

POLINIZACIÓN EN LEPIDÓPTEROS NOCTURNOS

Estévez Caride, Paula
e- mail: pecaride@outlook.es

Alumna Grado en Biología
Trabajo no tutorizado:
Facultad de Biología
Universidad de Vigo.

Resumen

En el siguiente trabajo, se expone de forma generalista el origen, la relevancia y los mecanismos y riesgos que conlleva la polinización realizada por las polillas, ya que la polinización es uno de los servicios más importantes dentro de los ecosistemas y el mejor ejemplo que puede observarse de mutualismos entre plantas y animales. En el marco actual conocer hasta qué punto intervienen los lepidópteros nocturnos en este servicio y cómo protegerlos, es una cuestión crucial para la salud de los propios ecosistemas y de los cultivos agrícolas.

INTRODUCCIÓN

La evolución del linaje de los insectos y su radiación, ha estado directamente ligada a su relación con otros grupos de organismos, así como a los procesos de extinción que potenciaron estas relaciones (Labandeira e Eble, 2000). Entre los organismos con los que han forjado una íntima relación a lo largo del tiempo son especialmente destacables las angiospermas, con las que aún hoy se encuentran ligados mediante relaciones mutualistas, parasitarias o de herbivorismo.

Dentro de los mutualismos establecidos a partir de la coevolución de ambos grupos, la polinización de las flores es una de las interacciones más destacables del reino animal. Las plantas proveen a sus polinizadores de diversos recursos, como néctar, polen, y/o fragancias a cambio del transporte de los granos de polen de los estambres a los estigmas (Kevan e Baker, 1983; Kevan, 1999; Hahn e Brühl, 2016). Tanta es su relevancia, que aproximadamente el 85% de las angiospermas son dependientes de ella y es llevada a cabo principalmente por acción de los insectos (Potts *et al.*, 2010; Hahn e Brühl 2016). Esta relación ya se ha establecido en el cretácico temprano, donde los registros fósiles de angiospermas presentan síndromes entomófilos (Grimaldi, 1999; Friis *et al.*, 2005). Y además, es la etapa donde se produce la radiación y expansión de muchos insectos antófilos (Fig. 1), como abejas, avispa, moscas, y específicamente, la de los lepidópteros (Labandeira, 1994; Grimaldi, 1999; Labandeira e Eble, 2000).

Orden Lepidoptera: polillas

La polinización es, por tanto, una interacción crucial entre gran cantidad de grupos de insectos y angiospermas, siendo los lepidópteros, uno con gran abundancia de especies antófilas (Travers *et al.*, 2011; Hahn e Brühl, 2016), además de ser pilares fundamentales de gran cantidad de redes tróficas e importantes herbívoros.

Dentro del orden Lepidoptera existen unas 165000 especies de polillas y mariposas (Kristensen e Skalski, 1999; Kristensen *et al.*, 2007; Regier *et al.*, 2009), de las cuales, una enorme cantidad utilizan el néctar proporcionado por las flores para su supervivencia (imago).

A pesar de la gran diversidad de especies y su relevancia ecosistémica, la filogenia de este orden no está completamente afianzada. Gran parte de las divisiones actuales están fundadas en las

clasificaciones realizadas por Linneo, basadas en la morfología de las antenas, las alas, el aparato bucal, las características de las larvas o sus horas de actividad (Kriestensen *et al.*, 2007). En el caso de las polillas, la mayor parte (98% de las especies de lepidópteros) se encuentran agrupadas en las "Ditrysia", que abarca gran cantidad de clados y superfamilias (Regier *et al.*, 2009).

Otro de los problemas que presentan los estudios sobre lepidópteros nocturnos, es su poca frecuencia y la focalización de los mismos en unas pocas familias. Esto conlleva la existencia de pocos estudios en los grupos más diversos como el de las micropolillas (y por tanto la infravaloración de su importancia). Respecto a otros menos diversos, como los esfíngidos se pueden encontrar más trabajos (Okamoto *et al.*, 2008; Atwater, 2013; Hahn e Brühl, 2016). Es por tanto necesario que el esfuerzo investigador se expa a más grupos, para poder conocer su relevancia en los ecosistemas y los servicios polínicos que ofrecen.

