

Comportamiento y eficiencia de polinización de *Bombus atratus* Franklin en pimentón (*Capsicum annum* L.) sembrado bajo invernadero

Pollination behavior and efficiency of *Bombus atratus* Franklin in sweet peppers (*Capsicum annum* L.) grown in a greenhouse



DIEGO RIAÑO J.^{1, 2}
JOHANNA PACATEQUE E.¹
JOSÉ RICARDO CURE¹
DANIEL RODRÍGUEZ¹

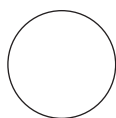
***Bombus atratus* polinizando flores de pimentón.**

Foto: D. Riaño J.

RESUMEN

El pimentón es un cultivo promisorio para Colombia, sin embargo está poco tecnificado. La polinización mediada por colonias de abejorros del género *Bombus* ha sido una técnica utilizada exitosamente en este y otros cultivos a nivel mundial, pero en nuestro país es una práctica poco conocida. *Bombus atratus* Franklin es un polinizador eficiente de cultivos hortofrutícolas colombianos como el tomate. Este trabajo estableció tanto el comportamiento como la eficiencia de la polinización de *B. atratus* en el pimentón. Se ubicaron tres colonias en un cultivo de 1.500 m² ubicado en el municipio de Sáchica, Boyacá. Se caracterizó la fenología floral a partir del análisis morfométrico de estructuras reproductivas de la flor (largo de antera, filamento y estilo), receptividad del estigma y volumen de néctar. Adicionalmente se observó y cuantificó el comportamiento de forrajeo de las obreras a partir de observaciones directas y se estableció el efecto de la polinización en la calidad de los frutos (tamaño, peso seco del fruto y número de semillas), en tres estratos de la planta. Se determinaron tres estadios florales (Flor Abierta 1, 2 y 3) diferenciados por las variables tenidas en cuenta. Las obreras mostraron dos tipos de visita, cortas ($12,34 \pm 5,77$ segundos) y largas ($82,8 \pm 11,14$ segundos). Adicionalmente se observó una tendencia de las obreras en visitar el estadio floral 2, en el que se presentó la mayor cantidad de néctar y la mayor receptividad del estigma. La polinización mediada por *B. atratus* tuvo un efecto en las variables evaluadas con un incremento mayor al 40%.

Palabras clave adicionales: abejorro, cultivos, nativo, polinizador, producción.



¹ Facultad de Ciencias Básicas y Aplicadas, Universidad Militar Nueva Granada, Bogotá (Colombia).

² Autor para correspondencia. diegorianojimenez@gmail.com

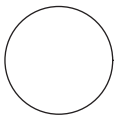
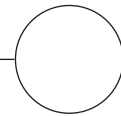
ABSTRACT

Sweet pepper is a promising crop for Colombia, but it is a low-tech crop. Crop pollination using bumblebees is a technique that has been successfully used in different crops worldwide, but, for our country, little is known about this practice. For Colombia, *Bombus atratus* Franklin is a promising pollinator of horticultural crops, such as tomatoes. This study established the pollination behavior and efficiency of *B. atratus* in sweet peppers. Three colonies were placed in a crop with an area of 1,500 m², located in Sachica, Boyaca. The floral phenology was characterized with a morphometric analysis of the reproductive structures of the flowers (anther, filament and style length), stigma receptivity and nectar volume. Additionally, the foraging behavior of the workers was characterized with direct observations and the effect of the pollination on the fruit quality (size, fruit dry weight and number of seeds) in three strata of the plants. Three floral stages were determined (Open Flower 1, 2 and 3), differentiated by the morphometric analyses, nectar production and stigma receptivity. The workers showed two types of visits: short (12.34±5.77 seconds) and long (82.8±11.14seconds). Additionally, the workers had a tendency to visit Open Flower 2, in which the greatest production of nectar and highest stigma receptivity were seen. Pollination using *B. atratus* workers had an effect on the evaluated variables, with an increase of more than 40%. These results indicate that *B. atratus* is an efficient pollinator of sweet pepper crops.

Additional key words: bumblebee, crops, native, pollinator, productivity.

