

ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN / ORIGINAL RESEARCH PAPER

EFFECTO DEL AMBIENTE DE CRÍA EN LA LONGEVIDAD DE OBRERAS Y DESARROLLO DE COLONIAS DE *Bombus atratus* (HYMENOPTERA: APIDAE)

Effect of the Breeding Environment on Workers Longevity and Colony Development of *Bombus atratus* (Hymenoptera: Apidae)

Mario Simón PINILLA-GALLEGO¹, Marlene Lucía AGUILAR¹.

¹ Facultad de Ciencias Básicas y Aplicadas, Universidad Militar Nueva Granada. Carrera 11 n° 101-80. Bogotá D.C., Colombia.

For correspondence. simonpinilla@yahoo.com

Received: 7th October 2014, Returned for revision: 1st June 2015, Accepted: 10th June 2015.

Associate Editor: Rodolfo Jaffé Ribbi.

Citation / Citar este artículo como: Pinilla-Gallego MS, Aguilar ML. Efecto del ambiente de cría en la longevidad de obreras y desarrollo de colonias de *Bombus atratus* (Hymenoptera: Apidae). Acta biol. Colomb. 2016;21(1):73-79. doi: <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v21n1.46049>

RESUMEN

Bombus atratus es una especie nativa de Sur América de la cual se han estudiado aspectos de cría y manejo para polinización, y actualmente se están desarrollando metodologías para implementarla como polinizador comercial. Por esta razón, el objetivo de éste estudio fue comparar la longevidad de las obreras y el desarrollo de las colonias en diferentes condiciones ambientales: campo abierto (pastizales), invernadero y cámara de cría. Fueron usadas dos colonias en cada ambiente, todas las obreras fueron marcadas y semanalmente se revisaron las colonias para registrar el número de obreras. Los resultados muestran que la longevidad de las obreras que se encontraban en campo abierto (12 ± 4 días) e invernadero (15 ± 6 días) es significativamente menores que la de las obreras ubicadas en la cámara de cría (54 ± 20 días). El desarrollo de las colonias en campo abierto e invernadero en cuanto a producción de obreras fue similar, y presentaron menor número de obreras que las colonias en cámara de cría. La disminución en la longevidad de las obreras en campo abierto e invernadero puede estar influenciada por factores ambientales relacionados con la ubicación de las colonias, parasitismo o depredación, desgaste por forrajeo y la disponibilidad de recursos en la zona. La alta mortalidad de obreras durante las primeras semanas puede ser un factor limitante para el éxito de las colonias. Se discuten posibles métodos para incrementar el éxito de adaptación de las colonias.

Palabras clave: abejas nativas, cría de abejorros, manejo de colonias.

ABSTRACT

Bombus atratus is a native species from South America which has been studied for breeding and management for pollination, and methodologies are currently being developed to use it as a commercial pollinator. For this reason, the aim of the study was to compare the worker's longevity and colony development under different environments: open field (grassland), greenhouse, and brood chamber. Two colonies were used in each environment, all workers were labeled and colonies were checked weekly for the number of workers. Results show that worker's longevity in open field (12 ± 4 days) and greenhouse (15 ± 6 days) is significantly less than the worker's longevity in the brood chamber (54 ± 20 days). Colony development in open field and greenhouse regarding number of workers were similar, with fewer workers than the colonies in the brood chamber. The decrease in worker's longevity in open field and greenhouse may be due to the influence of environmental factors related with the location of the colonies, parasitism or predation, foraging, and the resources availability in the area. The workers high mortality during the first weeks can be a limiting factor for the colonies success. Possible methods to increase the colonies adaptation success are discussed.

Keywords: bumblebees breeding, colony managements, native bees.

INTRODUCCIÓN

Actualmente se conocen cerca de 20000 especies de abejas (Hymenoptera: Apidae) en el mundo, de las cuales el 90 % corresponden a abejas silvestres (Nates-Parra, 2005; Michener, 2007), siendo responsables de la polinización de un gran número de plantas, tanto cultivadas como silvestres (Eardley *et al.*, 2006). Los abejorros del género *Bombus* (Latreille, 1802) son estudiados ampliamente debido a que pueden polinizar plantas que son poco accesibles para *Apis mellifera* (Linnaeus 1758), gracias a que poseen lenguas largas que les permiten visitar flores de corolas profundas. Además, tienen la capacidad de realizar “polinización por zumbido”, y mayor tolerancia a bajas temperaturas (Goulson, 2010).