Entre las especies de Europa y Norte América, las familias de polillas que más interacciones establecen con plantas, según Hahn y Brühl (2016), son Sphingidae y Noctuidae. Por otro lado, las plantas que más interacciones presentan con ellas son miembros de las familias Orchidaceae y Caryophyllaceae (Figura 1).

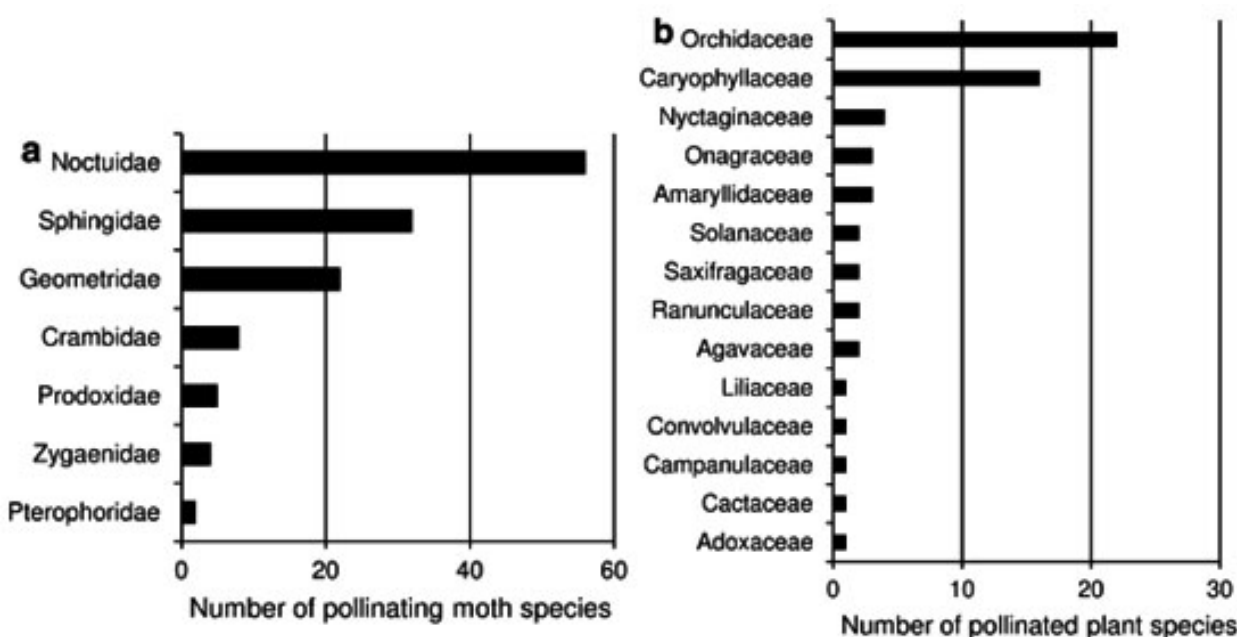


Figura 1: a) especies polinizadoras de polillas por familia. b) especies vegetales polinizadas por polillas distribuidas en familias (fig. Modificada de Figura modificada de Hahn e Brühl, 2016)

SERVICIOS POLÍNICOS Y COEVOLUCIÓN

Dentro de los insectos polinizadores, existen otros grupos diferentes a las abejas. Rader *et al.*, (2015) confirman que la actividad de estos polinizadores, entre los que se incluyen las polillas, es igual de importante a ellas, ya que a pesar de depositar menos polen por visita o conllevar una menor formación de fruto, su elevado número de visitas a lo largo del día compensa estas carencias.

Además de aportar otros beneficios, como rangos de actividad más diversos (McCall e Primack, 1992; Rader *et al.*, 2015), o su actividad en distintas condiciones meteorológicas (Cutler *et al.*, 2012; Howlett, 2012; Rader *et al.*, 2013; Gupta, 2014; Rader *et al.*, 2015). Por otra parte también pueden transportar el polen a mayores distancias (Rader *et al.*, 2011), o incluso transferirlo más eficazmente (Jauker e Wolters, 2008; Rader *et al.*, 2009; Howlett, 2012).