Fecha de recepción: 06-07-2015

Aprobado para publicación: 20-11-2015



INTRODUCCIÓN

INTRODUCCIÓN

La polinización dirigida con colonias de abejorros del género *Bombus* es una práctica habitual de muchos cultivos hortofrutícolas (Free, 1970; Kevan, 1991; Schoonhoven *et al.*, 1998; Velthuis y van Doorn, 2006; Winter *et al.*, 2006; Vergara, 2008), sin embargo en Colombia es una práctica poco conocida e implementada. Recientemente en nuestro país se han adelantado importantes estudios sobre la cría del abejorro nativo *Bombus atratus* Franklin (Cruz *et al.*, 2007; Pacateque *et al.*, 2013; Riaño *et al.*, 2014) y sobre el efecto de la implementación de colonias de esta especie para la polinización dirigida en cultivos experimentales de tomate, lulo, uchuva, fresa, entre otros (Aldana *et al.*, 2007; Almanza, 2007). Estos trabajos muestran que la polinización mediada por esta especie incrementa la calidad de los frutos un 30% en características como peso, tamaño y número de semillas. Recientemente el cultivo del pimentón ha sido identificado como una hor-

taliza promisoriosa para Colombia por el potencial de exportación que tiene y ha sido incluida en los planes nacionales hortofrutícolas (Vallejo y Estrada, 2004; Carreño *et al.*, 2007). A pesar de su potencial, los índices de productividad son bajos comparados con la de otros países, debido principalmente a la falta de tecnificación que presenta este cultivo (Carreño *et al.*, 2007). Algunos estudios han demostrado que la polinización mediada por abejas como *Bombus terrestris*, *B. impatiens* o *Melipona subnitida* (Abak *et al.*, 1996; Meisels y Chiasson, 1997; Kwon y Saeed, 2003; Oliveira *et al.*, 2005; Roldán-Serrano y Guerra-Sanz, 2006) o moscas (*Eristalis tenax*) (Jarlan *et al.*, 1997) aumentan la calidad de los frutos del pimentón y por ende la productividad de los cultivos, sin embargo el efecto varía dependiendo de la especie polinizadora (Oliveira *et al.*, 2005).

Con el propósito de aportar en la técnica de producción del pimentón en Colombia y reconociendo la importancia de las estrategias de

polinización dirigida de cultivos de pimentón a partir de colonias de abejorros, el presente trabajo buscó establecer el comportamiento y el efecto de la polinización de colonias del abejorro *B. atratus*. Así mismo contribuyó al conocimiento del comportamiento, desarrollo y supervivencia de las colonias de *B. atratus* bajo condiciones de invernadero y su adaptación en este cultivo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

El estudio se realizó en un cultivo de pimentón *Capsicum annum* cv. Robledo sembrado en un invernadero de plástico de 1.500 m² y con 5.000 plantas, ubicado en el municipio de Sáchica (Boyacá, Colombia) a 1.990 msnm y con una temperatura promedio de 16,2°C.

Desarrollo floral del pimentón

Con el propósito de establecer el comportamiento y la eficiencia de polinización de *B. atratus* Franklin se caracterizaron tanto cualitativa como cuantitativamente diferentes estadios florales cuando esta se encontraba dispuesta para ser visitada-polinizada (flor abierta). Una vez las plantas iniciaron la floración, se tomaron aleatoriamente 150 flores abiertas y se les clasificó cualitativamente teniendo en cuenta la disposición de las estructuras florales (pétalos, anteras, estilo, estigma) y la presencia de néctar. La caracterización cuantitativa tuvo en cuenta: (1) análisis morfométrico del androceo (largo de la antera y largo del filamento) y gineceo (largo del estilo) con el programa de análisis de imágenes Scion Imagen (Versión 4.0.3.2 para Windows XP/Visita/7); (2) receptividad del estigma en horas de la mañana (9:00-10:00 a.m.) y de la tarde (2:30-3:30 p.m.) a partir de la prueba de las enzimas peroxidadas, aplicando 10 µL de solución de bencidina con una micropipeta (Micropipette 1-10 µL) (Kearns y Inouye, 1993); (3) volumen de néctar producido en las flores con capilares de 0,5 mL (Marienfeld) vía vacío (Lobatón *et al.*, 2012).

Con el fin de evaluar las posibles diferencias en cuanto a las variables morfométricas y volumen de néctar, se realizó un análisis de varianza (Anova) para diseño completamente al azar, y pruebas de comparación múltiple de Tukey. El supuesto de normalidad se verificó mediante la prueba de Shapiro-Wilk. El efecto del desarrollo floral y la hora del día en la receptividad del estigma se evaluó mediante un modelo lineal generalizado bajo distribución binomial (estigma no receptivo = 0, estigma receptivo = 1). Los análisis fueron realizados en el *software* estadístico R 3.1.3 para windows (R Development Core Team, 2015)

Comportamiento de obreras de *B. atratus* en el cultivo de pimentón

Se criaron y ubicaron tres colonias de *B. atratus* en el cultivo de pimentón siguiendo los protocolos desarrollados por el grupo de investigación Biodiversidad y Ecología de Abejas Silvestres (BEAS). Se realizaron observaciones directas a obreras en forrajeo, escogidas al azar teniendo en cuenta las siguientes variables (Meisels y Chiasson 1997): *Tiempo de visita*: correspondiente al tiempo promedio que permanecía la obrera en la flor, desde la llegada hasta su partida por medio de un cronómetro. *Estadio floral visitado*: teniendo en cuenta los estadios de flor abierta descritos anteriormente.