En varios países se ha implementado la cría comercial de algunas especies de abejorros (ejemplos: *Bombus terrestris* Linnaeus, 1758 y *Bombus impatiens* Cresson, 1863) para la polinización de cultivos, especialmente aquellos que presentan anteras con dehiscencia poricidas y requieren vibración para liberar el polen. Algunas de las ventajas que tiene el uso de estos abejorros en invernaderos es que sus colonias son pequeñas y fáciles de manejar, a diferencia de las colmenas de *A. mellifera* (Brodie, 1996; Goulson, 2010). Sin embargo, la introducción de especies foráneas de *Bombus* conlleva riesgos como el desplazamiento de las especies nativas y dispersión de parásitos (Inari *et al.*, 2005; Morales *et al.*, 2013), por lo que se hace relevante estudiar las especies nativas para su uso como polinizadores.

En Colombia, una especie nativa promisoriosa para ser usada como polinizador es *Bombus atratus* (Franklin 1913) (Almanza, 2007), la cual es nativa de Suramérica, y puede encontrarse en Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina (Abrahamovich *et al.*, 2002). En Colombia, ésta especie se encuentra distribuida entre los 150 a 3500 m s.n.m., y su mayor abundancia se reporta entre los 1800 y los 2800 m s.n.m., con temperaturas entre los 12 ° y 18 °C. Además, *B. atratus* es una especie frecuente en zonas cultivadas, en donde la vegetación primaria a sido alterada y hay uso semi-intensivo de la tierra (Lievano *et al.*, 1991).

En Colombia se ha evaluado la especie *B. atratus* en su capacidad de polinizar cultivos de importancia económica como el lulo (*Solanum quitoense*) (Almanza, 2007), tomate (*Solanum lycopersicum*) (Aldana *et al.*, 2007), mora (*Rubus glaucus*) (Zuluaga *et al.*, 2009), pimentón (*Capsicum annuum*) (Pacateque, 2014) y fresa (*Fragaria Xananassa*) (Pérez, 2014), encontrando en todos los estudios que la polinización mediada por éste abejorro incrementa la calidad de los frutos. Esta especie también ha sido estudiada en otros países como Brasil (Freitas *et al.*, 2006) y Argentina (Telleria, 1998) para ser utilizado como polinizador.

Por lo anterior, es necesario continuar estudiando aspectos importantes en el manejo y cría de colonias de *B. atratus* para lograr su implementación como polinizador en cultivos de interés comercial. Uno de esos aspectos es la

longevidad de las obreras, el cual es un factor importante para el desarrollo de un programa de polinización dirigida, ya que puede influir en el número de obreras disponibles para forrajear, así como en el desarrollo de las colonias, ya que obreras más longevas pueden contribuir durante un periodo de tiempo mayor a las labores de la colonia y a la polinización de los cultivos. Por lo anterior, el objetivo de este estudio fue comparar la longevidad de las obreras en colonias de *B. atratus* mantenidas en tres ambientes diferentes (campo abierto, invernadero y cámara de cría), así como realizar un seguimiento de la población de obreras en las colonias en cada ambiente.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio se realizó en el campus de la Universidad Militar Nueva Granada (UMNG), sede Cajicá-Cundinamarca (4°56' N y 74°01' W) entre junio y septiembre del 2010. Los tres ambientes evaluados en el estudio fueron cámara de cría de abejorros (CC), campo abierto (CA) e invernadero (IV). A continuación se describen cada uno de los ambientes.

Cámara de cría (CC): Ubicada en el laboratorio de Control Biológico de la UMNG. En este ambiente fueron mantenidas condiciones controladas de temperatura (24 °C) y humedad relativa (65 %) mediante el uso de un calentador (Honeywell®, EE.UU) y un humidificador de ambiente (Cullen Palmer®, EE.UU). Para el mantenimiento y manejo de las colonias de *B. atratus* dentro de la cámara de cría se usó el protocolo descrito por Cruz *et al.* (2008), donde las colonias eran alimentadas con una solución de néctar (agua y azúcar 1:1). Las larvas eran alimentadas con polen fresco colectado por *A. mellifera* mezclado con la solución de néctar, el cual era depositado manualmente en el bolsillo de alimentación de las larvas. La cantidad de alimento suministrada dependió de número de larvas que se encontraban en cada colonia.

Campo abierto (CA): Este ambiente corresponde principalmente a pastizales que incluían trébol (*Trifolium pratense*, *Trifolium repens*) y rábano forrajero (*Rhaphanus* spp). También se encontraba presente un pequeño cultivo de papa (*Solanum phureja*) de 33 x 7 m. Las condiciones de temperatura y humedad relativa fueron variables.

