

1 **Polinización del agraz (*Vaccinium meridionale* Swartz): Frecuencia de visitas de *Bombus hortulanus***  
2 **y *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae).**

3

4 Andean blueberry (*Vaccinium meridionale* Swartz) pollination. *Bombus hortulanus* and *Apis mellifera*  
5 (Hymenoptera: Apidae) performance.

6

7 SANTIAGO SARMIENTO-PUENTES<sup>1</sup> y ÁNGELA R. AMARILLO-SUÁREZ<sup>2</sup>

8

9 **Resumen:** Las estrechas relaciones entre polinizadores nativos y plantas silvestres como el agraz  
10 (*Vaccinium meridionale*) son susceptibles al acaparamiento de recursos florales por parte de la abeja  
11 melífera. En el caso del agraz, a pesar de conocer sus polinizadores más importantes, es necesario contar  
12 con estudios sobre como varía el desempeño de estas especies en función de cambios ambientales. En este  
13 estudio se estimó el promedio de visitas de *Apis mellifera* y *Bombus hortulanus*. También se comparó el  
14 efecto de la distancia entre las plantas de agraz y el hábitat natural más cercano, y del cambio horario a lo  
15 largo del día, sobre la efectividad y eficiencia de polinización de ambas especies de abejas. Se  
16 seleccionaron 3 parcelas de muestreo en el municipio de Ráquira, Boyacá cada una limitando en uno de  
17 sus extremos con el remanente de bosque natural más cercano y adentrándose 200 m hacia el potrero con  
18 plantas de agraz. El 75% del total de visitas registradas fueron de la abeja melífera. Por un lado, mientras  
19 la distancia al bosque tuvo un efecto significativo sobre las visitas de *A. mellifera* y no sobre las de *B.*  
20 *hortulanus*, el cambio horario tuvo un efecto contrario sobre ambas especies. Tanto la proporción de  
21 visitas de los polinizadores como la distancia al bosque tuvieron un efecto significativo sobre la  
22 proporción de fructificación del agraz. Finalmente, se resalta la importancia de la agrobiodiversidad  
23 asociada a las plantas silvestres, un ejemplo de la relación entre la biodiversidad y el bienestar humano.

24

25 **Palabras clave:** Desplazamiento por competencia. Efectividad. Eficiencia. Recursos silvestres.

26

27 **Abstract:** The close relationships between native pollinators and wild plants like the Andean blueberry,  
28 are susceptible towards the honeybee floral resource hoarding. For the agraz (*V. meridionale* Swartz) case,  
29 despite knowing its most important pollinators, studies about how the pollinators performance varies  
30 towards environmental changes are need. In this study, *B. hortulanus* and *A. mellifera* visits average was  
31 evaluated. Also, the effect of the distance between Andean blueberry plants and the nearest natural habitat,  
32 and the effect of the time change throughout the day, both were compared on the effectiveness and  
33 efficiency of both species. 3 sampling plots were selected at the Ráquira, Boyacá municipality, each one

---

<sup>1</sup> Ecólogo. Pontificia Universidad Javeriana, sede Bogotá. Transversal 4 No. 42-00, piso 8, Bogotá, Colombia. s-sarmiento@javeriana.edu.co. Autor para correspondencia.

<sup>2</sup> Ph. D. Pontificia Universidad Javeriana, Departamento de Ecología y Territorio, piso 8, Bogotá, Colombia. amarillo@javeriana.edu.co.

34 limiting at one of its sides with the nearest forest remnant and going 200 m inside the pasture with wild  
35 Andean blueberry plants. The 75% of the total registered visits were given from honeybees. In one hand,  
36 while the distance to the forest had a significant effect on *A. mellifera* visits but no on *B. hortulanus* ones,  
37 the time change had a contrary effect on both species. Both the pollinators visits proportion and the  
38 distance to the forest had a significant effect on the Andean blueberry fruiting ratio. Finally, the  
39 importance of the agrobiodiversity associated to wild plants is highlighted, as an example of the relation  
40 between biodiversity and human wellness.

41

42 **Key words:** Displacement by competition. Effectiveness. Efficiency. Wild resources.