Efecto de la polinización de *B. atratus* en el pimentón

Para determinar el efecto de la polinización mediada por las obreras de *B. atratus*, se empleó un diseño completamente al azar con estructura de tratamientos factorial 3×2, teniendo en cuenta el patrón de floración descrito para el pimentón (FAO, 2002): estrato 1: nodo 1 y 2; estrato 2: nodo 3 y 4; estrato 3: nodo 5 y 6 y dos tipos de polinización: frutos producto de flores autopolinizadas y polinizadas por *B. atratus*.

Para establecer el efecto de la autopolinización en los frutos, se marcaron y embolsaron 25 botones florales en cada uno de los tres estratos descri-

tos anteriormente con una malla de ojo 2x2 mm para no permitir la visita de obreras de *B. atratus*. Para el caso de los frutos producto de la polinización mediada por *B. atratus*, se realizaron observaciones directas de las obreras para determinar las flores visitadas en cada uno de los estratos. Se rotularon y embolsaron 25 flores visitadas en cada estrato sin tener en cuenta el número de visitas que recibió cada flor. Después de 10 d, luego de la senescencia de la flor, la malla fue retirada para permitir el desarrollo adecuado de los frutos los cuales fueron cosechados 50 d después de la aparición del botón floral y llevado al laboratorio de Control Biológico ubicado en el Campus Cajicá (Cundinamarca) de la Universidad Militar Nueva Granada para su posterior análisis.

Las variables evaluadas fueron el peso seco, correspondiente al peso de cada uno de los frutos luego de un periodo de secado de 8 d a 30°C; número de semillas, correspondiente al conteo del número de semillas de los frutos de cada tratamiento; largo del fruto (cm), desde la base hasta el ápice del fruto. Adicional a esto se determinó el número de frutos con malformaciones en cada tratamiento.

Los datos de calidad fueron analizados mediante análisis de varianza (Anova) y pruebas de comparación múltiple de Tukey. El supuesto de normalidad se verificó mediante la prueba de Shapiro-Wilk. Los datos de malformaciones se analizaron con un modelo lineal generalizado mixto de respuesta múltiple. Los análisis se realizaron en el *software* estadístico R 3.1.3 para Windows (R Development Core Team, 2015).

RESULTADOS

Desarrollo floral del pimentón

A partir de las observaciones realizadas se determinaron tres subestadios de desarrollo durante el estadio floral Flor Abierta diferenciados cualitativa y cuantitativamente. La caracterización

cualitativa de cada sub estadio se relacionan a continuación:

Flor abierta 1: seis pétalos libres, blancos, parcialmente abiertos y paralelos al pedúnculo. Seis anteras en contacto entre sí y dispuestas por encima del estilo y estigma. Presencia de néctar en la base de la corola.

Flor abierta 2: pétalos totalmente abiertos dispuestos perpendicularmente con respecto al pedúnculo. Anteras dehiscentes con polen visible, dispuestas de forma libre y erecta por encima de estilo y estigma pero sin contacto con dichas estructuras. Presencia de néctar en la base de la corola.

Flor abierta 3: inicio de la senescencia de las estructuras florales, la base de la corola se torna oscura, las anteras no presentan polen visible e inicia el ensanchamiento del ovario. Presencia de néctar en la base de la corola.

La caracterización cuantitativa del gineceo y androceo, receptividad del estigma y volumen de néctar producido en cada subestadio floral se relacionan en la figura 1. Tanto el largo del filamento como el largo del estilo mostraron un crecimiento paulatino a lo largo de los tres estadios descritos, sin embargo el gineceo (estilo) siempre estuvo por debajo del androceo (antera+filamento). Las variables morfométricas tenidas en cuenta mostraron diferencias significativas en los subestadios de flor abierta (largo del filamento $P \leq 0,01$; GL=2; F=88,19; largo de la antera $P=0,018$; GL= 2; F=4,661; largo del estilo $P \leq 0,01$; GL=2; F=69,54) (figura 1A).

La receptividad del estigma estuvo influenciada por el estadio de desarrollo floral ($P \leq 0,05$), teniendo que el estadio flor abierta 2 presenta proporcionalmente una mayor receptividad (figura 1B). La hora del día no tuvo ningún efecto en esta variable ($P > 0,05$). El volumen de néctar en el estadio de flor abierta 2 fue mayor que el producido en los estadios flor abierta 1 y 3 ($P \leq 0,05$; GL=2; F=6,283) (figura 1C).

