

# El café bajo estrés hídrico: entre la eficiencia fotosintética y la resiliencia ecológica mediada por abejas nativas

## Coffee under water-stress: between photosynthetic efficiency and ecological resilience mediated by native bees

Diego Alexander Hernández-Contreras <sup>1</sup>

<sup>1</sup>Ingeniería Agronómica, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad de Cundinamarca, Facatativá, Cundinamarca, Colombia.

**RESUMEN.** El déficit hídrico es una de las principales limitantes fisiológicas para la productividad del café en regiones tropicales. Este editorial reflexiona sobre cómo el estrés hídrico afecta los procesos fotosintéticos, la floración y la calidad del néctar en *Coffea* spp., y cómo tales cambios impactan la interacción con abejas sin aguijón, esenciales para la polinización. Se propone integrar la fisiología vegetal con la meliponicultura como estrategia de adaptación ante el cambio climático y de fortalecimiento de la sostenibilidad en caficulturas colombianas

**PALABRAS CLAVE:** estrés abiótico, meliponicultura, polinización funcional, resiliencia agroecosistémica.

**ABSTRACT.** Water deficit is one of the main physiological constraints on coffee productivity in tropical regions. This editorial reflects on how water stress affects photosynthetic processes, flowering, and nectar quality in *Coffea* spp., and how such changes impact interaction with stingless bees, which are essential for pollination. It proposes integrating plant physiology with meliponiculture as a strategy for adapting to climate change and strengthening sustainability in Colombian coffee farming.

**KEYWORDS:** abiotic stress, agroecosystem resilience, functional pollination, meliponiculture.

**Para citar este artículo:** Hernández-Contreras, D. A. (2024). El café bajo estrés hídrico: entre la eficiencia fotosintética y la resiliencia ecológica mediada por abejas nativas. *Ciencias Agropecuarias* 10(1), 3-16. <https://doi.org/10.36436/24223484.752>



**Recibido:** 21/04/2024    **Aceptado:** 16/05/2024    **Publicado en línea:** 14/06/2024

**Contacto:** Diego Alexander Hernández-Contreras

[dahernandezcontreras@ucundinamarca.edu.co](mailto:dahernandezcontreras@ucundinamarca.edu.co)

## Introducción

La sostenibilidad del café (*Coffea* L.), cultivo emblemático del trópico, depende de un equilibrio complejo entre la fisiología vegetal y las interacciones ecológicas que sustentan su reproducción. Según el “Foreign Agricultural Service” del Departamento de Agricultura de Estados Unidos, sólo para la campaña 2024 a 2025 la producción de café asociada a los 10 principales productores mundiales (Brasil, Vietnam, Colombia, Indonesia, Etiopía, Uganda, India, Honduras, Perú y México) se ha estimado en 154,4 millones de sacos de 60 Kg, aproximadamente (1). Colombia es líder entre los productores de variedades arábicas (y algunos híbridos) y habitualmente se ubica en el top 3 mundial, con el 8% (13,2 millones de sacos) de la producción cafetera (1, 2). De esta manera, en la actualidad, Colombia produce 10 variedades de *Coffea arabica* L. (figura 1), a saber: Castillo, Colombia, Caturra, Bourbon, Típica, Tabi, Cenicafe 1, Catimor, Maragogipe, Geisha o Gesha (3). No obstante, el café es un cultivo altamente dependiente del equilibrio hídrico (4).

Esta especie enfrenta retos importantes en Colombia para mantener o mejorar su producción: adaptación al cambio climático, control de plagas y enfermedades, renovación de cafetales y escasez en la mano de obra, calidad de frutos y procesos de post-cosecha, acceso a infraestructura, cadenas logísticas y de mercados, sostenibilidad y conservación de recursos naturales (con un creciente enfoque en producción sostenible, manejo de la biodiversidad y el acceso al agua) (5, 6). Estos últimos aspectos ecológicos, en especial las variaciones en la disponibilidad de agua determinan la apertura y cierre estomático, la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> y la eficiencia del fotosistema II (7). Bajo condiciones de déficit hídrico, las plantas de café reducen su fotosíntesis para evitar la deshidratación, pero ello conlleva una menor síntesis de carbohidratos y, por tanto, una disminución del vigor floral y del llenado de fruto (8, 9). En muchas zonas cafeteras del trópico, la irregularidad de las lluvias y las temperaturas elevadas intensifican estos problemas, comprometiendo la calidad física y sensorial del grano (10).

