, en mariposas, ojos más grandes u omatidios con mayor diámetro están correlacionados con una mayor sensibilidad a la luz (Frederiksen & Warrant, 2008). De igual manera, en la abeja crepuscular *Megalothea genalis* se correlaciona un aumento en el tamaño de los omatidios con una mayor resolución espacial y temporal y, con ello, una mayor sensibilidad a la luz (Warrant et al, 2004). En *Apis mellifera*, las recolectoras de polen tienden a tener un mayor número de sensilas lo que les podría conferir una mayor sensibilidad a comparación de las abejas recolectoras de néctar las cuales tienen un menor número de sensilas y, con ello, una menor sensibilidad (Riveros & Gronenberg, 2010; Scheiner et al, 2004). Considero relevante el estudio de la variabilidad del tamaño de las sensilas, ya que estas no solo pueden variar en número sino también en área (Johnson & Howard, 1987), y existe la posibilidad de que los grupos de recolección además de diferenciarse por el número de sensilas se puedan por variaciones en el área de estas.

Aunque los individuos de una misma colonia *A. mellifera* no tengan variaciones en tamaño corporal (Mares et al, 2005), variaciones pequeñas pueden afectar la capacidad individual para forrajear (Smith et al, 2008). Por ejemplo, en la hormiga xerófila *Veromessor pergande* un mayor tamaño corporal está correlacionado con el tamaño de los recursos colectados y la eficiencia de forrajeo (Bernstein, 1972). En la abeja solitaria *Osmia lignaria*, las abejas más grandes tienen mayores tasas de recolección que las abejas pequeñas (Bosch & Vicens, 2006). Adicionalmente, en *A. mellifera* los individuos más grandes cambian más rápido de tareas, realizando su transición a forrajeras antes que las abejas más pequeñas (Kerr, 1964).

En un contexto de cambio climático las colonias de *A. mellifera* podrían enfrentar cambios abruptos en cuanto a su relación con la fenología de las plantas y, con ello, su abastecimiento nutricional. En intervalos temporales en donde se tengan condiciones ambientales favorables para el forrajeo, la descendencia, podría tender a tener tamaños corporales mayores (Stone & Willmer, 1989; Mizis,

1976). Esto, les permitiría desempeñar sus labores de manera eficiente contribuyendo a la nutrición de la colonia. Si embargo, ocurriría lo contrario en rangos temporales con condiciones ambientales que disminuyen la navegación (Norris et al., 2002) y la disponibilidad de recursos (McNally & Schneider, 1992). Por ejemplo, en comparación de 1974 y 2007 se observaron desplazamientos temporales en los periodos de floración comunitaria, pero no en la fenología de los abejorros. Esto generó reducciones de la abundancia y distribución de las poblaciones para 2017 (Pyke et al, 2016). Cambios en factores ambientales que generan asincronías fenológicas entre plantas e insectos son relevantes ya que pueden afectar el rendimiento de forrajeo y, con ello, la nutrición y la división de labores de las colonias de *A. mellifera*.

En conclusión, los rasgos morfológicos de abejas varían en relación de cambios en la precipitación a través del tiempo. Estas variaciones pueden estar relacionadas con la disponibilidad de recursos y el éxito de forrajeo que dependen, en parte, de cambios en variables ambientales a través del tiempo. Por otro lado, los cambios en rasgos morfológicos y sensoriales de individuos especializados en la recolección de diferentes recursos pueden estar relacionados con los cambios en la sensibilidad asociada a la realización de tareas de forrajeo y cambios en los tamaños generacionales de las colonias de *Apis mellifera* en el tiempo. Es necesario realizar más investigaciones en otras especies de insectos sociales para comprender la manera en la que varían estos rasgos a través del tiempo y la manera en la que los factores ambientales afectan a otros grupos de insectos. La comprensión de la relación entre el tamaño corporal, órganos sensoriales y factores ambientales es relevante para entender el fundamento y dinámicas de la división de labores en las abejas sociales.