Invernadero (IV): Invernadero de 65 x 27 m, abierto lateralmente. En este lugar se encontraban cultivos de lulo (*Solanum quitoense*) y mora (*Rubus* sp), así como áreas con rábano forrajero (*Rhaphanus* sp). El invernadero se encontraba rodeado de pastizales y trébol (*Trifolium pratense*, *Trifolium repens*) como barrera viva. Las condiciones de temperatura y humedad relativa fueron variables.

Obtención y manejo del material biológico

Se utilizaron dos colonias para cada ambiente analizado, para un total de seis colonias. Las colonias fueron fundadas por reinas capturadas en estado silvestre en los municipios

de Chía y Subachoque (Permiso No 132, Autoridad Nacional de Licencias Ambientales-ANLA), las cuales se mantuvieron en una caja de madera de dimensiones 12 x 9 x 18 cm para que iniciaran las colonias, siguiendo el protocolo de Cruz *et al.* (2008).

Las colonias de campo abierto e invernadero fueron mantenidas en la cámara de cría hasta que alcanzaron una población mínima de 30 obreras (aproximadamente seis semanas después de la emergencia de las primeras obreras). Las colonias usadas para el ambiente CC se mantuvieron permanentemente en la cámara de cría y sin permitir la salida de las obreras para forrajear.

Al trasladar las colonias a CA e IV, estas fueron ubicadas sobre un pedestal de 1 m de altura y se detuvo el suministro de polen, pero se mantuvo el suministro de la solución de néctar en bebederos instalados en la parte externa de la colonia. En las colonias (CC), se continuó con el mismo protocolo de alimentación (Cruz *et al.*, 2008).

Toma de datos

Las obreras de todas las colonias fueron marcadas en la parte dorsal del tórax con discos numerados para abejas. Semanalmente, las colonias de CA e IV fueron trasladadas a la cámara de cría a las 06:00 h, pues se asume que a ésta hora todas las obreras se encuentran dentro de la colonia. Una vez en la cámara de cría, las colonias fueron revisadas para marcar las obreras nuevas emergidas durante la semana, registrar el número total de obreras presentes en las colonias y el número de obreras desaparecidas o muertas. Luego de realizar las observaciones, las colonias CA e IV eran trasladadas nuevamente a sus respectivos ambientes. Se realizó seguimiento a las colonias durante diez semanas después de que las colonias CA e IV salieran de la cámara de cría.

La temperatura (T) y la humedad relativa (HR) dentro de todas las colonias se registró utilizando un registrador de datos *Hobo*® (EE.UU), los cuales fueron programados para realizar mediciones cada hora durante la duración del experimento.

Análisis estadístico

Con los datos obtenidos se calculó la longevidad promedio de las obreras y la mortalidad semanal de la población de obreras en las colonias de cada ambiente. Se usó la prueba de Shapiro-Wilk para determinar la distribución normal, y la prueba de Bartlett para evaluar la homogeneidad de varianzas. Se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de una vía para identificar diferencias estadísticas ($p < 0,05$). En los casos donde se encontró diferencias significativas se usó la prueba de Duncan ($p < 0,05$) para determinar qué tratamiento fue diferente. Se utilizó el software de libre distribución R versión 2.11 (R Development Core Team, 2008).

RESULTADOS

Longevidad de obreras

Se encontraron diferencias significativas en la longevidad de las obreras de cada ambiente (ANOVA, $F = 42,2$; $DF = 2$; $p < 0,05$), siendo mayor en las obreras de las colonias en CC (54 ± 20 días; $n = 196$) (Duncan, CC x IV: $F = 36,5$; $DF = 2$; $p < 0,05$; CC x CA: $F = 24,5$; $DF = 3$; $p < 0,05$). No se encontraron diferencias significativas (Duncan, $F = 0,65$; $DF = 2$; $p > 0,05$) entre la longevidad de las obreras de CA (12 ± 4 días; $n = 167$) e IV (15 ± 6 ; $n = 234$) (Fig. 1a).