Este editorial tiene como objetivo reflexionar, desde un enfoque ecofisiológico e integrador, sobre los mecanismos mediante los cuales el estrés hídrico modifica los procesos fotosintéticos y reproductivos del café, y cómo la interacción con abejas nativas

El café bajo estrés hídrico: entre la eficiencia fotosintética y la resiliencia ecológica mediada por abejas nativas

sin aguijón puede contribuir a mantener la resiliencia ecológica y productiva de los cafetales en escenarios de cambio climático.



**Figura 1.** Cafetal en el municipio de Tena, Cundinamarca. **A.** Botones florales de *Coffea arabica* en preantesis. **B.** Frutos de café en estado de madurez fisiológica.

*Fuente fotografías:* Diego A. Hernández-Contreras.

### Ecofisiología del estrés hídrico en el cafeto

En las últimas décadas, el estrés hídrico se ha consolidado como una de las principales amenazas a la productividad y calidad del grano de café, no solo por sus efectos directos sobre la fotosíntesis de los cafetales, sino también por las alteraciones indirectas que provoca sobre la floración, la oferta de néctar y la polinización (10, 11). El déficit hídrico en cafetales afecta principalmente las tasas de conductancia estomática y la asimilación neta de  $\text{CO}_2$ , mecanismos centrales para la óptima productividad fotosintética de las plantas vasculares (12, 13). Durante los periodos secos, o bajo limitada disponibilidad de agua en el

suelo, las hojas de *C. arabica* responden con un cierre estomático progresivo para reducir la transpiración (14); sin embargo, esta respuesta limita la hidrólisis, fijación de carbono y la eficiencia del fotosistema II, reduciendo la producción de carbohidratos esenciales (14, 15).

La consecuencia metabólica más visible de este problema es la disminución en la acumulación de azúcares solubles, aminoácidos y compuestos fenólicos, lo que repercute en la calidad del néctar floral y en el suministro energético para diferentes grupos de abejas u otros visitantes florales (16). Además, la restricción hídrica (o incluso, el deterioro en la calidad fisicoquímica del agua) altera el ciclo fenológico de los cafetales, porque acorta la duración del botón floral (o induce abortos florales), reduce la apertura sincrónica de flores y modifica la emisión de compuestos volátiles que orientan a los polinizadores (17,18). En este escenario, las abejas sin aguijón (Meliponini Lepeletier) emergen como aliadas naturales que contribuyen a la resiliencia de los cafetales, especialmente en ambientes donde la variabilidad climática compromete los procesos fisiológicos y reproductivos de las plantas.

### El néctar y la atracción de abejas bajo condiciones de estrés

El néctar del café es una fuente clave de carbohidratos y aminoácidos para las abejas meliponinas (19). Trabajos realizados en sistemas agroforestales de *Coffea arabica* han demostrado que el contenido de sacarosa, glucosa y fructosa puede variar significativamente de acuerdo con la humedad del suelo y la radiación incidente (niveles de sombra) (19, 20, 21). De este modo, bajo estrés hídrico, el volumen y la concentración del néctar tienden a disminuir, reduciendo la atracción floral para *Melipona favosa* (Fabricius, 1798) (22), *Tetragonisca angustula* (Latreille, 1811) (19), y otras Meliponini (18, 23). Sin embargo, las meliponinas poseen alta capacidad de forrajeo bajo microclimas cálidos (o adversos) y pueden ajustar su comportamiento para explotar recursos polínicos dispersos o de baja concentración, lo que las convierte en polinizadores particularmente eficaces en escenarios de déficit hídrico (24, 25). Su actividad no solo mejora la fecundación cruzada, sino que favorece la uniformidad de maduración en los frutos, lo cual incide directamente en la calidad y sabor final del grano (26).