43

44

## 45 **Introducción**

46

47 El uso y aprovechamiento de las plantas nativas dado su alto potencial económico y comercial, es sin duda  
48 un tema controversial a nivel mundial debido a las estrechas relaciones que estos recursos tienen con la  
49 agrobiodiversidad asociada (Jackson, Pascual y Hodgkin, 2007; Gallai *et al.* 2008; Haines-Young y  
50 Potschin 2010; Potts *et al.* 2016). En Colombia y en general en varios países suramericanos, gran parte de  
51 los recursos vegetales nativos aún mantienen un régimen de cosecha local y no se han visto involucrados  
52 en procesos de tecnificación hacia la producción bajo un sistema de cultivo (Galeano 2007; Intituto Mayor  
53 Campesino y Red Colombiana de Agricultura Biológica, 2014).

54 El agraz (*Vaccinium meridionale* Swartz) también conocido como arándano andino, es un frutal  
55 silvestre nativo de Suramérica que sobrevive en zonas de bosque de montaña, potreros y matorrales con  
56 precipitación anual relativamente baja y con un rango de distribución altitudinal entre los 1600 y los 3800  
57 Msnm (Coba Santamaría *et al.* 2012), principalmente en los departamentos de Boyacá, Antioquia y  
58 Cundinamarca (Ligarreto *et al.* 2009; Pinilla-Gallego y Nates-Parra, 2015). Al igual que otras especies del  
59 género *Vaccinium* (Ericaceae) como el arándano azul norteamericano o ‘blueberry’, el agraz tiene  
60 estrechas relaciones evolutivas con polinizadores solitarios como algunas especies de abejorros  
61 (MacKenzie 1997; Ratti *et al.* 2008). Algunos autores describen una relación directa entre la morfología  
62 de las flores del agraz y el método de ‘polinización por zumbido’ desarrollado por los individuos de  
63 *Bombus* para favorecer la liberación del polen (Aldana *et al.* 2007; Ratti *et al.* 2008). De acuerdo con  
64 varios autores, *Apis mellifera* L., *Bombus hortulanus* Friese. y *Bombus rubicundus* Smith. son los  
65 visitantes florales y potenciales polinizadores de las poblaciones silvestres de agraz en Ráquira, Boyacá  
66 (Pinilla-Gallego y Nates-Parra, 2015).

67 La pérdida de polinizadores a nivel mundial es un problema que ha despertado un gran interés en  
68 diversos sectores académicos, políticos, sociales y demás. Existen estudios que han evaluado las múltiples  
69 causas de este fenómeno en diversas localidades del mundo (Ne'eman *et al.* 2009; Nates-Parra 2016;  
70 Sánchez-Bayo y Wyckhuys, 2019), sin embargo, el desplazamiento causado por la especie *A. mellifera* en  
71 términos de competencia por los recursos florales, es un motivo de particular interés en diversas  
72 investigaciones (Kremen, Williams y Thorp, 2002; Hung *et al.* 2019). Por ejemplo, varios cultivos de  
73 flores en Europa y Estados Unidos son polinizados únicamente por colonias artificiales de abejas  
74 melíferas dispuestas de manera periódica en la primavera (McGregor 1976; Lambin *et al.* 2001), lo cual  
75 genera que los polinizadores nativos y las funciones que estos cumplen fueran reemplazados. Un proceso  
76 de desplazamiento por competencia que varios autores han mencionado, sucede para el caso de  
77 comunidades de abejorros en el trópico, cuyas poblaciones son poco abundantes, convirtiéndolas en  
78 competidoras menos eficientes (Rubio 2012). A pesar de lo anterior, varios autores han concluido que las  
79 especies de abejorros nativos tienen un mejor desempeño de polinización que el resto de visitantes florales  
80 del agraz. Pinilla-Gallego *et al.* (2015) concluyeron que *B. hortulanus* contribuye con el mayor porcentaje  
81 de la polinización del agraz “en un caso de relativa alta abundancia de la especie, demostrando que un  
82 buen polinizador debe brindar un número suficiente de visitas para que su aporte al servicio de  
83 polinización sea significativo”. En cultivos de fresa bajo cubierta (*fragaria x ananassa*), Poveda *et al.*  
84 (2017) concluyeron que la visita de obreras de *B. atratus* mejoró la calidad de los frutos, siendo estos más  
85 grandes, más pesados y con más semillas. Es decir que la polinización puede ser un factor limitante sobre  
86 la producción de frutos comerciales, pues el cambio hacia un sistema de polinización *parcialmente*  
87 *dominado por A. mellifera* tiene consecuencias sobre las dinámicas de producción y comercialización de  
88 los mismos frutos (Benjamin y Winfree, 2014).