En el caso de las polillas los períodos de actividad que abarcan todo el día en las especies diurnas y períodos crepusculares y/o nocturnos en las nocturnas, así como su capacidad para volar grandes distancias transportando polen las hace unos polinizadores destacables (Travers *et al.*, 2011; Hahn e

Brühl, 2016). En Europa y Norteamérica son especialmente relevantes en la polinización de especies salvajes, y por tanto en la estabilidad de los ecosistemas y su biodiversidad (Ricketts *et al.*, 2008; Power, 2010; Hahn e Brühl, 2016).

Además del servicio que realizan como polinizadores, las polillas pueden ser un factor condicionante de la evolución y selección de características florales de las plantas que polinizan. Gómez *et al.*, (2015), realizaron un estudio sobre la variación e integridad de la forma de la corola en Brassicaceae, una familia con un arquetipo floral muy uniforme. Comprobaron que esta característica es muy lábil evolutivamente y sufrió cambios recientes en su historia evolutiva, dirigidos especialmente por los polinizadores. Destaca que en los taxones polinizados predominantemente por polillas, existe una variación en la forma de la corola, siendo posible comprobar como los polinizadores son capaces de reconducir las características de algunas plantas a lo largo de su historia evolutiva, o afectar a su robustez.

En ciertos tipos de ecosistemas, pueden ser clave para la diversidad genética de las poblaciones vegetales. Por ejemplo, en ecosistemas tropicales de bosques lluviosos, los esfingidos son importantes conectores de pequeñas y aisladas poblaciones de plantas especializadas en ellos, lo que permite la existencia de flujo genético entre ellas (Amorim *et al.*, 2014). Por lo que la salud de los esfingidos es importante para la protección y supervivencia de plantas endémicas con estas características.

PREFERENCIAS FLORALES

El hecho de que los polinizadores presenten distintas preferencias por características florales, permite que muchas veces las plantas exploten este comportamiento para atraer a polinizadores específicos y evitar las visitas repetidas a la misma flor, evitando la autogamia (Nuttman e Willmer, 2003; Pereira *et al.*, 2011; Yan *et al.*, 2016), o mejorando la eficacia polinizadora (Larson e Barrett. 1999; Niesenbaum *et al.*, 1999; Yan *et al.*, 2016).

Este conjunto de características florales se conocen como síndrome floral y agrupa desde la morfología de la flor y el tipo de recompensa, a la fenología de la planta. Y pueden ser compartidas por diversas especies independientemente de su relación taxonómica (Fenster *et al.*, 2004; Wilmer, 2011; Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2014).

En el caso de las polillas, parece que entre sus preferencias predominan las flores de color blanco o amarillo (Neumeyer, 1998; Kelber *et al.*, 2002), con olor dulzón emitido durante la noche y/o gran cantidad de néctar situado preferiblemente al final de corolas tubulares.

Yan *et al.* (2016), observaron en su estudio sobre la polinización en *Quisqualis indica* (Combretaceae), que las flores variaban de color, olor y cantidad de néctar disponible durante su floración, atrayendo a varios polinizadores a lo largo de ese ciclo (figura 2).

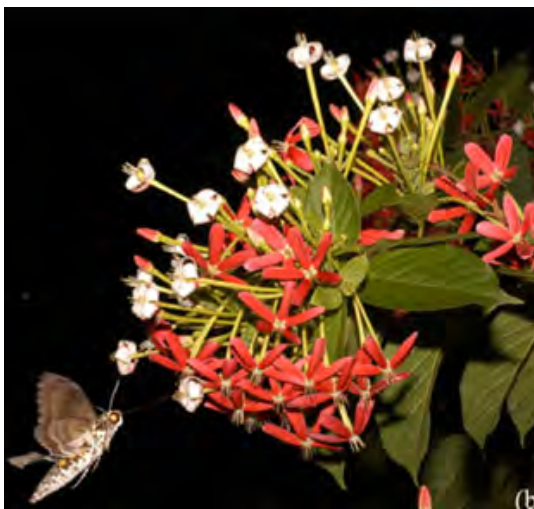


Figura 1: *Quisqualis indica* y esfingido visitándola en la noche (Yan *et al.*, 2016).