Se encontraron diferencias significativas en la mortalidad semanal (ANOVA, $F = 41,1$; $DF = 2$; $p < 0,05$) de las colonias en los diferentes ambientes. La mortalidad semanal de obreras en las colonias CC fue de $9,8 \pm 8$ %, lo que es significativamente menor (Duncan, CC x IV: $F = 404,9$; DF

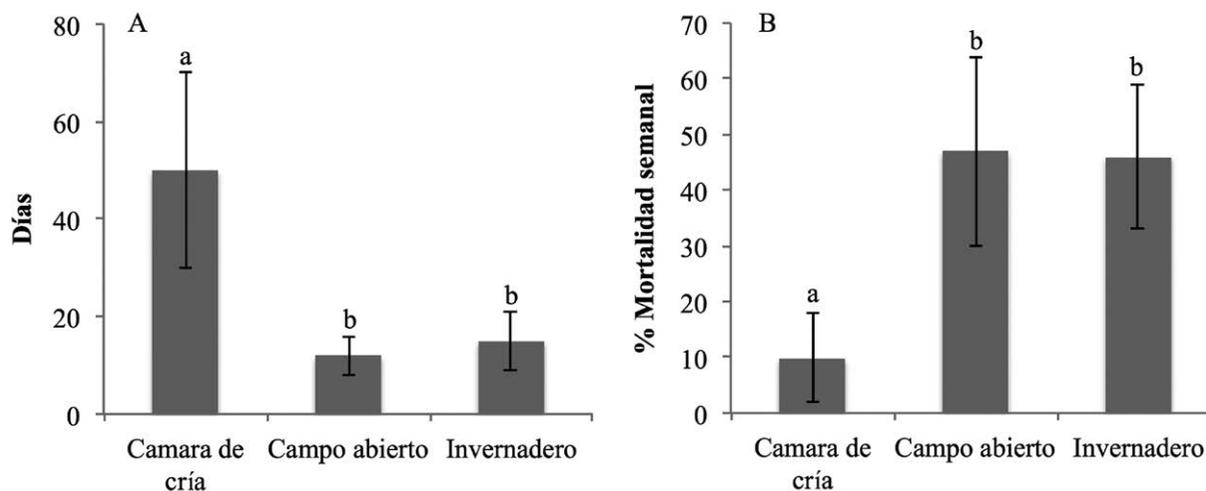


Figura 1. A) Longevidad (promedio \pm DE) de las obreras criadas en cada ambiente. B) Porcentaje de mortalidad semanal de obreras (promedio \pm DE) de las colonias criadas en cada ambiente. Letras diferentes representan diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Duncan ($p < 0,05$). CC, $n = 196$; CA, $n = 167$; IV, $n = 234$.

= 2; $p < 0,05$; CC x CA: $F = 394,1$; $DF = 2$; $p < 0,05$) a lo observado con las colonias CA ($47 \pm 17 \%$) e IV ($46 \pm 13 \%$). No se encontraron diferencias significativas (Duncan, $F = 7,9$; $DF = 2$; $p > 0,05$) entre la mortalidad semanal de las colonias para los ambientes de CA e IV (Fig. 1b).

Desarrollo de las colonias

Las reinas de las dos colonias CA murieron en la cuarta y sexta semana respectivamente. Las obreras continuaron con sus labores normales de forrajeo y cuidado de los inmaduros producidos por las reinas, y en las semanas siguientes se observaron nuevas posturas de huevos.

En las colonias de los ambientes CA e IV se observó una disminución en el número de obreras durante las dos primeras semanas después de ser instaladas en sus respectivos ambientes ($29,8 \pm 8,1 \%$ y $60 \pm 9,8 \%$ respectivamente). En las semanas siguientes la población de las colonias IV se recuperó, llegando a 36 ± 10 obreras en la semana diez. Las colonias CA también mostraron signos de recuperar su población hasta la semana cinco, en la que la población fue de 45 ± 17 obreras, después de lo cual la población empezó a decaer nuevamente. Este momento coincide con la muerte de las reinas de ambas colonias. Por otro lado, la población en las colonias CC nunca disminuyó, llegando a alcanzando 164 ± 29 obreras en la semana diez (Fig. 2).

Condiciones ambientales

En el ambiente CC la temperatura fue controlada ($20,2 - 27,4 \text{ }^\circ\text{C}$) a diferencia de los ambientes CA e IV que presentaron temperaturas más variables ($7-27 \text{ }^\circ\text{C}$ y $8,8 - 31,5 \text{ }^\circ\text{C}$ respectivamente). En cuanto a la humedad relativa,

el ambiente CC mostró el promedio más bajo ($57,6 \pm 4,4 \%$), mientras que el ambiente IV mostro el promedio más alto ($71,5 \pm 5,9 \%$) (Tabla 1.).