## Polinización y resiliencia ecológica

Las abejas sin aguijón son componentes estructurales de los agroecosistemas cafeteros tropicales. Su presencia refleja la integridad funcional del paisaje, especialmente en zonas donde el manejo forestal conserva especies florales acompañantes y sombra arbórea (25). En condiciones de estrés hídrico, la interacción entre café y meliponinos adquiere un papel regulador: mientras el cafeto reduce su capacidad fotosintética y floral, las abejas aseguran la continuidad de la reproducción y la estabilidad del sistema mediante una polinización eficiente y especializada (27, 28). Diversas investigaciones han mostrado que la polinización entomófila incrementa entre 15 y 25 % el cuajado de frutos en *Coffea arabica*, incluso bajo déficit hídrico moderado (29, 30), lo que resalta la importancia de conservar colmenas de meliponinas (meliponarios) en unidades productivas cafeteras (figura 2). De igual modo, la actividad polinizadora mejora el balance fuente-destino en la planta, ya que la demanda energética de los frutos estimula la actividad fotosintética residual y la movilización de carbohidratos hacia el pericarpio (31).

Algunas experiencias relacionadas con la implementación de la meliponicultura asociada a cultivos de café, así como con el estudio de la disponibilidad y uso de los recursos florales por abejas nativas, han sido documentadas en los municipios de Tena, Quipile y Pulí, Cundinamarca (32, 33), y Ocamonte en Santander (34). Otros autores, por ejemplo, han revisado la diversidad de especies usadas en meliponicultura en Colombia (35), reportando aspectos ecológicos sobre comportamiento de nidificación de *Paratrigona eutaeniata* Camargo & Moure, 1994 en arbustos de café en el Tambo, Cauca (36); han evaluado las fluctuaciones de la temperatura y humedad relativa en *Melipona eburnea* Friese, 1900 en Fusagasugá, Cundinamarca (37); o han identificado la diversidad de la melitofauna que habita en el agropaisaje de la caña de azúcar en el Valle del Cauca (38). Las investigaciones mencionadas reflejan un interés creciente, tanto en la comunidad académica como en el sector productivo, por identificar los factores que permitan conservar y aprovechar la diversidad de abejas como un valor agregado dentro de las unidades agrícolas. No obstante, la resiliencia ecológica asociada con la supervivencia de las abejas nativas no depende únicamente de ampliar el conocimiento sobre sus grupos



taxonómicos, sino también de comprender a profundidad las características de su hábitat y la diversidad genética presente de las especies vegetales que conforman estos agroecosistemas.



**Figura 2.** Ejemplos de implementación de meliponarios en fincas con cafetales en Cundinamarca.

**A.** Típico paisaje colombiano con cultivos de café intercalados con plátano en Zipacón. **B. y C.**

Meliponarios en fincas de Tibacuy y Tena. **D.** Entrada a colmena (piquera) de abejas nativas.

*Fuente fotografías:* A-C, ©Diego A. Hernández-Contreras. D, ©Diana N. Duque-Gamboa.

En este orden de ideas, resulta necesario facilitar la continuidad a los trabajos que emplean herramientas de biología molecular para caracterizar la heterogeneidad genética de plantas nativas de Colombia como *Calycolpus moritzianus* (O. Berg) Burret (39), *Quercus humboldtii* Bonpl. (40), *Euterpe oleracea* Mart., *Mauritia flexuosa* L. f. (41), entre otras, y cultivadas (comerciales) en los territorios con presencia de mora de Castilla y otras variedades de mora silvestres (42, 43), café (44), germoplasma del plátano (45), palma de aceite (46), mango (47), cacao (48), etc. También es pertinente reconocer la diversidad y estructura genética de las abejas meliponinas (49, 50) y

El café bajo estrés hídrico: entre la eficiencia fotosintética y la resiliencia ecológica mediada por abejas nativas

promover la investigación sobre interacciones de mutualismo entre insectos y hospederos que pueden afectar la dinámica reproductiva o poblacional de las abejas, como se ha hecho con áfidos y hormigas en *Capsicum annuum* L. y *Capsicum frutescens* L. (51), o dípteros en cultivos de cítricos en Colombia (52). Este tipo de datos aportan bases sólidas para diseñar estrategias de conservación y manejo sostenible de los agroecosistemas tropicales del país; de modo que, al fortalecer la comprensión de la diversidad genética vegetal y sus redes tróficas, se favorece la conservación funcional de la fauna asociada —incluidas las abejas nativas— y se promueve la transición hacia sistemas productivos más resilientes y coherentes con los principios agroecológicos.