Al comienzo, la flor mantiene un color blanco, emite esencias dulces durante la noche y contiene gran cantidad de néctar, intentando atraer específicamente a las polillas. Mientras que en estadios más tardíos, reducen la cantidad de néctar y esencias producidas, cambia además el color, de blanco a rosa y, posteriormente, a rojo, atrayendo abejas y mariposas en vez de polillas. En este caso, la planta combina la polinización nocturna por polillas (más eficaz) con la diurna en las etapas más tardías de la floración. Este es un ejemplo de las diferentes preferencias de los polinizadores frente a los caracteres florales de las plantas, y como estas explotan las mismas para mejorar su polinización.

PERCEPCIÓN SENSORIAL DE LAS POLILLAS

Correlacionado con las preferencias florales y los hábitos nocturnos de muchas polillas, se suele presentar la siguiente pregunta: ¿cómo son capaces las polillas de localizar las flores en la noche?

Ya se ha comentado previamente que el olor y el color de las flores son un factor que parece intervenir en la atracción de las polillas, las hace localizables en la noche. Específicamente en esfingidos (Sphingidae), se ha observado, no solo la capacidad de detectar el olor en la noche, sino que varias especies las polillas demuestran una gran capacidad de discernir colores y olores en la oscuridad (Raguso e Willis, 2002; Kelber *et al.*, 2002; Balkenius *et al.*, 2006; Goyret *et al.*, 2008).

En este grupo, la mayoría presentan ojos compuestos de superposición (Figura 3), grandes y muy sensibles, que les permiten captar el color en condiciones lumínicas muy desfavorables (Kelber *et al.*, 2002). Presentan receptores para la luz en los rangos ultravioleta, azul y verde (Schwemer e Paulsen, 1973; Höglund *et al.*, 1973; Kelber *et al.*, 2003).

Comparado con las especies diurnas, que al igual que los humanos presentan visión tricromática con la que pueden discernir el color (Kelber e Hénique, 1999; Kelber *et al.*, 2002), algunas nocturnas estudiadas, en las que se esperaba que su orientación se basara en gamas acromáticas de colores, han demostrado su capacidad para ese mismo tipo de visión (Kelber *et al.*, 2002). Esto les permite localizar las flores en la noche y alimentarse, además de ser capaces de aprender a reconocer nuevos colores y distintas gamas acromáticas para explorar nuevas flores (Goyret *et al.*, 2008).

Al igual que con los colores, esta familia parece tener también gran capacidad para aprender y reconocer los olores de las flores. La recepción de olores por otro lado, podría ser mejorada mediante el batir de las alas, lo que ayuda a la penetración del olor en las antenas, tal y como se indica en Tripathy *et al.*, (2010).

A pesar de que la mayor parte de los estudios se centran en Sphingidae, podemos pensar que una gran cantidad de polillas localizan de forma similar sus fuentes de alimento, con mayor o menor precisión.

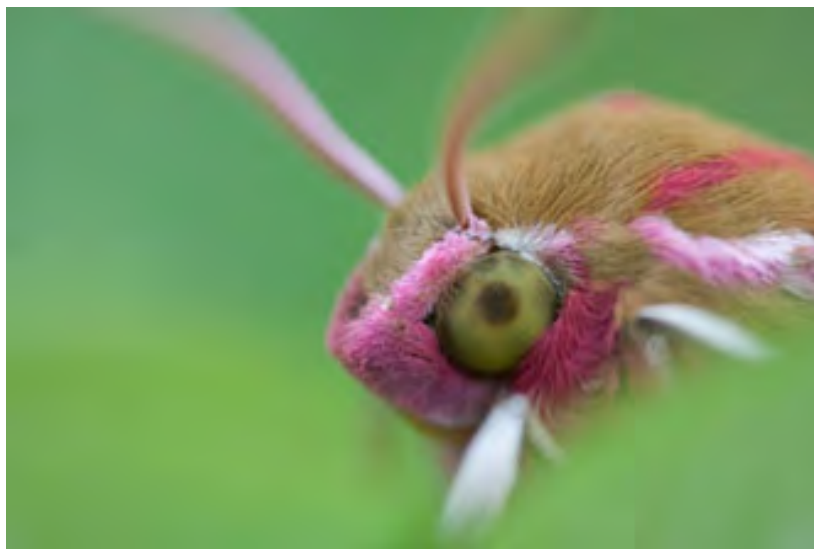


Figura 3: *Deilephila elpenor* (Max Brown in <http://www.fotosearch.com/photos-images/imago.html>)

RIESGOS PARA LAS POBLACIONES

Con el aumento de la presión antropogénica y el efecto del cambio climático, las polillas al igual que otros animales se enfrentan a diversos desafíos por su supervivencia.