Agradecimientos

A la Universidad del Rosario y a la Pontificia Universidad Javeriana por brindar las instalaciones durante la recolección y toma de datos. A Andre J. Riveros, mi director de tesis, quien estuvo presente en cada uno de los pasos y etapas durante el desarrollo de este proyecto. Agradezco el conocimiento que compartió conmigo y su apoyo en el descubrimiento de nuevas perspectivas y aspiraciones en mi formación como profesional. También, al grupo de investigaciones CANNON por su apoyo y realimentación a lo largo del desarrollo del trabajo. A Diana Consuelo Molina por su ayuda con la colecta y toma de datos. Por último, a Natalia Barragán quien estuvo presente desde el inicio de esta investigación, en la toma de datos, análisis de resultados y escritura del manuscrito.

Su apoyo también permitió la exploración de mis intereses como bióloga y, con su presencia, la formación de un equipo de trabajo integro.

Bibliografía

Beshers, S. N., & Fewell, J. H. (2001). Models of division of labor in social insects. *Annual review of entomology*, 46(1), 413-440

Bernstein, R. A. (1972). The ecology of ants in the Mojave Desert: their interspecific relationships, resource utilization and diversity.

Bilisik, A., Cakmak, I., Bicakci, A., & Malyer, H. (2008). Seasonal variation of collected pollen loads of honeybees (*Apis mellifera* L. *anatoliaca*). *Grana*, 47(1), 70-77

Bonabeau, E., Theraulaz, G., & Deneubourg, J. L. (1996). Quantitative study of the fixed threshold model for the regulation of division of labour in insect societies. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 263(1376), 1565-1569.

Bosch, J., & Vicens, N. (2006). Relationship between body size, provisioning rate, longevity and reproductive success in females of the solitary bee *Osmia cornuta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(1), 26-33.

Brodschneider, R., & Crailsheim, K. (2010). Nutrition and health in honeybees. *Apidologie*, 41(3), 278-294.

Brodschneider, R., Riessberger-Gallé, U., & Crailsheim, K. (2009). Flight performance of artificially reared honeybees (*Apis mellifera*). *Apidologie*, 40(4), 441-449

Changazzo, J. A., & Laurenti, C. R. S. (2019). Preferencias alimentarias de *Apis mellifera* L. en el Chaco Semihúmedo Central. *Agrotecnia*, (28), 10-30.

Cohen, JM, Lajeunesse, MJ y Rohr, JR (2018). Una síntesis global de las respuestas fenológicas de los animales al cambio climático. *Nature Climate Change*, 8 (3), 224-228.

Crozier, R. H., & Page, R. E. (1985). On being the right size: male contributions and multiple mating in social Hymenoptera. *Behavioral ecology and sociobiology*, 18(2), 105-115.

Danilevskii, A. S. (1965). Photoperiodism and seasonal development of insects. Photoperiodism and seasonal development of insects.

Danka, R. G., Sylvester, H. A., & Boykin, D. (2006). Environmental influences on flight activity of USDA–ARS Russian and Italian stocks of honeybees (Hymenoptera: Apidae) during almond pollination. *Journal of economic entomology*, 99(5), 1565-1570.

Frederiksen, R., & Warrant, E. J. (2008). Visual sensitivity in the crepuscular owl butterfly *Caligo memnon* and the diurnal blue morpho *Morpho peleides*: a clue to explain the evolution of nocturnal apposition eyes?. *Journal of Experimental Biology*, 211(6), 844-851.

Harris, I., P.D. Jones, T.J. Osborn, and D.H. Lister (2014). Updated high-resolution grids of monthly climatic observations - the CRU TS3.10 Dataset. *International Journal of Climatology* 34, 623-642. doi:10.1002/joc.3711. <https://www.worldclim.org/>. [8 Junio, 2020].

Harris, J. W., & Woodring, J. (1992). Effects of stress, age, season, and source colony on levels of octopamine, dopamine and serotonin in the honeybee (*Apis mellifera* L.) brain. *Journal of Insect Physiology*, 38(1), 29-35.

Heinrich, B. (1979). Keeping a cool head: honeybee thermoregulation. *Science*, 205(4412), 1269-1271.