89 En Colombia, el uso periódico de colmenas artificiales con el fin de llevar a cabo la polinización  
90 de cultivos es muy bajo (Nates-Parra 2016). En el caso de plantas silvestres como el agraz, las zonas  
91 fuente de insectos polinizadores, tanto de *A. mellifera* como de polinizadores nativos, son los parches de  
92 vegetación natural (Osborne *et al.* 1999). Algunos autores describen el proceso de dominancia de *A.*  
93 *mellifera* como un derrame (“spillover”) de su rol como especie polinizadora sobre los patrones que otras  
94 especies de polinizadores nativos tienen en relación con las plantas del territorio. Magrach *et al.* (2017)  
95 concluyeron que el derrame de la abeja melífera tiene consecuencias sobre cambios en la dieta de  
96 polinizadores nativos y así mismo sobre el éxito reproductivo de las plantas. Dicho derrame se puede  
97 reflejar en la capacidad de *A. mellifera* para formar colonias muy abundantes y en la preferencia por las  
98 especies de plantas más abundantes como el agraz en muchos casos distribuido en porteros adyacentes a  
99 áreas de vegetación nativa.

100 A pesar de que *B. hortulanus* y *A. mellifera* son los visitantes florales más frecuentes del agraz, es  
101 necesario contar con estudios sobre como varía el desempeño de estas especies polinizadoras en función  
102 de cambios ambientales, como el aumento en la distancia entre las plantas de agraz y los fragmentos de  
103 bosque y el cambio horario del día. Por lo anterior, este estudio tuvo como objetivo analizar y comparar el  
104 efecto de la distancia entre las plantas de agraz y el hábitat natural más cercano, y del cambio horario a lo  
105 largo del día, sobre la efectividad (frecuencia de visitas) de *B. hortulanus* y *A. mellifera* y sobre su  
106 eficiencia (aporte a la proporción de fructificación de las plantas de agraz) como polinizadores.

107

108

## 109 **Materiales y métodos**

110

### 111 **Área de estudio**

112 Este estudio se realizó en el municipio de Ráquira, Colombia. El ecosistema dominante semiárido es  
113 característico por contener abundantes robledales (*Quercus humboldtii* Bonpl.), matorrales y predios  
114 intervenidos por procesos de ‘potrerización’ para ganadería (potreros de poco uso). Se seleccionaron tres  
115 localidades de muestreo correspondientes a tres potreros, cada uno limitando en uno de sus extremos con  
116 un remanente de bosque natural y conteniendo plantas de agraz silvestre sobre el terreno (Fig. 1). La  
117 primera localidad (5°29'14.76"N 73°39'10.07"O) a 2656 Msnm se ubicó en un predio poco manejado,  
118 donde de forma periódica se cosechan los frutos de las plantas de agraz. La segunda (5°31'3.76"N  
119 73°40'44.40"O) y la tercera localidad (5°31'1.78"N 73°40'57.47"O) se ubicaron en un segundo predio a  
120 2792 Msnm.

121

### 122 **Diseño experimental**

123 Se establecieron 3 parcelas de 200 x 50 m como unidades de muestreo, cada una limitando en uno  
124 de sus extremos con el remanente de bosque natural y adentrándose 200 m hacia el potrero con plantas de  
125 agraz dispuestas sobre el terreno (Fig. 1). Cada una de las 3 parcelas se dividió en 4 cuadrantes iguales (50  
126 x 50 m), cada uno representando una categoría de distancia desde el borde del bosque hacia el interior del  
127 potrero. El primer cuadrante se ubicó entonces entre los 0 y 50 m, el segundo entre 50 y 100 m, el tercero  
128 entre 100 y 150 m y el cuarto entre 150 y 200 m. Dentro de cada cuadrante se seleccionaron 5 plantas que  
129 tuvieran entre 5 y 10 racimos de flores indistintamente de su ubicación dentro del cuadrante, para un total  
130 de 20 plantas por parcela y un tamaño total de muestra  $N = 60$  plantas de agraz (Fig. 1).