Con el desarrollo urbano de las poblaciones humanas, cada vez existe mayor contaminación lumínica, que podría estar afectando a la supervivencia de las poblaciones de polillas (Cinzano *et al.*, 2001; Bruce-White e Shardlow, 2011; Macgregor *et al.*, 2015).

Según Hölker *et al.*, (2010) y Macgregor *et al.*, (2015) este tipo de contaminación afecta especialmente a las polillas debido a sus hábitos nocturnos y al empleo de la visión para diversas actividades, confirmadas por otros investigadores. Destacan los siguientes problemas: el riesgo de predación al ser atraídas por la luz y no disponer de un lugar de descanso apropiado donde su camuflaje las proteja (Frank, 2006); la posible disrupción de la fecundación distrayendo a los machos de la captación de feromonas femeninas (Delisle *et al.*, 1998), o incluso su efecto esterilizador (Riordan, 1964; Eisenbeis, 2006). También existe la posibilidad de alteración de la sensibilidad de los ojos compuestos debido a la intensidad de la luz (Frank 2006); y por último, podría afectar al inicio del vuelo nocturno y alterar el comportamiento de las comunidades cercanas a los focos de luz.

Además de estos problemas específicos de las poblaciones urbanas, existen otros riesgos a nivel global. Por un lado, el cambio climático puede tener efectos importantes sobre las comunidades de polillas y otros polinizadores, ya que el aumento de las temperaturas está provocando el avance (o el retraso) en la floración de diversas especies y los períodos de vuelo de los insectos. Esto puede llegar a provocar un desajuste entre los dos grupos, afectando a la polinización y a la disponibilidad de alimento para los insectos (Memmott *et al.*, 2007). Además, las fases larvarias y fases migratorias también podrían verse afectadas por este cambio, aunque están poco estudiados (Willmer, 2012).

La reducción de la diversidad puede influir en los polinizadores ante la menor variedad de plantas de las que alimentarse, algo especialmente peligroso para polinizadores especialistas (Memmott *et al.*, 2007), ya esté provocada por la fragmentación de los hábitats, la pérdida de polinizadores, o por el clima, veranos más secos (Aldridge *et al.*, 2011; Willmer, 2012) y heladas en primavera (Inouye, 2008; Willmer, 2012). De hecho, la intensificación de la agricultura y la consecuente deterioración de los hábitats naturales y seminaturales, es uno de los principales motivos de los descensos de polillas en Gran Bretaña (Fox, 2012; Hahn e Brühl, 2015), y probablemente en el resto de Europa.

Es frecuente además, que en los campos de cultivo se empleen agroquímicos, como pesticidas e insecticidas, que afectan también a los hábitats típicos de desarrollo de las orugas. Hahn y Brühl (2015), comprobaron que con pequeñas dosis de estos productos las polillas se veían afectadas, ya que morían larvas e irrumpían en la ovoposición debido a los repelentes que contienen.

Todo esto puede provocar el descenso de las poblaciones, además de afectar al resto de relaciones con otros organismos, desde la polinización de plantas a la disponibilidad de alimento para sus predadores.

CONCLUSIONES

Los servicios polínicos que aportan el grupo de las polillas a los ecosistemas y a los cultivos son de gran importancia, además de complementar la actividad de otros grupos de polinizadores. Su estrecha relación con algunas plantas las hace factores clave para su conservación y supervivencia.

Entre los distintos disruptores que hacen peligrar la estabilidad de las poblaciones de estos polinizadores figuran el cambio climático, la fragmentación de hábitats, la intensificación de la agricultura y el uso de insecticidas, como los más relevantes.