### Hacia una ecofisiología aplicada a la adaptación climática

Integrar la fisiología vegetal del café con la ecología de polinizadores nativos ofrece un marco científico y práctico para enfrentar los desafíos del cambio climático. La gestión hídrica eficiente (12, 53), el sombreado regulado (20, 21), la diversidad floral acompañante y la meliponicultura asociada deben considerarse estrategias complementarias que actúan sobre diferentes niveles de resiliencia: fisiológico, ecológico y productivo (6, 28). De este modo, avanzar hacia una ecofisiología aplicada implica comprender cómo las respuestas fisiológicas de las plantas interactúan con los procesos ecológicos del entorno.

En el caso del café, integrar mediciones de intercambio gaseoso, eficiencia, huella hídrica y dinámica floral con observaciones sobre la actividad polinizadora permite identificar sinergias y vulnerabilidades frente a escenarios de mayor temperatura o déficit hídrico (4, 28, 54). Estos estudios, analizados en conjunto, evidencian cómo la ecofisiología aplicada requiere integrar mediciones fisiológicas del cultivo —como el intercambio gaseoso, producción de clorofila y la eficiencia en el uso del agua— con observaciones de fenología floral y la actividad de polinizadores dentro de contextos agroecológicos diversos. Por ejemplo, Ricketts et al. (29) demostraron que la cercanía de los cafetales a fragmentos de bosque incrementa la visita de abejas y mejora la fecundación, resaltando el vínculo entre biodiversidad y rendimiento. De forma complementaria, Bravo-Monroy et al. (34) documentaron en Santander, Colombia, que la estructura del paisaje y las prácticas de manejo determinan la abundancia y composición de los visitantes florales. A su vez, Masarirambi et al. (55) mostraron que la disponibilidad hídrica modula la sincronía de la

floración, un proceso clave que define la ventana temporal para la acción de los polinizadores.

Estudios recientes, como los de Prado et al. (56), y Fitch et al. (57), integran la dinámica floral, la vecindad vegetal y los servicios de polinización para explicar variaciones en la producción y calidad del grano. Por otra parte, Leal-Echeverri (54) destacó que la huella hídrica del café depende no solo del régimen de lluvias, sino del manejo fisiológico y la cobertura vegetal, mientras que Torrez et al. (58) subrayaron que la calidad ecológica del agroecosistema puede traducirse en calidad del producto final (cereza y semillas de café).

En su conjunto, las investigaciones referidas sustentan que las interacciones entre factores bióticos y abióticos —agua, luz, rasgos florales y comunidad de insectos— no operan de manera aislada, sino en sinergia, y que una auténtica ecofisiología del café debe medir y modelar simultáneamente estas respuestas para derivar estrategias de manejo hídrico, sombreado y diversificación que sean científicamente sólidas y útiles para los agricultores.

## Conclusiones

Comprender cómo el estrés hídrico modula la fotosíntesis y cómo las abejas sin aguijón pueden compensar parte de sus efectos sobre la floración y la fecundación representa una vía concreta para fortalecer la sostenibilidad de los sistemas cafeteros frente al cambio climático. En adelante, la investigación ecofisiológica del café deberá integrar variables bióticas —como la actividad polinizadora, la oferta de recursos florales y su diversidad genética— en los modelos de respuesta al estrés, reconociendo que el equilibrio entre la disponibilidad agua, irradianza y biodiversidad constituye la base de un café verdaderamente resiliente. Solo así el conocimiento generado podrá trascender el ámbito experimental y traducirse en soluciones prácticas que fortalezcan la adaptación de los productores en el territorio.



## Agradecimientos

A Doris Yamile Contreras Contreras, por inspirar estas reflexiones. A los semilleros de Microbiología Agrícola y Phytofilos del programa Ingeniería Agronómica (Universidad de Cundinamarca, Facatativá) por el apoyo en la realización de investigaciones en recursos florales de abejas nativas. A Diana N. Duque-Gamboa (Universidad de Cundinamarca, Facatativá) por aportar la fotografía de la figura 2D. A Antonella Sardi-Saavedra (Universidad del Valle, Cali) por sus acertados comentarios para mejorar la composición de una versión inicial de este manuscrito.

## Financiamiento

El autor no declara fuente de financiamiento para la realización de este artículo.