131

132

133

Los factores que se tuvieron en cuenta en el diseño como fuentes de variación del modelo para  
evaluar diferencias en la efectividad evaluada mediante el registro de las frecuencias de visitas de las  
abejas fueron: distancia, rango horario y número de flores (covariable). Por otro lado, los factores que se

134 tuvieron en cuenta para el modelo que evalúa la eficiencia entendida como la proporción de fructificación  
135 fueron: distancia y proporción de polinizadores, esta última entendida como la relación entre el número de  
136 visitas de *A. mellifera* y *B. hortulanus*.

137 Se registraron el número de visitas florales de *A. mellifera* y *B. hortulanus* sobre cada planta  
138 durante 10 minutos, por lo que el tiempo total de muestreo por cuadrante fue de 50 minutos (5 plantas),  
139 dando 10 minutos adicionales para que el investigador se moviera al siguiente cuadrante de la parcela. Los  
140 muestreos de cada parcela se hicieron entre 2 personas, por lo cual en cada rango horario se realizó el  
141 muestreo de los 4 cuadrantes (2 cuadrantes por persona). Debido al prolongado rango de actividad de las  
142 abejas se decidió hacer los muestreos entre las 07:00 y las 16:30, por lo cual fue posible dividir la  
143 totalidad del tiempo de muestreo diario en 4 rangos horarios: 07:00-09:00, 09:30-11:30, 12:00-14:00,  
144 14:30-16:30. En resumen, cada cuadrante se muestreó 4 veces (una vez en cada rango horario) en un día y  
145 por tres días consecutivos. En total cada cuadrante de distancia fue muestreado durante 30 horas/hombre.

146 De acuerdo con lo anterior, el diseño experimental de este proyecto fue factorial y completamente  
147 replicado, en donde los 3 días y las 3 parcelas de muestreo se consideraron como factores aleatorios,  
148 mientras la distancia al bosque y el rango horario se consideraron como factores fijos. Adicionalmente se  
149 registró el número de flores de cada planta como una covariable.

150

### 151 **Colecta y análisis de datos**

152 El trabajo de campo se realizó en 2 períodos. El primero (7 - 11 de febrero del 2019) consistió en un día de  
153 adecuación de los predios, un día de colecta y 3 días de conteo de visitantes florales, datos empleados para  
154 la medición de la efectividad. Durante este tiempo, el estudio en campo se realizó entre 6 colectores. La  
155 colecta de los polinizadores de las flores se realizó con redes entomológicas. Los insectos se sacrificaron  
156 en cámaras letales de acetato de etilo al 90% y posteriormente fueron transportados al Laboratorio de  
157 ecología evolutiva (Facultad de Estudios Ambientales y Rurales) de la Pontificia Universidad Javeriana en  
158 Bogotá, Colombia, donde se realizó su debida identificación al más detallado nivel taxonómico posible.  
159 Durante el primer período se marcaron las plantas sobre las cuales se hicieron los conteos de visitantes  
160 florales. El segundo periodo (24 de marzo del 2019) consistió en un día de conteo de los frutos  
161 desarrollados de las plantas anteriormente marcadas, con el fin de evaluar la proporción de fructificación  
162 como medida de la eficiencia de polinización.

163 Los análisis estadísticos se realizaron para los conteos de *A. mellifera* y *B. hortulanus*, únicas  
164 especies encontradas en el estudio. Para todos los análisis se utilizó el software R vers. 3.5.3 (R  
165 Development CoreTeam 2019).

166           Primero se utilizó el método de correlación no paramétrico ‘Spearman’ para evaluar la relación  
167 entre la distancia al bosque, el rango horario, el número de flores y la proporción de polinizadores con la  
168 frecuencia de visitas de las abejas y la proporción de fructificación de las plantas respectivamente.