Jacobsen, D. (2008). Tropical high-altitude streams. In *Tropical stream ecology* (pp. 219-VIII). Academic Press.

Jaffé, R., Kronauer, D. J., Bernhard Kraus, F., Boomsma, J. J., & Moritz, R. F. (2007). Worker caste determination in the army ant *Eciton burchellii*. *Biology Letters*, 3(5), 513-516.

Johnson, B. R. (2010). Division of labor in honeybees: form, function, and proximate mechanisms. *Behavioral ecology and sociobiology*, 64(3), 305-316.

Johnson, L. K., & Howard, J. J. (1987). Olfactory disc number in bees of different sizes and ways of life (Apidae: Meliponinae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 380-388.

- Johnson, M. D. (1990). Female size and fecundity in the small carpenter bee, *Ceratina calcarata* (Robertson) (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 414-419.
- Kerr, W. E., & Hebling, N. J. (1964). Influence of the weight of worker bees on division of labor. *Evolution*, 267-270.
- Levin, M. D., & Haydak, M. H. (1957). Comparative value of different pollens in the nutrition of *Osmia lignaria*. *Bee World*, 38(9), 221-226.
- Mares, S., Ash, L., & Gronenberg, W. (2005). Brain allometry in bumblebee and honey bee workers. *Brain, Behavior and Evolution*, 66(1), 50-61.
- McNally, L. C., & Schneider, S. S. (1992). Seasonal cycles of growth, development and movement of the African honeybee, *Apis mellifera scutellata*, in Africa. *Insectes Sociaux*, 39(2), 167-179.
- Mizis A.P., 1976. - External morphological characters of the Lithuanian honeybee and their correlation variability. *Proc. Int. Symp. on Bee Genetics, Selection and Reproduction*, Moscow, 153-156.
- Nachtigall, W., Rothe, U., Feller, P., & Jungmann, R. (1989). Flight of the honey bee. *Journal of Comparative Physiology B*, 158(6), 729-737.
- Oldroyd, B. P., & Fewell, J. H. (2007). Genetic diversity promotes homeostasis in insect colonies. *Trends in ecology & evolution*, 22(8), 408-413.
- Page Jr, R. E., & Mitchell, S. D. (1998). Self-organization and the evolution of division of labor. *Apidologie*, 29(1-2), 171-190.
- Pankiw, T., & Page Jr, R. E. (2000). Response thresholds to sucrose predict foraging division of labor in honeybees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47(4), 265-267.)
- Rembold, H., & Lackner, B. (1981). Rearing of honeybee larvae in vitro: Effect of yeast extract on queen differentiation. *Journal of Apicultural Research*, 20(3), 165-171

- Riessberger, U., & Crailsheim, K. (1997). Short-term effect of different weather conditions upon the behaviour of forager and nurse honeybees (*Apis mellifera carnica* Pollmann). *Apidologie*, 28(6), 411-426.
- Riveros, A. J., & Gronenberg, W. (2010). Sensory allometry, foraging task specialization and resource exploitation in honeybees. *Behavioral ecology and sociobiology*, 64(6), 955-966.
- Robinson, E. J. H. (2009). Physiology as a caste-defining feature. *Insectes Sociaux*, 56(1), 1-6.
- Ross, K. G., & Keller, L. (1995). ECOLOGY AND EVOLUTION OF SOCIAL ORGANIZATION: Insights from Fire Ants and Other Highly Eusocial Insects. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 26, 631–656. <https://doi-org.ez.urosario.edu.co/10.1146/annurev.es.26.110195.003215>
- Roulston, T. A. H., & Cane, J. H. (2000). The effect of diet breadth and nesting ecology on body size variation in bees (Apiformes). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 129-142.
- Roulston, T. H. 1999. Implications of pollen quality and foraging ecology for host choice and body size of bees. Ph.D. Thesis. Auburn University, Auburn, AL.
- Scheiner, R., Page, R. E., & Erber, J. (2004). Sucrose responsiveness and behavioral plasticity in honeybees (*Apis mellifera*). *Apidologie*, 35(2), 133-142.
- Scheiner, R., Plückhahn, S., Öney, B., Blenau, W., & Erber, J. (2002). Behavioural pharmacology of octopamine, tyramine and dopamine in honeybees. *Behavioural brain research*, 136(2), 545-553.
- Scheiner, R., Weiß, A., Malun, D., & Erber, J. (2001). Learning in honeybees with brain lesions: how partial mushroom-body ablations affect sucrose responsiveness and tactile antennal learning. *Animal Cognition*, 3(4), 227-235.
- Smith, A. R., Wcislo, W. T., & O'Donnell, S. (2008). Body size shapes caste expression, and cleptoparasitism reduces body size in the facultatively eusocial bees Megalopta (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of insect behavior*, 21(5), 394.