Comportamiento de la visita floral de las obreras de *B. atratus*

A partir de las observaciones se identificaron dos patrones de visita floral, corta y larga, teniendo en cuenta la duración y el comportamiento que presentaban las obreras de *B. atratus* en la flor (figura 2). La visita corta tuvo una duración promedio de $12,34 \pm 5,77$ s, durante los cuales las obreras realizaban un giro de 360° , deteniéndose en cada uno de los nectarios y extendiendo la glosa para extraer el néctar. Paralelamente, en el momento del giro su mesosoma estaba en contacto con el estigma, lo que permitía la transferencia del polen acumulado en la parte ventral de su

cuerpo al estigma. La visita larga tuvo una duración promedio de $82,8 \pm 11,14$ s (figura 2) y se caracterizó porque las obreras de *B. atratus*, al llegar a las flores realizaban tareas de acicalamiento, aglomerando el polen presente en el cuerpo para formar la carga de polen en sus corbículas. Sin embargo, en la visita larga las obreras no tenían contacto directo con los órganos reproductivos de las flores. En ninguno de los dos patrones de comportamiento descritos se observó a las obreras vibrando las flores. Adicionalmente y teniendo en cuenta el total de observaciones de comportamiento realizadas, se determinó que las obreras *B. atratus* visitaron en mayor proporción el estadio flor abierta 2 (figura 1D).