Por ello, es necesario conocer con claridad el papel que cumplen estas especies en los ecosistemas, su fragilidad ante los cambios globales que se producen actualmente, y establecer distintas medidas que permitan su protección, desde una industria agrícola más sostenible con el medio ambiente a la protección de los hábitats más importantes para ellas.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar-Rodríguez, P.; Krömer, T.; Gracia-Franco, J.; MacSwiney, M. (2014). From dusk till dawn: nocturnal e diurnal pollination in the epiphyte *Tillisia heterophylla* (Bromeliaceae). *Plant Biology* 18: 37–45.
- Aldridge, G.; Inouye, W.; Forrest, J.; Barr, W.; Miller-Rushing, A. (2011). Emergence of a mid-season period of low floral resources in a montane meadow ecosystem associated with climate change. *J. Ecol.* 99: 905–913.
- Amorim, F.; Wyatt, G.; Sazima, M. (2014). Low abundance of long-tongued pollinators leads to pollen limitation in four specialized hawkmoth-pollinated plants in the Atlantic Rain forest, Brazil. *Naturwissenschaften* 101: 893-905
- Atwater, M. (2013). Diversity e nectar hosts of flower-settling moths within a Florida shill ecosystem. *J. Nat. Hist.* 47: 2719–2734
- Balkenius, A.; Rosén, W.; Kelber, A. (2006). The relative importance of olfaction e vision in a diurnal e a nocturnal hawkmoth. *J. Comp. Physiol. A.* 192: 431-437
- Bruce-White, C. e Shardlow, M. (2011). A Review of the Impact of Artificial Light on Invertebrates. Buglife, U.K.
- Cinzano, P.; Falchi, F.; Elvidge, C. (2001). The first World Atlas of the artificial night sky brightness. *Monthly Notices of the Royal Astronomical Society* 328: 689–707.
- Cutler, G.; Reeh, K.; Sproule, J.; Ramanaidu, K. (2012). Berry unexpected: Nocturnal pollination of lowbush blueberry. *Can J Plant Sci.* 92(4): 707–711.
- Delisle, J.; West, R.; Bowers, W. (1998). The relative performance of pheromone e light traps in monitoring the seasonal activity of both sexes of the eastern hemlock looper, *Lambdina fiscellaria fiscellaria*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 89: 87-98.
- Eisenbeis, G. (2006). Artificial night lighting e insects: attraction of insects to streetlamps in a rural setting in Germany In: Rich, C.; T. Longcore (eds.). *Ecological Consequences of Artificial Night Lighting*. Isle Press, Washington, District of Columbia. pp. 281-304
- Fenster, C., Armbruster, W., Wilson, P., Dudash, M., e Thomson, J. (2004). Pollination syndromes e floral specialization. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 35: 375–403.
- Fox, R. (2012). The decline of moths in Great Britain: a review of possible causes. *Insect. Conserv. Divers.* 6: 5–19.
- Frank, K. (2006). Effects of artificial night lighting on moths In Rich, C., e T. Longcore (eds.). *Ecological Consequences of Artificial Night Lighting*. Isle Press, Washington, District of Columbia. pp. 305-344
- Friis, E.; Pedersen, K.; Crane, P. (2005). Cretaceous angiosperm flowers: Innovation e evolution in plant reproduction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 232 (2-4): 251-293.
- Gómez, J.M.; Torices, R.; Lorite, J.; Klingenberg, C.; Perfectti, F. (2016). The role of pollinators in the evolution of corolla shape variation, disparity e integration in a highly diversified plant family with a conserved floral bauplan. *Annals Botany* 117: 889-904.
- Goyret, J.; Pfaff, M.; Raguso, R.; Kelber, A. (2001). Why do *Meuca sexta* feed from white flowers? Innate e learnt colour preferences in a hawkmoth. *Naturwissenschaften* 95: 569-576
- Grimaldi, D. (1999). The co-radiations of pollinating insects e angiosperms in the cretaceous. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 86: 373-406.
- Gupta, J. (2014). Wild Pollinators e Pesticides on Apples. In Himachal Pradesh, India: Community Learning e Innovation. Pollinator Safety in Agriculture. United Nations Food e Agriculture Organization, Rome.
- Hahn, M.; Schotthöfer, A.; Schmitz, J.; Franke, L. E.; Brühl, C. (2015). The effects of agrochemicals on Lepidoptera, with a focus on moths, e their pollination service in field margin habitats. *Agriculture, Ecosystems e Environment* 207: 153-162
- Hahn, M.; Brühl, C. (2016). The secret pollinators: an overview of moth pollination with a focus on Europe e North America. *Arthropod-Plant Interactions* 10: 21-28.
- Höglund, G.; Hamdorf, K.; Rosner, G. (1973). Trichromatic visual system in an insect e its sensitivity control by blue light. *J. Comp. Physiol.* 86: 265-279.