Spaethe, J., & Weidenmüller, A. (2002). Size variation and foraging rate in bumblebees (*Bombus terrestris*). *Insectes sociaux*, 49(2), 142-146.

Spaethe, J., Brockmann, A., Halbig, C., & Tautz, J. (2007). Size determines antennal sensitivity and behavioral threshold to odors in bumblebee workers. *Naturwissenschaften*, 94(9), 733-739.

Stone, G. N., & Willmer, P. G. (1989). Warm-up rates and body temperatures in bees: the importance of body size, thermal regime and phylogeny. *Journal of Experimental Biology*, 147(1), 303-328.

The effect of rainfall on the survivorship and establishment of a biocontrol agent. *Journal of Applied Ecology*, 226-234.

Theraulaz, G., Bonabeau, E., & Deneubourg, J. N. (1998). Response threshold reinforcements and division of labour in insect societies. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265(1393), 327-332.

Vanderplanck, M., Moerman, R., Rasmont, P., Lognay, G., Wathélet, B., Wattiez, R., & Michez, D. (2014). How does pollen chemistry impact development and feeding behaviour of polylectic bees? *PloS one*, 9(1), e86209.

Walter, B. J. (2011). *Aging and social homeostasis in social insects* (Doctoral dissertation).

Warrant, E. J., Kelber, A., Gislén, A., Greiner, B., Ribi, W., & Wcislo, W. T. (2004). Nocturnal vision and landmark orientation in a tropical halictid bee. *Current Biology*, 14(15), 1309-1318.