DISCUSIÓN

Longevidad de las obreras

Después de que las reinas de las colonias de CA murieran, se continuó con el seguimiento de la población, ya que la longevidad de las obreras de *B. atratus* no se ve afectada si las colonias pierden su reina (Silva-Matos y Garófalo, 2000). Las posturas de huevos posteriores a la muerte de las reinas probablemente fueron realizadas por obreras que desarrollaron sus ovarios en ausencia de la reina, lo cual ha sido reportado para otras especies de *Bombus* (Goulson, 2010).

La longevidad registrada para las obreras de *B. atratus* mantenidas en CC fue en promedio de 50 ± 20 días, con valores máximos de 70 días, lo cual es similares a lo reportado por Silva-Matos y Garófalo (2000), quienes establecieron la tabla de vida de *B. atratus* y reportan longevidades máximas de entre 60-65 días para las obreras. Rojas (2005) y Torres y Gómez (2008) obtuvieron longevidades promedio de $41,7 \pm 14$ días y $40,4 \pm 15,3$ días respectivamente, en colonias mantenidas en condiciones similares a las utilizadas en el ambiente CC de éste experimento. Las diferencias con la longevidad reportada por estos autores no son tan grandes si se tiene en cuenta la desviación estándar de los datos, pero podrían estar influenciadas por el manejo y manipulación que recibieron las colonias en la cámara de cría.

Las obreras de los ambientes CA e IV presentaron longevidades significativamente menores (aproximadamente

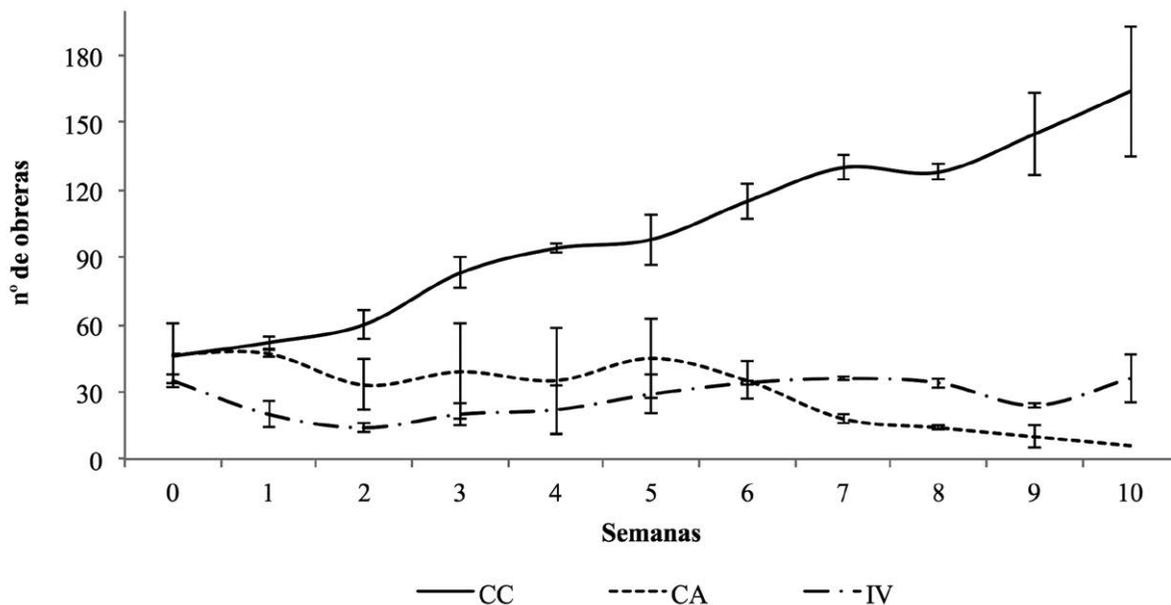


Figura 2. Desarrollo de las poblaciones de obreras en las colonias bajo diferentes condiciones ambientales. CC: cámara de cría; CA: campo abierto; IV: invernadero.

Tabla 1. Datos de temperatura y humedad relativa (HR) registrados dentro de las colonias. CC: cámara de cría; CA: campo abierto; IV: invernadero.

Ambiente	Temperatura mínima (°C)	Temperatura máxima (°C)	Temperatura promedio (°C)*	HR mínima (%)	HR máxima (%)	HR promedio (%)*
CC	20,2	29,4	23,2 ± 1,2	51,3	87,8	57,6 ± 4,4
CA	7	27	16,5 ± 5,1	48,5	88,4	67 ± 8,8
IV	8,3	31,5	17,5 ± 5,1	47,8	98,7	71,5 ± 5,9

* = Promedio ± DE.