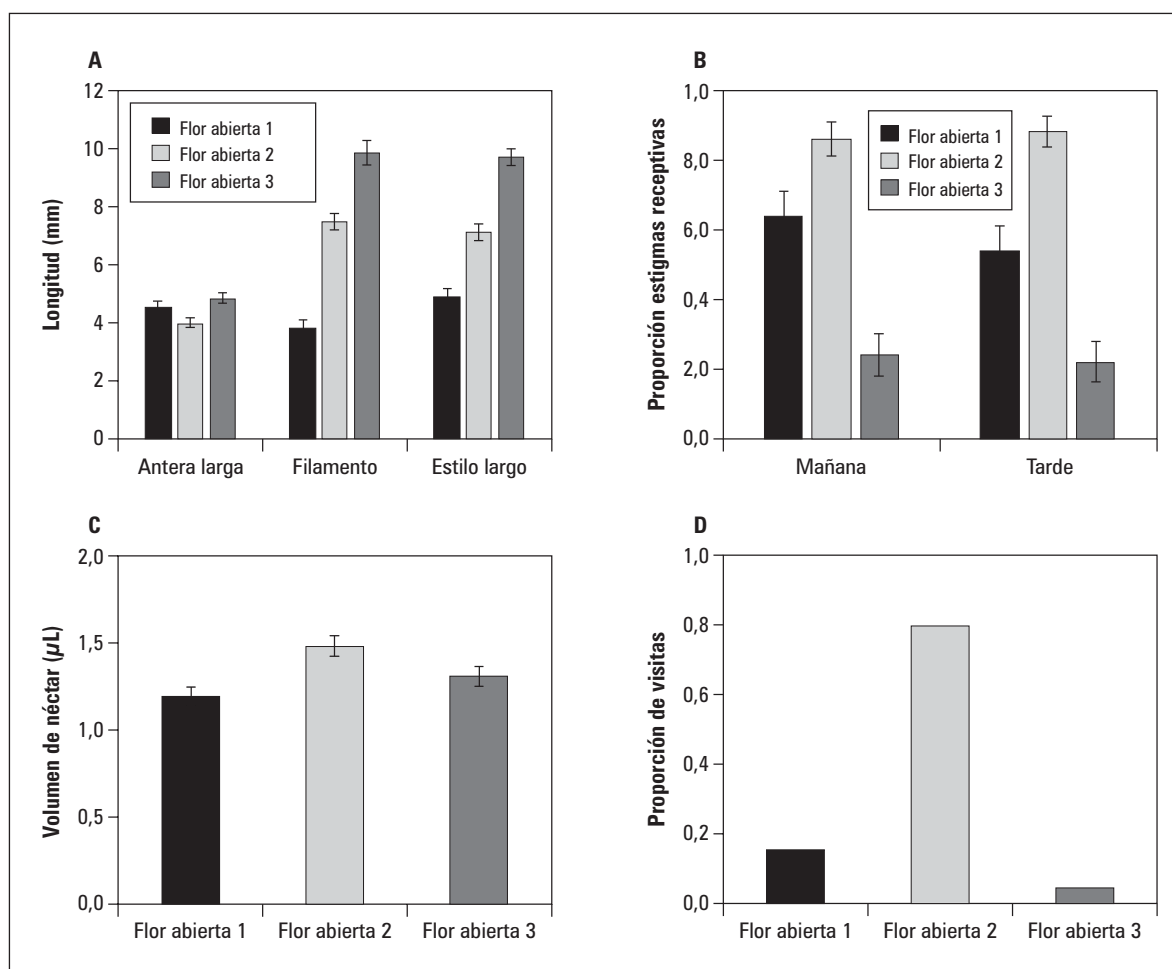


Figura 1. Morfometría del gineceo y androceo en tres subestadios de flor abierta de pimentón (A). Receptividad del estigma en tres subestadios de flor abierta (B). Producción de néctar en tres subestadios de flor abierta (C). Comportamiento de visita de obreras de *B. atratus* en tres subestadios de flor abierta (D) ($n=336$). Las barras indican el error estándar.

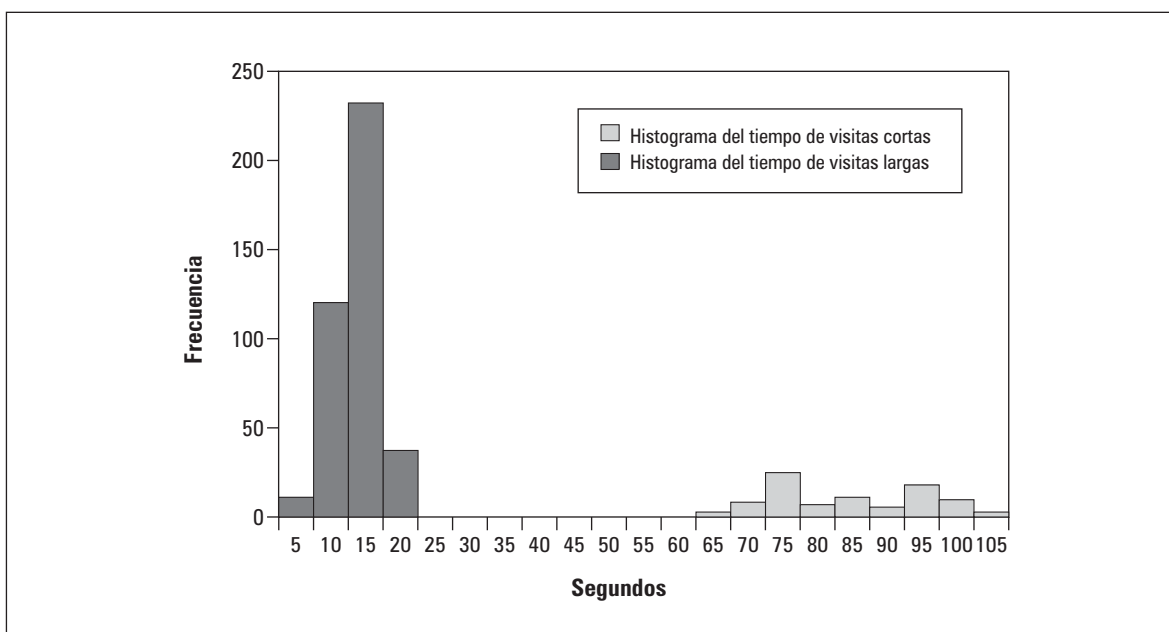


Figura 2. Histograma del tiempo de visitas largas y cortas de obreras de *B. atratus* en flores de pimentón ($n=336$).

Efecto de la polinización de *B. atratus* en el pimentón

Se observó un efecto significativo tanto de la polinización mediada por *B. atratus* como del estrato en la calidad de los frutos. Los frutos producto de la polinización mediada por las obreras de *B. atratus* tuvieron un incremento promedio del 30% en la longitud ($P \leq 0,01$; $GL=1$; $F=23,070$), peso seco ($P \leq 0,01$; $GL=1$; $F=366,8$) y del 60% en número de semillas ($P \leq 0,01$; $GL=1$; $F=101,7$) en contraste con frutos producto de la autopolinización (figura 3A-C).

El estrato tuvo un efecto en la variable peso seco ($P \leq 0,01$; $GL=2$; $F=138,6$) y largo del fruto ($P \leq 0,01$; $GL=2$; $F=10,4$), teniendo que estas variables tienden a aumentar a medida que aumenta el estrato. El número de semillas no presentó esta tendencia ($P=0,10$; $GL=2$; $F=2,29$) por lo que esta variable se puede asociar únicamente al tipo de polinización (cruzada o autopolinización). Para el caso de los frutos malformados, estos solo se obtuvieron en las flores autopolini-

zadas independiente del estrato en el que se formaban ($P=0,001$) con una ocurrencia del 30% ($n=100$).