## Declaración de conflictos de interés

El autor declara que no existe ningún potencial conflicto de interés relacionado con el artículo.

## Utilización de Inteligencia Artificial

El autor declara que el uso de herramientas de inteligencia artificial se restringió a la búsqueda documental y a la corrección de redacción en dos párrafos del texto. Asimismo, se empleó DeepL únicamente para verificar la precisión gramatical y lingüística del resumen en inglés (abstract).

## Referencias

1. Foreign Agricultural Service. U.S. Department of Agriculture (USDA). Production - Coffee [Internet]. 2024 [citado 2024 Feb. 2]. Disponible en: <https://www.fas.usda.gov/data/production/commodity/0711100>
2. Ceballos-Sierra F, Dall'Erba S. The effect of climate variability on Colombian coffee productivity: A dynamic panel model approach. Agricultural Systems. 2021; 190: 103126. <https://doi.org/10.1016/j.agry.2021.103126>
3. Centro Nacional de Investigaciones de Café (Cenicafé). Guía más agronomía, más productividad, más calidad (3a ed.) [Internet]. Tercera. Manizales, Colombia: Cenicafé; 2021. 7–234 p. Disponible en: <https://doi.org/10.38141/cenbook-0014>

4. Damatta F, Ramalho J. Impacts of drought and temperature stress on coffee physiology and production: a review. *Brazilian Journal of Plant Physiology*. 2006; 18(1): 55–81. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202006000100006>
5. Avelino J, Cristancho M, Georgiou S, Imbach P, Aguilar L, Bornemann G, et al. The coffee rust crises in Colombia and Central America (2008–2013): impacts, plausible causes and proposed solutions. *Food Security*. 2015; 7(2): 303–321. <https://doi.org/10.1007/s12571-015-0446-9>
6. Harvey C, Pritts A, Zwetsloot M, Jansen K, Pulleman M, Armbrecht I, Avelino J, Barrera J, Bunn C, Hoyos J, Isaza C, et al. Transformation of coffee-growing landscapes across Latin America. A review. *Agronomy for Sustainable Development*. 2021; 41(5): 62. <https://doi.org/10.1007/s13593-021-00712-0>
7. Reyes-Herrera D, Sánchez-Reinoso A, Lombardini L, Restrepo-Díaz H. Physiological responses of coffee (*Coffea arabica* L.) plants to biochar application under water deficit conditions. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*. 2023; 51(3). 12873 <https://doi.org/10.15835/nbha51312873>
8. Almeida W, Ávila R, Pérez-Molina J, Barbosa M, Marçal D, De Souza R, Martino P, et al. The interplay between irrigation and fruiting on branch growth and mortality, gas exchange, and water relations of coffee trees. *Tree Physiology*. 2020; 41(1): 35–49. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa116>
9. León-Rojas F, Valderrama-Palacios D, Borjas-Ventura R, Alvarado-Huaman L, Julca-Otiniano A, Figueroa L, et al. Low water availability has a greater influence on the development of coffee seedlings than an increase in temperature. *Agronomía Colombiana*. 2023; 41(1): 1–11. <https://doi.org/10.15446/agron.colomb.v41n1.105778>
10. Pappo E, Keene S, Smith H, Song Y, Colquhoun T, Wilson C, Flory S. Effects of reduced rainfall on coffee quality and volatile composition. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 2023; 104(1): 488–499. <https://doi.org/10.1002/jsfa.12949>
11. Ronchi C, Miranda F. Flowering percentage in arabica coffee crops depends on the water deficit level applied during the pre-flowering stage. *Revista Caatinga*. 2020; 33(1): 195–204. <https://doi.org/10.1590/1983-21252020v33n121rc>
12. Carr M. The water relations and irrigation requirements of coffee. *Experimental Agriculture*. 2001; 37(1): 1–36. <https://doi.org/10.1017/S0014479701001090>
13. Mariño Y. Respuesta fotosintética de *Coffea arabica* L. a diferentes niveles de luz y disponibilidad hídrica. *Acta Agronómica*. 2014; 63(2): 128–35. <http://dx.doi.org/10.15446/acag.v63n2.38454>
14. Avila R, Cardoso A, de Almeida W, Costa L, Machado K, Barbosa M, et al. Coffee plants respond to drought and elevated [CO<sub>2</sub>] through changes in stomatal function, plant hydraulic conductance, and aquaporin expression. *Environmental and Experimental Botany*. 2020; 177: 104148. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104148>
15. de Oliveira M, Coelho L, Carvalho G, Botelho C, Torres L, Vilela D, et al. Photochemical efficiency correlated with candidate gene expression promote coffee drought tolerance. *Scientific Reports*. 2021; 11(1): 7436. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-86689-y>
16. Nicolson S. Sweet solutions: Nectar chemistry and quality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2022; 377(1853): 20210163. <https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0163>