Anexos

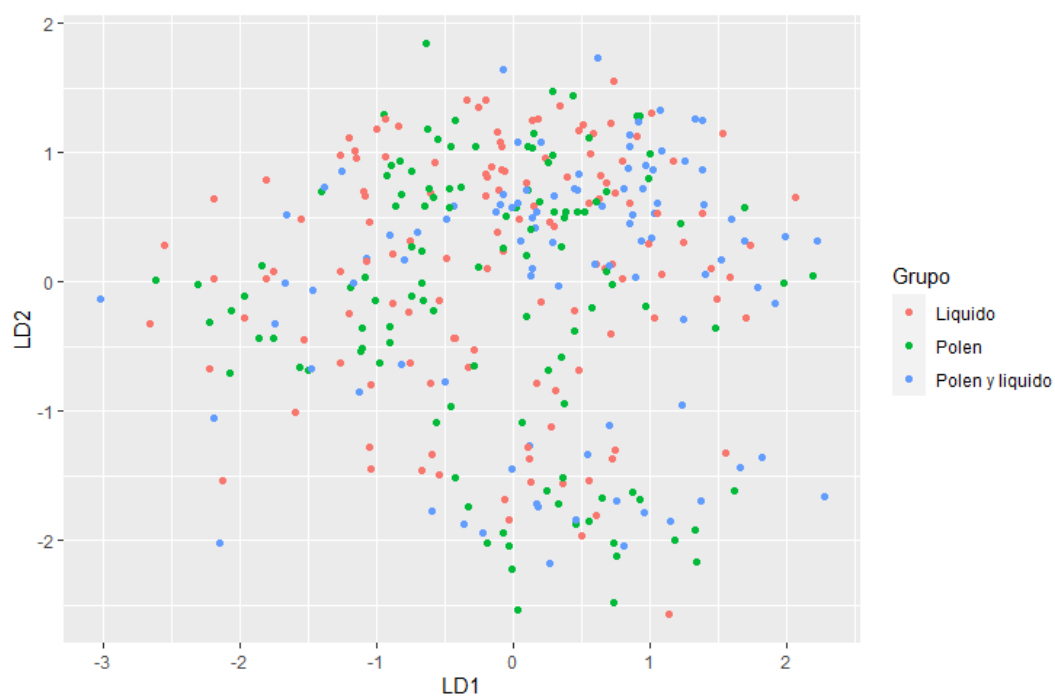


Figura 6. Análisis discriminante lineal entre grupos de recolección a partir de rasgos morfológicos.

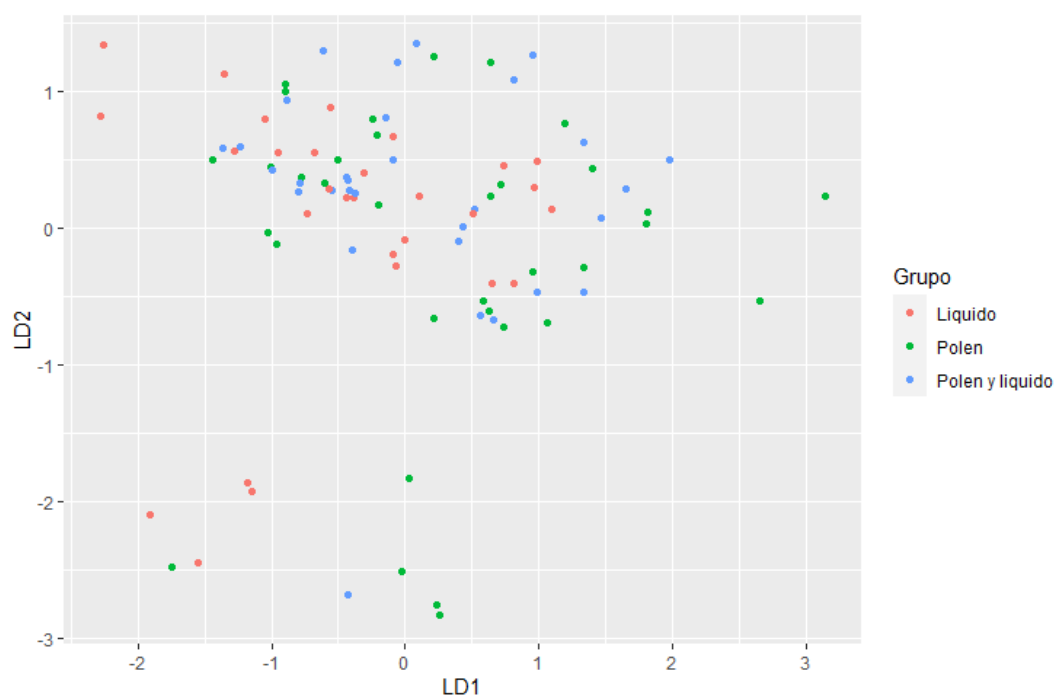


Figura 7. Análisis discriminante flexible entre grupos de recolección a partir de rasgos sensoriales.

Tabla 1. Valores de significancia para las comparaciones entre los meses de muestreo.

Comparaciones entre meses los meses						
Variable	Marzo-Abril	Marzo-Mayo	Marzo-Junio	Abril-Mayo	Abril-Junio	Mayo-Junio
Masa	$p = 2,2 \times 10^{-16}$	$p = 2,2 \times 10^{-16}$	$p = 2,8 \times 10^{-3}$	$p = 2,2 \times 10^{-13}$	$p = 1,332 \times 10^{-1}$	$p = 1,3 \times 10^{-3}$
Ancho máximo de cabeza	$p = 6,6 \times 10^{-4}$	$p = 2,2 \times 10^{-13}$	$p = 1,8 \times 10^{-3}$	$p = 1,0 \times 10^{-7}$	$p = 1,3 \times 10^{-7}$	$p = 9,9 \times 10^{-1}$
Longitud del flagelo	$p = 1,9 \times 10^{-1}$	$p = 5,9 \times 10^{-3}$	$p = 1,0 \times 10^{-3}$	$p = 3,0 \times 10^{-7}$	$p = 1,1 \times 10^{-7}$	$p = 9,5 \times 10^{-1}$
Número de sensilas	$p = 4,4 \times 10^{-1}$	$p = 1,4 \times 10^{-1}$	$p = 9,7 \times 10^{-1}$	$p = 3,6 \times 10^{-1}$	$p = 4,2 \times 10^{-1}$	$p = 3,4 \times 10^{-1}$