DISCUSIÓN

A pesar de que la implementación de colonias de abejorros del género *Bombus* es una práctica común en el cultivo del pimentón, aún no se tenían antecedentes de esta técnica bajo las condiciones colombianas. Según Delaplane y Mayer (2000), el pimentón es una planta auto-compatible y en la que puede ocurrir la autopolinización dependiendo de la morfología floral de cada cultivar, sin embargo la polinización cruzada mediada por abejas principalmente del género *Bombus*, beneficia la producción de semillas y la formación y calidad de los frutos. Lo anterior se pudo evidenciar en el pimentón cv. Robledo, cuya morfología floral facilita el proceso de autopolinización, teniendo que el androceo (filamento + antera) siempre está por encima del gineceo (estilo) lo que permite la

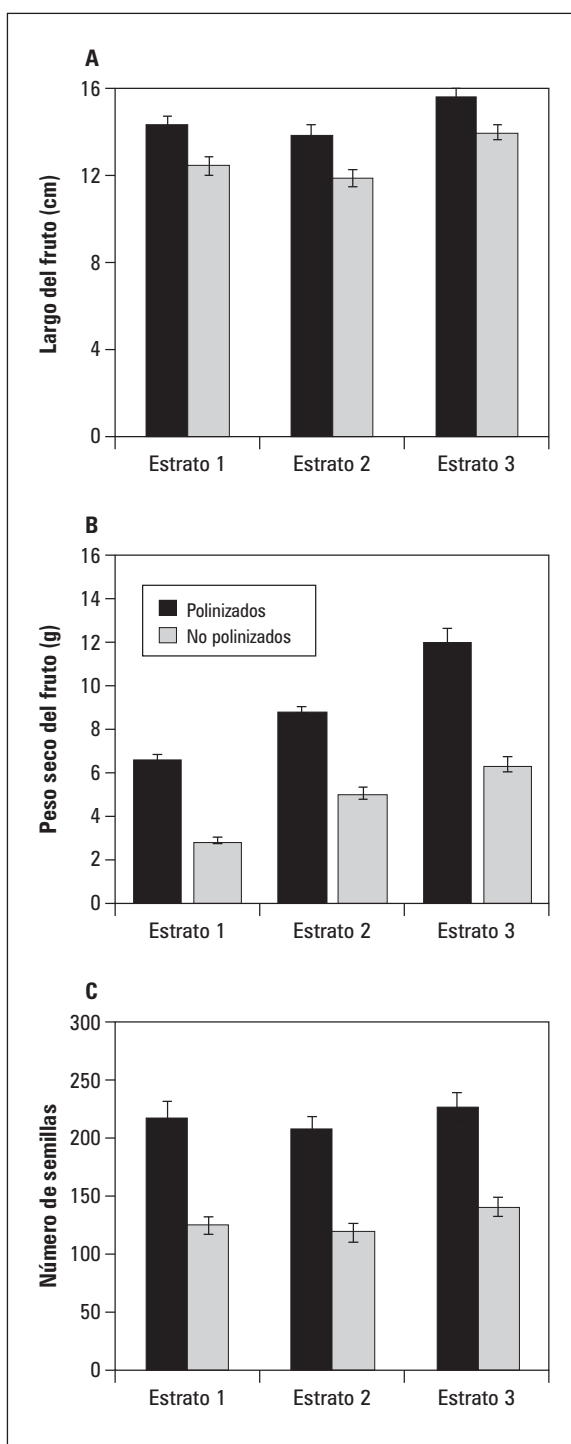


Figura 3. Efecto de la polinización mediada por obreras de *B. atratus* en el largo del fruto (A), peso seco del fruto (B) y número de semillas (C), en tres estratos de los frutos de pimentón cv. Robledo. Las barras indican el error estándar.

formación de frutos de flores autopolinizadas, sin embargo la polinización cruzada mediada por las obreras de *B. atratus* incrementa tanto la formación de semillas, el tamaño y peso de los frutos y evita las malformaciones. La polinización mediada por *B. atratus* en el pimentón incrementó la formación de semillas un 60% y contrasta con lo reportado en otras especies de abejas. Por ejemplo, la polinización mediada por *B. terrestris* incrementa la formación de semillas entre el 44% (pimentón dulce) y el 47% (pimentón picante) (Abak *et al.*, 1996; Kwon y Saeed, 2003; Roldán-Serrano y Guerra-Sanz, 2006) mientras que la polinización mediada por *Melipona subnitida* incrementó el número de semillas un 46,2% (Oliveira *et al.*, 2005). A pesar de que el tamaño y peso de los frutos varían dependiendo del estrato, la polinización cruzada incrementa el peso y tamaño de los frutos un 20% y 60%, respectivamente, lo que la implementación de esta técnica puede favorecer la productividad de los cultivos colombianos.