30 días menos) en comparación con las obreras de colonias CC. Estas diferencias podrían estar influenciadas por las condiciones ambientales a las que estuvieron expuestas las colonias CA e IV, como lo son rangos más amplios en temperatura y humedad relativa. Por otro lado, las obreras de éstas colonias estuvieron sometidas al desgaste por forrajeo, depredación y parasitismo. Otros factores que pueden afectar la longevidad de *B. atratus* son la actividad de mantenimiento del nido, disponibilidad de alimento y edad a la que las obreras empiezas a forrajear (Silva-Matos y Garófalo, 2000).

No hubo diferencias significativas entre la longevidad de las obreras en CA y obreras de IV, y esto probablemente se deba a que el invernadero utilizado era abierto, por lo que las obreras podían salir y estaban expuestas a las mismas condiciones que las obreras de CA. Así mismo, la temperatura y humedad relativa mostraron grandes oscilaciones en ambos ambientes. Esto indica que si se mejoran las condiciones ambientales en las cuales se mantienen las colonias de CA e IV la longevidad de las obreras podría aumentar. Sin embargo, se debe tener en cuenta que factores como la depredación y el desgaste por forrajeo continúan afectando a las obreras. Futuros estudios podría abordar las diferencias en la influencia de estas variables sobre la longevidad de las obreras en cada ambiente.

Por otra parte, en las colonias CC que se encontraban en condiciones ambientales estables y no fueron expuestas a factores externos como depredación o desgaste por forrajeo, la longevidad de las obreras está determinada únicamente por la senescencia fisiológica de los individuos, como ha sido reportado por Smeets y Duchateau (2003). Sin embargo, las colonias en estas condiciones pueden sufrir otro tipo de efectos adversos debido al estrés ocasionado por el confinamiento permanente de un gran número de obreras en la colonia. El número elevado de obreras dentro de la colonia sin la posibilidad de salir puede generar conflictos entre las obreras y la reina, lo que podría ocasionar disminución en la producción de sexuos por parte de la reina (Heinrich, 2004).

Mortalidad semanal de obreras y desarrollo de las colonias

La tasa de mortalidad semanal de obreras en colonias de abejorros en zonas templadas está establecida entre el 25-35 % (Rodd *et al.*, 1980). Schmid-Hempel y Heeb (1991) evaluaron el efecto de introducir un 10 % extra de mortalidad semanal (en total cerca del 40 % de mortalidad) en colonias de *B. lucorum*, y observaron que el efecto sobre el desarrollo de las colonias no es significativo. En este estudio el porcentaje de mortalidad semanal de obreras fue del 47 ± 17 % en las colonias CA y 46 ± 13 % en las colonias IV, por lo que se podría esperar que la mortalidad registrada en éstas colonias les permitiera un desarrollo normal.

La disminución inicial en el número de obreras en las colonias usadas en los ambientes CA e IV, después de que fueron trasladadas de la cámara de cría a sus respectivos ambientes probablemente se debe al proceso de adaptación de las colonias a estos ambientes. Esto puede ocurrir porque las obreras no están acostumbradas a salir de la colonia y se pierden o mueren fácilmente, además de que pasan de estar en condiciones ambientales estables a experimentar grandes oscilaciones en T y HR. La pérdida de obreras inicial también puede afectar la sobrevivencia de los inmaduros, ya que las obreras son las encargadas de alimentar las larvas y mantener una temperatura adecuada de la cría (Roubik, 1992). Algunas opciones a estos problemas podrían ser el usar aislamiento térmico en las colonias, lo cual podría disminuir el efecto de la variación en T y HR sobre los inmaduros y por tanto el desgaste de las obreras. Así mismo, sugerimos realizar seguimiento de las colonias una vez salen de la cámara de cría, y en caso de ser necesario restablecer el suministro de polen si el número de obreras disminuye a niveles que puedan poner en riesgo el desarrollo de la colonia.