- Hölker, F.; Moss, T.; Griefahn, B.; Kloas, W.; Voigt, C.C.; Henckel, D.; Hänel, A.; Kappeler, P.; Völker, S.; Schwoppe, A.; Franke, S.; Uhrlet, D.; Fischer, J.; Klenke, R.; Wolter, C.; Tockner, K. (2010). The dark side of light: a transdisciplinary research agenda for light pollution policy. *Ecology e Society* 15: 13.
- Howlett, B. (2012). Hybrid carrot seed crop pollination by the fly *Calliphora vicina* (Diptera: Calliphoridae). *J. Appl. Entomol.* 136 (6): 421–430.
- Inouye, D. (2008). Effects of climate change on phenology, frost damage, e floral abundance of montane wildflowers. *Ecology.* 89: 353–362.
- Jauker, F.; Wolters, V. (2008). Hover flies are efficient pollinators of oilseed rape. *Oecologia*, 156 (4): 819–823.
- Kelber, A.; Hénique, U. (1999). Trichromatic colour vision in the hummingbird hawkmoth, *Macroglossum stellatarum*. *J. Comp. Physiol. A.* 184, 535–541
- Kelber, A.; Balkenius, A.; Warrant, E. (2002). Scotopic colour vision in nocturnal hawkmoths. *Nature*, 419
- Kelber, A.; Balkenius, A.; Warrant, E. (2003). Colour Vision in Diurnal e Nocturnal Hawkmoths. *Integr. Comp. boil.* 43: 571-579
- Kevan, P.; Baker, H. (1983) Insects as flower visitors e pollinators. *Annu. Rev. Entomol.*, 28: 407–453
- Kevan, P (1999). Pollinators as bioindicators of the state of the environment: species, activity e diversity. *Agric. Ecosyst. Environ.* 74: 373–393
- Kristensen, N.; Skalski, A.(1999). Phylogeny e palaeontology In Niethammer (ed.) *Handbook of Zoology, a Natural History of the Phyla of the Animal Kingdom, IV, Arthropoda: Insecta, Part 35, Lepidoptera, Moths e Butterflies, 1: Evolution, Systematics, e Biogeography.* WdeG (Alemania).
- Kristensen, N.; Scoble, M.; Karsholt, O. (2007). Lepidoptera phylogeny e systematics: the state of inventorying moth e butterfly diversity. *Zootaxa*, 1668: 699-747.
- Labandeira, C.C. 1994. A compendium of fossil insect families. *Milwaukee Public Museum Contributions in Biology e Geology* 88: 1-71.
- Labandeira, C.; Eble, G. (2000). The fossil record of insect diversity e disparity. *SFI Working Paper: 00-08-044*
- Larson, B.; Barrett, S.. (1999). The pollination ecology of buzz-pollinated *Rhexia virginica* (Melastomataceae). *Am. J. Bot.* 86: 502–511.
- McCall, C.; Primack, R.B. (1992) Influence of flower characteristics, weather, time of day e season on insect visitation rates in three plant communities. *Am. J. Bot.* 79: 434–442.
- Macgregor, C.; Pocock, M.; Fox, R.; Evans, D. (2015). Pollination by nocturnal Lepidoptera, e the effects of light pollution: a review. *Ecological Entomology* 40: 187-198
- Memmott, J.; Craze, P.; Waser, N.; Price, M. (2007). Global warming e the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecology Letters* 10: 710-717
- Neumeyer, C. (1998). *Perceptual Constancy: Why Things Look as They Do.* Cambridge Univ. Press 323–351
- Niesenbaum, R.; Patselas, M.; Weiner, S. (1999). Does flower color change in *Aster vimineus* cue pollinators?. *Am. Midle Nat.* 141: 59–68
- Nuttman, C.; Willmer, P. (2003). How does insect visitation trigger floral colour change?. *Ecol. Entomol.* 28: 467–474
- Okamoto, T.; Kawakita, A.; Kato, M. (2008). Floral adaptations to nocturnal moth pollination in *Diplomorpha* (Thymelaeaceae). *Plant Spec. Biol.* 23:192–201
- Pereira, A.; da Silva, J.; Goldenberg, R.; Melo, G.; Varassin, I. (2011). Flower color change accelerated by bee pollination in *Tibouchina* (Melastomataceae). *Flora*, 206. 491–497
- Potts, S.; Biesmeijer, J.C.; Kremen, C.; Neumann, P.; Schweiger, O.; Kunin, W.E. (2010). Global pollinator declines: trends, impacts an drivers. *Trends in Ecology e Evolutio*, 25 (6): 345-353