La eficiencia de la polinización biótica traducida en la formación de semillas depende en gran medida del comportamiento que exhiba el polinizador (Ruz y Herrera, 2001; Nates-Parra, 2000; Desjardins y Oliveira, 2006; Elzinga *et al.*, 2007; Madjidian *et al.*, 2008). Las obreras de *B. atratus* exhiben un comportamiento de manipulación de la flor del pimentón (giro de 360°) similar al reportado en otras especies de abejorros en otras plantas con una morfología similar (Prys-Jones y Corbet, 1991; Goulson, 2003; Nates-Parra, 2000); sin embargo, el tiempo de manipulación fue mayor en contraste con el tiempo reportado en *Bombus impatiens* ($4,7 \pm 0,29$ s) en la misma planta (Meisels y Chiasson, 1997). En adición, se puede definir para el caso del pimentón que el néctar modula la visita de los abejorros, teniendo que las obreras de *B. atratus* visitan el estadio floral en el que se produce un mayor volumen de néctar, ocurre ántesis completa y momento en el cual el estigma presenta una mayor receptividad, lo cual facilita la polinización cruzada.

A partir de los resultados obtenidos, se puede considerar al abejorro nativo *B. atratus* es un polinizador eficiente del pimentón sembrado bajo invernadero para Colombia. Sin embargo es importante mencionar también que su éxito dependerá del ajuste de algunas prácticas agrícolas, particularmente el manejo de plagas y manejo de arvenses que faciliten la supervivencia de las colonias en los invernaderos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Vicerrectoría de Investigaciones de la Universidad Militar Nueva Granada por la financiación y apoyo administrativo que permitió el desarrollo del proyecto CIAS-707 y especialmente a Lilian Reyes y a Juan Carlos quienes nos facilitaron el trabajo en la finca El Curro, Villa de Leyva (Boyacá).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abak, K., H.Y. Dasgan, Ö. İkiz, N. Uygun, M. Sayalan, O. Kaftanoglu y H. Yeninar. 1996. Pollen production and quality of pepper grown in unheated greenhouses during winter and the effects of bumblebees (*Bombus terrestris*) pollination on fruit yield and quality. *Acta Hort.* 437, 303-308. Doi: 10.17660/ActaHortic.1997.437.37
- Aldana, J., J.R. Cure, M.T. Almanza, D. Vecil y D. Rodríguez. 2007. Efecto de *Bombus atratus* (Hymenoptera: Apidae) sobre la productividad de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) bajo invernadero en la sabana de Bogotá, Colombia. *Agron. Colomb.* 25(1), 62-72.
- Almanza, M. 2007. Management of *Bombus atratus* bumblebees to pollinate lulo (*Solanum quitoense* L.), a native fruit from the Andes of Colombia. *Ecology and Development Series*, Bonn, Alemania.
- Carreño, A., A. Vargas, S. Bernal y S. Restrepo. 2007. Problemas fitopatológicos en especies de familias Solanaceae causados por los géneros *Phytophthora*, *Alternaria* y *Ralstonia* en Colombia. *Agron. Colomb.* 25, 320-329.
- Cruz, P., M.T. Almanza y J.R. Cure. 2007. Logros y perspectivas de la cría de abejorros del género *Bombus* en Colombia. *Revista de la Facultad de Ciencias Universidad Militar Nueva Granada* 3(1), 49-60.
- Delaplane, K. y D. Mayer. 2000. *Crop pollination by bees*. Cabi Publishing, New York, NY. Doi: 10.1079/9780851994482.0000
- Desjardins, E. y D. Oliveira. 2006. Commercial bumble bee *Bombus impatiens* (Hymenoptera: Apidae) as a pollinator in lowbush blueberry (Ericaceae) fields. *J. Econ. Entomol.* 99(2), 443-449. Doi: 10.1603/0022-0493-99.2.443
- Elzinga, J., A. Altan, A. Biere, L. Girgord, A. Wies y G. Bernasconi. 2007. Time after time: Flowering phenology and biotic interactions. *Ecol. Evol.* 8, 432-439. Doi: 10.1016/j.tree.2007.05.006
- FAO. 2002. *El cultivo protegido en clima mediterráneo*, Food and Agriculture Organization, Roma.
- Free, J.B. 1970. *Insect pollination of crops*. Academic Press, London.
- Goulson, D. 2003. *Bumblebees behavior and ecology*. Oxford University Press. New York, NY.
- Jarlan, A., D. De Oliveira y J. Gingras. 1997. Pollination by *Eristalis tenax* (Diptera: Syrphidae) and seed set of greenhouse sweet pepper. *J. Econ. Entomol.* 90(6), 1646-1649. Doi: 10.1093/jee/90.6.1650
- Kearns, C.A. y D.W. Inouye. 1993. *Techniques for pollination biologist*. University Press of Colorado, Boulder, CO.
- Kevan, P.G. 1991. Pollination: keystone process in sustainable global productivity. *Acta Hort.* 288, 103-110. Doi: 10.17660/ActaHortic.1991.288.11
- Kwon, Y.J. y S. Saeed. 2003. Effect of temperature on the foraging activity of *Bombus terrestris* L. (Hymenoptera: Apidae) on greenhouse hot pepper (*Capiscum annum* L.). *Appl. Entomol. Zool.* 38(3), 275-280. Doi: 10.1303/aez.2003.275
- Lobatón, J.D., M.T. Almanza y J.R. Cure. 2012. Fenología y oferta floral de trébol rojo *Trifolium pratense* (Fabales: Fabaceae) en praderas de Kikuyo *Penisetum clandestinum* (Poales: Poaceae), como fuente de alimento para *Bombus atratus* (Hymenoptera: Apoidea) en Cajicá, Colombia. *Rev. Facul. Cien. Básic.* 8, 18-27.