En las dos colonias de CA se volvió a observar disminución en el número de obreras después de la quinta semana, luego de que las reinas murieron, por lo cual la producción de obreras cesó y las obreras que quedaban fueron muriendo gradualmente, aunque continuaron con las labores de mantenimiento del nido y cuidado de los inmaduros. Es probable que si las reinas de las colonias CA

no hubieran muerto, éstas colonias, al igual que las colonias de IV, podrían haber continuado con una población estable, e incluso haber aumentado su población. Esto se ha observado en anteriores experimentos del grupo de investigación, y es una característica deseable ya que una colonia con más obreras presenta ventajas como facilidad para defenderse, redundancia en la organización de tareas, variación en la estructura de castas y un mayor número de obreras disponibles para forrajear (Schmid-Hempel y Heeb, 1991).

Finalmente, se debe considerar que el seguimiento de las colonias en campo se realizó en los meses de agosto y septiembre del 2010; estos meses corresponden tradicionalmente a periodos de baja precipitación, pero durante el año de estudio se encontraba activo el fenómeno de “La Niña” (NOAA, 2011), lo que tuvo como consecuencia precipitaciones mayores a lo esperado. Es posible que si este estudio se repitiera en un periodo menos lluvioso, la longevidad y la tasa de mortalidad de las obreras en CA e IV variaría, ya que las condiciones climáticas serían más favorables para las colonias, lo cual podría facilitar a las obreras encontrar recursos como polen y néctar, favoreciendo el desarrollo de las colonias.

CONCLUSIONES

En este estudio se determinó que la longevidad del abejorro *B. atratus* se ve afectada por las condiciones ambientales y no alcanza los mismos valores que si fueran mantenidas en condiciones ambientales estables y sin someter a las obreras a ningún peligro o desgaste. Se encontró que el desarrollo de las colonias en campo abierto e invernadero es similar, aunque la alta tasa de mortalidad durante las primeras semanas después de salir de la cámara de cría puede ser un factor de riesgo para el éxito de las colonias. Debido a esto, se deben considerar estrategias para proteger las colonias durante este periodo, las cuales pueden incluir aislamiento térmico en las cajas de las colonias o continuar con el suministro de polen en caso de que la población de obreras disminuya. Así mismo, sería conveniente esperar a que las colonias tengan un mayor número de obreras antes de sacarlas de la cámara de cría. Se sugiere llevar a cabo estudios para determinar las épocas del año adecuadas para instalar las colonias de *B. atratus* en campo abierto, así como el efecto de su interacción con factores bióticos y abióticos de los agro-ecosistemas, con el fin de diseñar una estrategia de manejo eficiente para las crías de estos abejorros.

AGRADECIMIENTOS

A la Vicerrectoría de Investigaciones de la Universidad Militar Nueva Granada por la financiación de este trabajo dentro del proyecto CIAS 547. A los evaluadores anónimos por sus aportes.

REFERENCIAS

- Abrahamovich AH, Díaz N. Bumble bees of the Neotropical Region (Hymenoptera: Apidae). *Biota Colombiana*. 2002;3(2):199-214.
- Aldana J, Cure JR, Almanza MT, Vecil D, Rodríguez D. Efecto de *Bombus atratus* (Hymenoptera: Apidae) sobre la productividad de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) bajo invernadero en la Sabana de Bogotá, Colombia. *Agron Col*. 2007;25(1):62-72.
- Almanza MT. Management of *Bombus atratus* bumblebees to pollinate Lulo (*Solanus quitoense* L), a native fruit from the Andes of Colombia. 1 ed. Bonn: Editorial Ecology and Development Series; 2007. 121 p.
- Brodie L. Bumblebee foraging preferences: differences between species and individuals (Tesis de B.Sc). Aberdeen, Inglaterra: University of Aberdeen; 1996. 36 p.
- Cruz P, Escobar A, Almanza MT, Cure JR. Implementación de mejoras para la cría en cautiverio de colonias del abejorro nativo *Bombus atratus* (Hymenoptera: Apoidea). *Revista de la Facultad de Ciencias Básicas*. 2008;4(1):70-83.
- Eardley C, Roth D, Clarke J, Buchmann S, Gemmill B. Pollinators and pollination: a resource book for policy and practice. African Pollinator Initiative (API). 1 ed. Pretoria: Editorial Pretoria; 2006. 77 p.
- Freitas B, Martins CF, Schindwein CP, Wittman D, Aves dos Santos I, Cane JH, *et al*. Bee Management for Pollination Purposes: Bumble Bees and Solitary Bees. In: Imperatriz-Fonseca VL, Saraiva AM, Jong D, editors. *Bees as pollinators in Brazil*. Ribeirao Preto: Holos Editora; 2006. p. 55-62.
- Goulson D. Bumblebees, Behaviour, ecology and conservation. 2 ed. Nueva York: Editorial Oxford University; 2010. p. 317.
- Heinrich B. Bumblebee Economics. 2 ed. Cambridge: Editorial Harvard University Press; 2004. 231 p.
- Inari N, Nagamitsu T, Kenta T, Goka K, Hiura T. Spatial and temporal pattern of introduced *Bombus terrestris* abundance in Hokkaido, Japan, and its potential impact on native bumblebees. *Popul Ecol*. 2005;47(1):77-82. Doi:10.1007/s10144-004-0205-9
- Lievano A, Ospina R, Nates-Parra G. Distribución altitudinal del género *Bombus* en Colombia (Hymenoptera: Apidae). *Acta Científica Técnica Inderena*. 1991;4(1):541-550.
- Michener C. The bees of the world. 2 ed. Maryland: The Johns Hopkins University Press; 2007. 953 p.
- Morales CL, Arbetman MP, Cameron SA, Aizen MA. Rapid ecological replacement of a native bumble bee by invasive species. *Front Ecol Environ*. 2013;11(10):529-534. Doi:10.1890/120321
- Nates-Parra G. Abejas silvestres y polinización. *Manejo Integrado de Plagas y Agroecología*. 2005;75(1):7-20.
- National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA). ENSO Cycle: Recent Evolution, Current Status