17. Crisosto C, Grantz D, Meinzer F. Effects of water deficit on flower opening in coffee (*Coffea arabica* L.). *Tree Physiology*. 1992; 10: 127–139. <https://doi.org/10.1093/treephys/10.2.127>
18. Rering C, Franco J, Yeater K, Mallinger R. Drought stress alters floral volatiles and reduces floral rewards, pollinator activity, and seed set in a global plant. *Ecosphere*. 2020; 11(9). e03254. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3254>
19. Moreno E, Vit P, Aguilar I, Barth O. Melissopalynology of *Coffea arabica* honey produced by the stingless bee *Tetragonisca angustula* (Latreille, 1811) from Alajuela, Costa Rica. *AIMS Agriculture and Food*. 2023; 8(3): 804–831. <https://doi.org/10.3934/agrfood.2023043>
20. Geromel C, Ferreira L, Davrieux F, Guyot B, Ribeyre F, Brígida dos Santos M, et al. Effects of shade on the development and sugar metabolism of coffee (*Coffea arabica* L.) fruits. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2008; 46(5–6): 569–579. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2008.02.006>
21. Somporn C, Kamtuo A, Theerakulpisut P, Siriamornpun S. Effect of shading on yield, sugar content, phenolic acids and antioxidant property of coffee beans (*Coffea arabica* L. cv. Catimor) harvested from north-eastern Thailand. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 2012; 92(9): 1956–1963. <https://doi.org/10.1002/jsfa.5568>
22. Vit P, Mejías A, Rial L, Ruiz J, Peña S, González A, Rodríguez-Malaver A, et al. Conociendo la miel de *Melipona favosa* en la Península de Paraguaná, estado Falcón, Venezuela. *Revista del Instituto Nacional de Higiene Rafael Rangel*. 43(1): 15–19.
23. Phillips B, Shaw R, Holland M, Fry E, Bardgett R, Bullock J, Osborne J. Drought reduces floral resources for pollinators. *Global Change Biology*. 2018; 24(7): 3226–3235. <https://doi.org/10.1111/gcb.14130>
24. Maia-Silva C, da Silva Pereira J, Freitas B, Hrncir M. Don't stay out too long! Thermal tolerance of the stingless bees *Melipona subnitida* decreases with increasing exposure time to elevated temperatures. *Apidologie*. 2021; 52(1): 218–229. <https://doi.org/10.1007/s13592-020-00811-z>
25. Montoya-Pfeiffer P, González-Chaves A, Nates-Parra G. Effects of landscape structure and climate seasonality on pollen intake by honeybees in Neotropical highland agroecosystems. *Agricultural and Forest Entomology*. 2021; 23(4): 452–462. <https://doi.org/10.1111/afe.12446>
26. Martínez-Salinas A, Chain-Guadarrama A, Aristizábal N, Vilchez-Mendoza S, Cerda R, Ricketts T. Interacting pest control and pollination services in coffee systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2022; 119(15): e2119959119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2119959119>
27. Molina D, Ramírez V, Cortina H. Comportamiento de accesiones de *Coffea arabica* sometidas a déficit de humedad del suelo. *Cenicafé*. 2016; 67(1): 41–54.
28. Imbach P, Fung E, Hannah L, Navarro-Racines C, Roubik D, Ricketts T, et al. Coupling of pollination services and coffee suitability under climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2017; 114(39): 10438–10442. <https://doi.org/10.1073/pnas.1617940114>
29. Ricketts T, Daily G, Ehrlich P, Michener C. Economic value of tropical forest to coffee production. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2004; 101(34): 12579–12582. <https://doi.org/10.1073/pnas.0405147101>
30. Moreaux C, Meireles D, Sonne J, Badano E, Classen A, González-Chaves A, Hipólito J, Klein A, et al. The value of biotic pollination and dense forest for fruit set of Arabica coffee: A global