- Power, A. (2010). Ecosystem services e agriculture: tradeoffs e synergies. *Philos Trans R. Soc. B. Biol. Sci.* 365: 2959-2971
- Rader, R.; Howlett, B.; Cuningham, S. (2009). Alternative pollinator taxa are equally efficient but not as effective as the honeybee in a mass flowering crop. *J. Appl. Ecol.* 46(5): 1080–1087.
- Rader, R.; Edwards, W.; Westcott, D.; Cunningham, S.; Howlett, B. (2011). Pollen transport differs among bees e flies in a human-modified landscape. *Divers. Distrib.* 17(3): 519–529.
- Rader, R.; Edwards, W.; Westcott, D.; Cunningham, S.; Howlett, B. (2013). Diurnal effectiveness of pollination by bees e flies in agricultural Brassica rapa: Implications for ecosystem resilience. *Basic Appl. Ecol.* 14(1): 20–27.
- Rader, R.; Bartomeus, I.; Garibaldi, L.; Garrant, M.; Howlett, B. (2015). Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *PNAS* 113 (1): 146-151
- Raguso, R. e Willis, M. (2002). Synergy between visual e olfactory cues in nectar feeding by naïve hawkmoths, *Meuca sexta*. *Animal behaviour* 64: 684-695.
- Regier, J. Zwick, A.; Cummings, M.; Kawahara, A.; Cho S. (2009). Toward reconstructing the evolution of advanced moths e butterflies (Lepidoptera: Ditrysia): an initial molecular study. *BMC Evolutionary Biology* 9: 280
- Ricketts, T.; Regetz, J., Steffan-Dewenter, I.; Cunningham S. (2008). Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? *Ecol. Lett.* 11: 499- 515.
- Riordan, D. (1964). High-intensity flash discharge as a source of radiant energy for sterilizing insects. *Nature*, 204: 1332.
- Schwemer, J. e R. Paulsen. (1973). Three visual pigments in *Deilephila elpenor* (Lepidoptera, Sphingidae). *J. Comp. Physiol.* 86: 215–229.
- Travers, S.; Fauske, G.; Fox, K.; Ross, A.; Harris, M. (2011). The hidden benefits of pollinator diversity for the rangelands of the Great Plains: western prairie fringed orchids as a case study. *Rangelands* 33: 20–26
- Tripathy, S.; Peters, O.; Staudacher, E.; Kalwar, F.; Hatfield, M.; Daly, K. (2010). Odors pulsed at wing beat frequencies are tracked by primary olfactory networks e enhance odor detection. *Frontiers in cellular neuroscience* 4: article 1.
- Willmer, P. (2012). Ecology: Pollinator-Plant Synchrony Tested by Climate Change. *Current Biology* 22 (4): R132.
- Wilmer, P. (2011). *Pollination e floral ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA, 778 pp.
- Yan, J.; Wang, G.; Sui, Y.; Wang, M.; Zhang, L. (2016). Pollinator responses to floral colour change, nectar, e scent promote reproductive fitness in *Quisqualis indica* (Combretaceae). *Scientific Reports* 6: 24408.