- and Predictions [Internet]. 2011; [updated 6 jul 2015; cited 15 jun 2011]. Available from: http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/lanina/enso_evolution-status-fcsts-web.pdf
- Pacateque J. Comportamiento y eficiencia de polinización del abejorro *Bombus atratus* (Hymenoptera: Apidae) en plantas de pimentón (*Capsicum annum*) sembrado bajo invernadero. (Tesis de B.Sc). Bogotá: Facultad de Ciencias Básicas, Universidad Militar Nueva Granada; 2014. 43 p.
- Pérez MM. Evaluación del abejorro *Bombus atratus* Franklin (Hymenoptera: Apidae) como polinizador en fresa (*Fragaria x ananassa* Duch. "Camarosa") bajo invernadero. (Tesis de Maestría). Bogotá: Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Colombia; 2014. 118 p.
- R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria [Internet]. [cited 21 nov 2013]. Available from: <http://www.R-project.org>
- Rodd FH, Plowright RC, Owen RE. Mortality rate of adult bumblebee workers (Hymenoptera: Apidae). *Can J Zool.* 1980;58(9):1718-1721. Doi:10.1139/z80-236
- Rojas DL. Dinámica del crecimiento de una colonia de *Bombus atratus* (Hymenoptera: Apidae) en condiciones de cautiverio y en condiciones de campo en un cultivo de lulo (*Solanum quitoense* Lam) bajo polisombra (Tesis de B. Sc). Bogotá: Facultad de Ciencias Básicas, Universidad Militar Nueva Granada; 2005. p. 35.
- Roubik DW. Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge: Editorial: Cambridge University Press; 1992. 525 p.
- Schmid-Hempel P, Heeb D. Worker mortality and colony development in bumblebees, *Bombus lucorum* (L.) (Hymenoptera, Apidae). *Mitt Schweiz Entomol Ges.* 1991;64(1):93-108.
- Silva-Matos EV, Garófalo CA. Worker life table, survivorship, and longevity in colonies of *Bombus* (Fervidobombus) *atratus* (Hymenoptera: Apidae). *Rev Biol Trop.* 2000;48(2):657-664.
- Smeets P, Duchateau MJ. Longevity of *Bombus terrestris* workers (Hymenoptera: Apidae) in relation to pollen availability, in the absence of foraging. *Apidologie.* 2003;34(4):333-337.
- Telleria MC. Palynological analysis of food reserves found in a nest of *Bombus atratus* (Hym. Apidae). *Grana.* 1998;37(2):125-127.
- Torres E, Gómez JD. Evaluación de diferentes tipos de dieta para la iniciación de colonias de abejorros de *Bombus atratus* (Hymenoptera: Apidae) en cautiverio (Tesis de B. Sc). Bogotá: Facultad de Ciencias Básicas, Universidad Militar Nueva Granada; 2008. 47 p.
- Zuluaga J, Aguilar M L, Cure JR. Evaluación de la actividad polinizadora de *Bombus atratus* (Hymenoptera: Apidae) en un cultivo de mora de castilla (*Rubus glaucus*) (Tesis de B. Sc). Bogotá: Facultad de Ciencias Básicas, Universidad Militar Nueva Granada; 2011. 40 p.