- assessment. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 2022; 323: 107680. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107680>
31. Damatta F, Cunha R, Antunes W, Martins S, Araujo W, Fernie A, et al. In field-grown coffee trees source-sink manipulation alters photosynthetic rates, independently of carbon metabolism, via alterations in stomatal function. *New Phytologist*. 2008; 178(2): 348–357. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02367.x>
32. Centeno E, Hernández-Contreras D, García-Morantes J. Recursos florales empleados por la abeja angelita en un sistema agroforestal del municipio de Tena, Cundinamarca. En: Brochero H, editor. Bogotá, D.C. Colombia: Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá; 2021. 61–72 p. Disponible en: <https://tinyurl.com/5fm2b73y>
33. Cepeda-Valencia J, Gómez D, Nicholls C. La estructura importa: abejas visitantes del café y estructura agroecológica principal (EAP) en cafetales. *Revista Colombiana de Entomología*. 2014; 40(2): 241–250.
34. Bravo-Monroy L, Tzanopoulos J, Potts S. Ecological and social drivers of coffee pollination in Santander, Colombia. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 2015; 211: 145–154. <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2015.06.007>
35. Nates-Parra G, Rosso-Londoño J. Diversidad de abejas sin aguijón (Hymenoptera: Meliponini) utilizadas en meliponicultura en Colombia. *Acta Biológica Colombiana*. 2013; 18(3): 415–426.
36. Fernández D, Zambrano G, Gonzalez V. Comportamiento de nidificación, notas taxonómicas y distribución potencial de *Paratrigona eutaeniata* (Hymenoptera: Apidae, Meliponini). *Revista Colombiana de Entomología*. 2010; 36(2): 325–332. <https://doi.org/10.25100/socolen.v36i2.9167>
37. Solarte V, Talero C, Sanchez A. Stability of temperature, relative humidity and dew point inside *Melipona eburnea* (Apidae: Meliponini) colonies. *Ciencias Agropecuarias*. 2015; 1(1): 56–66. <https://doi.org/10.36436/24223484.185>
38. Sardi-Saavedra A, Manzano M, Vargas G, Rivera-Pedroza L. Melitofauna del agropaisaje de caña de azúcar en el Valle del Cauca, Colombia. *Biota Colombiana*. 2024; 25: e1128. <https://doi.org/10.21068/2539200X.1128>
39. Hernández-Contreras D, De Jesús Torres-Torres F, Figueroa-Lozano M, Sánchez-Montaña L, Posso-Terranova A, Muñoz-Flórez J. Genetic structure and diversity of *Calycolpus moritzianus* (Myrtaceae) in the north-eastern Andes of Colombia. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 2021; 92: e923635. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2021.92.3635>
40. Zorrilla-Azcué S, González-Rodríguez A, Oyama K, González M, Rodríguez-Correa H. The DNA history of a lonely oak: *Quercus humboldtii* phylogeography in the Colombian Andes. *Ecology and Evolution*. 2021; 11(11): 6814–6828. <https://doi.org/10.1002/ece3.7529>
41. Morillo-Coronado Y, Rojas-González S, Morillo-Coronado A, Castañeda-Cardona C, Mendoza-Romero K, Marín-Colorado J. Genetic variability of wild palms *Euterpe precatoria*, *Euterpe oleracea* and *Mauritia flexuosa* with molecular markers ISSR. *Revista de Ciencias Agrícolas*. 2023; 40(3): e3212. <https://doi.org/10.22267/rcia.20234003.212>
42. Marulanda M, López A, Aguilar S. Genetic diversity of wild and cultivated *Rubus* species in Colombia using AFLP and SSR markers. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*. 2007; 7(3): 242–252.