Tabla 2. Valores de significancia para las comparaciones entre grupos de recolección por mes.

Comparaciones entre los grupos de recolección por mes					
Mes	Grupos de recolección	Variables			
		Masa	Ancho máximo de cabeza	Longitud del flagelo	Número de sensilas
Marzo	Líquido-Polen	$p = 7,5 \times 10^{-1}$	$p = 9,8 \times 10^{-1}$	$p = 9,9 \times 10^{-1}$	$p = 3,2 \times 10^{-2}$ w = 18
	Líquido-Polenlíquido	$p = 2,3 \times 10^{-1}$	$p = 8,4 \times 10^{-1}$	$p = 5,0 \times 10^{-2}$	$p = 2,8 \times 10^{-1}$ w = 22
	Polen-Polenlíquido	$p = 6,5 \times 10^{-1}$	$p = 7,5 \times 10^{-1}$	$p = 6,6 \times 10^{-2}$	$p = 1,3 \times 10^{-1}$ w = 21
Abril	Líquido-Polen	$p = 2,7 \times 10^{-1}$	$p = 7,8 \times 10^{-1}$	$p = 7,5 \times 10^{-1}$	$p = 2,2 \times 10^{-1}$ w = 66
	Líquido-Polenlíquido	$p = 4,8 \times 10^{-2}$	$p = 2,8 \times 10^{-1}$	$p = 6,7 \times 10^{-1}$	$p = 4,2 \times 10^{-1}$ w = 66
	Polen-Polenlíquido	$p = 7,1 \times 10^{-1}$	$p = 1,1 \times 10^{-1}$	$p = 3,1 \times 10^{-1}$	$p = 9,9 \times 10^{-1}$ w = 32,5
Mayo	Líquido-Polen	$p = 4,8 \times 10^{-3}$	$p = 9,9 \times 10^{-1}$	$p = 3,4 \times 10^{-1}$	$p = 8,7 \times 10^{-1}$ w = 17
	Líquido-Polenlíquido	$p = 9,5 \times 10^{-2}$	$p = 6,7 \times 10^{-1}$	$p = 9,9 \times 10^{-1}$	$p = 7,9 \times 10^{-1}$ w = 27
	Polen-Polenlíquido	$p = 5,2 \times 10^{-1}$	$p = 7,0 \times 10^{-1}$	$p = 3,5 \times 10^{-1}$	$p = 1,0 \times 10^{-1}$ w = 59,5
Junio	Líquido-Polen	$p = 3,1 \times 10^{-2}$	$p = 9,9 \times 10^{-1}$	$p = 1,1 \times 10^{-2}$	$p = 5,9 \times 10^{-1}$ w = 6
	Líquido-Polenlíquido	$p = 5,1 \times 10^{-1}$	$p = 9,5 \times 10^{-1}$	$p = 9,7 \times 10^{-1}$	$p = 6,3 \times 10^{-1}$ w = 1
	Polen-Polenlíquido	$p = 6,2 \times 10^{-1}$	$p = 9,6 \times 10^{-1}$	$p = 1,8 \times 10^{-1}$	$p = 4,3 \times 10^{-1}$ w = 2

Tabla 3. Precipitación media y temperatura máxima para los meses de muestreo.

Meses	Variables ambientales	
	Precipitación (mm)	Temperatura (°C)
Febrero	88,56	19,34
Marzo	68,66	18,87
Abril	179,18	19,01
Mayo	94,19	18,8
Junio	116,55	17,98
Julio	92,82	17,83