- Madjidian, J., C. Morales y H. Smith. 2008. Displacement of a native by an alien bumblebee: lower pollinator efficiency overcome by overwhelmingly higher visitation frequency. *Oecol.* 156(4), 835-845. Doi: 10.1007/s00442-008-1039-5
- Meisels, S. y H. Chiasson. 1997. Effectiveness of *Bombus impatiens* as pollinators of greenhouse sweet pepper (*Capsicum annuum* sp). *Acta Hort.* 437, 425-429. Doi: 10.17660/ActaHortic.1997.437.56
- Nates-Parra, G. y V.H. González. 2000. Las abejas silvestres de Colombia: Por qué y cómo conservarlas. *Acta Biol. Colomb.* 5, 5-37.
- Oliveira, D., B. Magalhaes, L. Silva, E. Sarmento e I. Abrahao. 2005. Pollination efficiency of the stingless bee *Melipona subitida* on greenhouse sweet pepper. *Pesq. Agropec. Bras.* 40, 1197-1201. Doi: 10.1590/S0100-204X2005001200006
- Pacateque, J., P. Cruz, M. Aguilar y J. Cure. 2012. Efecto de la alimentación vía bolsillo en etapas tempranas de desarrollo de *Bombus atratus* (Hymenoptera: Apidae). *Rev. Colomb. Entomol.* 38(2), 343-346.
- Prys-Jones, O. y A. Corbet. 1991. Bumblebees. *Naturalists handbooks* Vol. 6. Cambridge University Press, New York, NY.
- R Development Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Riaño, D., M. Veloza, J.R. Cure y M.T. Almanza. 2014. Desarrollo de dos colonias de *Bombus atratus* (Hymenoptera: Apidae) mantenidas bajo dos modos de alimentación. *Rev. Facul. Cien. Básic.* 10(2), 132-141.
- Roldán-Serrano, A. y J. Guerra-Sanz. 2006. Quality fruit improvement in sweet pepper culture by bumblebee pollination. *Sci. Hort.* 110, 160-166. Doi: 10.1016/j.scienta.2006.06.024
- Ruz, L. y R. Herrera. 2001. Preliminary observations on foraging activities of *Bombus dahlbomii* and *Bombus terrestris* (Hym.: Apidae) on native and non-native vegetation in Chile. *Acta Hort.* 561, 165-169. Doi: 10.17660/ActaHortic.2001.561.24
- Schoonhoven, L.M., T. Jermy y J.J. Acarloon. 1998. *Insect plant biology*. Chapman and Hall, London. Doi: 10.1007/978-1-4899-3200-6
- Vallejo, F. y E. Estrada. 2004. Producción de hortalizas de clima cálido. Universidad Nacional de Colombia, Palmira, Colombia.
- Velthuis, H.H.W. y A. Van Doorn. 2006. A century of advances in domestication and the economic and environmental aspects of its commercialization for pollination. *Apidologie* 37, 421-451. Doi: 10.1051/apido:2006019
- Vergara, C. 2008. Environmental impact of exotic bees introduced for crop pollination. pp. 145-165. En: James, R.R. y T.L. Pitts-Singer (eds.). *Bee pollination in agricultural ecosystems*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Winter, K., L. Adams, R. Thorp, D. Inouye, L. Day, J. Ascher y S. Buchmann, S. 2006. Importation of non-native bumble bees into North America: Potential consequences of using *Bombus terrestris* and other non-native bumble bees for greenhouse crop pollination in Canada, Mexico, and the United States. North American Pollinator Protection Campaign, San Francisco, CA