43. Araque-Castellanos D, Cancino-Escalante G, Hernández-Contreras D, Chinchilla-Cardenas D. Diversidad genética de *Rubus glaucus* Benth en el municipio de Pamplona (nororiente de Colombia). BISTUA Revista de la Facultad de Ciencias Básicas. 2021; 19(2): 8–14. <https://doi.org/10.24054/bistua.v19i2.1125>
44. Arias J, Flórez C. Identification of sources of male sterility in the Colombian Coffee Collection for the genetic improvement of *Coffea arabica* L. PLoS One. 2023; 18(9). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0291264>
45. Muñoz-Flórez J, Lobo M, Medina C, Caicedo Á, Morillo-Coronado Y. Caracterización molecular de genotipos de plátano del banco de germoplasma de Corpoica Palmira, con uso de marcadores RAMs. Acta Agronómica. 2012; 61(5): 28–29.
46. Castañeda-Cardona C, Morillo-Coronado Y, Morillo-Coronado A, Ochoa I. Genetic diversity in oil palm (*Elaeis guineensis* jacq) using RAM (Random Amplified Microsatellites). Bragantia. 2018; 77(4): 546–556. <http://dx.doi.org/10.1590/1678-4499.2017385>
47. Díaz-Matallana M, Schuler-García I, Ruiz-García M, Hodson De Jaramillo E. Analysis of diversity among six populations of Colombian mango (*Mangifera indica* L. cvar. *Hilacha*) using RAPDs markers. Electronic Journal of Biotechnology. 2009; 12(3).
48. González-Orozco C, Osorio-Guarín J, Yockteng R. Phylogenetic diversity of cacao (*Theobroma cacao* L.) genotypes in Colombia. Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization. 2022; 20(3): 203–214. <https://doi.org/10.1017/S1479262123000047>
49. López-Urbe M, Soro A, Jha S. Conservation genetics of bees: advances in the application of molecular tools to guide bee pollinator conservation. Conservation Genetics. 2017; 18(3): 501–506. <https://doi.org/10.1007/s10592-017-0975-1>
50. Da Silva G, Souza I, Pereira F, Souza B, Lopes M, Bentzen P, et al. Genome-wide discovery and characterization of microsatellite markers from *Melipona fasciculata* (Hymenoptera: Apidae), cross-amplification and a snapshot assessment of the genetic diversity in two stingless bee populations. European Journal of Entomology. 2018; 115: 614–619. <https://doi.org/10.14411/eje.2018.058>
51. Duque-Gamboa D, Arenas A, Posso-Terranova A, Toro-Perea N. Mutualistic interaction of aphids and ants in pepper, *Capsicum annuum* and *Capsicum frutescens* (Solanaceae). Revista de Biología Tropical. 2021; 69(2): 626–639. <https://doi.org/10.15517/rbt.v69i2.43429>
52. Duque-Gamboa D, Castillo-Cárdenas M, Hernández L, Guzmán Y, Manzano M, Toro-Perea N. The bud midge *Prodiptosis floricola* in citrus crops in Colombia. Entomologia Experimentalis et Applicata. 2018; 166(3): 204–214. <https://doi.org/10.1111/eea.12654>
53. Cai Z, Chen Y, Guo Y, Cao K. Responses of two field-grown coffee species to drought and re-hydration. Photosynthetica. 2005; 43(2): 187–193. <https://doi.org/10.1007/s11099-005-0032-z>
54. Leal-Echeverri J, Tobón C. The water footprint of coffee production in Colombia. Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín. 2021; 74(3): 9685–9697. <https://doi.org/10.15446/rfnam.v74n3.91461>
55. Masarirambi M, Chingwara V, Shongwe V. The effect of irrigation on synchronization of coffee (*Coffea arabica* L.) flowering and berry ripening at Chipinge, Zimbabwe. Physics and Chemistry of the Earth. 2009; 34(13–16): 786–789. <https://doi.org/10.1016/j.pce.2009.06.013>

56. Prado S, Collazo J, Stevenson P, Irwin R. A comparison of coffee floral traits under two different agricultural practices. *Scientific Reports*. 2019; 9(1): 7331. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43753-y>
57. Fitch G, Gonzalez J, Oana A, Oliver M, Vandermeer J. Integrating effects of neighbor interactions for pollination and abiotic resources on coffee yield in a multi-strata agroforest. *Biotropica*. 2022; 54(5): 1226–1237. <https://doi.org/10.1111/btp.13145>
58. Torrez V, Benavides-Frias C, Jacobi J, Speranza C. Ecological quality as a coffee quality enhancer. A review. *Agronomy for Sustainable Development*. 2023; 43(1):19. <https://doi.org/10.1007/s13593-023-00874-z>