169           En segundo lugar, y dado que no se cumplieron los requisitos de homogeneidad de varianzas y de  
170 normalidad, se realizaron 2 pruebas de GLM (modelo lineal generalizado) para evaluar la efectividad de  
171 polinización de las 2 especies de abejas, empleando la frecuencia de visitas como un indicador del  
172 desempeño del individuo polinizador (Ne’eman *et al.* 2010). Con el fin de evaluar los efectos de los  
173 factores independientes sobre la variabilidad de las frecuencias de visita de las 2 especies de abejas, se  
174 realizó un modelo de tipo lineal generalizado (GLM-binomial negativo) para los datos de cada especie,  
175 con el cual fue posible obtener un parámetro de sobre-dispersión de los datos. Los dos modelos son de la  
176 forma  $y \sim \mathbf{D} (\mathbf{E} (\mathbf{A} * \mathbf{B}) + \mathbf{A} + \mathbf{B} + \mathbf{C}) + \mathbf{E}$ , donde la variable respuesta  $y$  = frecuencia de visitas de *A.*  
177 *mellifera* y *B. hortulanus* respectivamente,  $\mathbf{A}$  = distancia,  $\mathbf{B}$  = rango horario,  $\mathbf{C}$  = número de flores,  $\mathbf{D}$  =  
178 día,  $\mathbf{E}$  = parcela (*cov*) y  $\mathbf{E}$  = error estadístico.

179           Tercero, para estimar la eficiencia de polinización de las 2 especies, se utilizó la proporción de  
180 fructificación de las plantas como indicador de su éxito reproductivo (Ne’eman *et al.* 2010). En este caso  
181 la variable respuesta fue numérica continua, pero aún por la naturaleza estadística de los datos se decidió  
182 también realizar un GLM-binomial negativo con el fin de evaluar los efectos de las variables  
183 independientes sobre la proporción de fructificación de las plantas. Por un lado, al igual que para el primer  
184 modelo, las parcelas se tuvieron en cuenta como factores aleatorios y la distancia como factor fijo.  
185 Además, la proporción de la frecuencia de visitas de las abejas (variable respuesta del modelo de  
186 efectividad) se consideró en este modelo como un factor categórico donde:  $\mathbf{A}$  = mayor proporción de *A.*  
187 *mellifera*,  $\mathbf{AB}$  = igualdad de proporción entre *A. mellifera* y *B. hortulanus* y  $\mathbf{B}$  = mayor proporción de *B.*  
188 *hortulanus*. Siendo así, este tercer GLM es de la forma  $y \sim \mathbf{C} (\mathbf{A} * \mathbf{B}) + \mathbf{A} + \mathbf{B}) + \mathbf{E}$ , donde la variable  
189 respuesta  $y$  = tasa de fructificación,  $\mathbf{A}$  = distancia,  $\mathbf{B}$  = proporción de polinizadores,  $\mathbf{C}$  = parcela y  $\mathbf{E}$  =  
190 error estadístico.

191

192

## 193 **Resultados**

194

### 195 **Diversidad de visitantes florales**

196 Se identificaron 13 especies de insectos visitantes de las plantas de agraz, de las cuales 3 fueron abejas  
197 (Apidae y Megachilidae). De todos los visitantes solo se tuvieron en cuenta registros de 2 especies (*A.*  
198 *mellifera* y *B. hortulanus*) dada su alta y constante frecuencia de visitas. En total se registraron 2659  
199 visitas de *A. mellifera* y 531 visitas de *B. hortulanus* por lo cual la diversidad de Shannon fue  $H' =$

200 0,450225. Fue clara la dominancia de la especie *A. mellifera* en términos de abundancia de visitas florales,  
201 pues en todas las parcelas el 75% del total de visitas registradas fueron dadas por la abeja melífera.

202

### 203 **Efectividad**

204 El promedio de visitas de *A. mellifera* sobre las plantas de agraz ( $3,69 \pm 0,5$  visitas por 10 minutos) fue  
205 mayor que el promedio de visitas de *B. hortulanus* ( $0,74 \pm 0,2$  visitas por 10 min), por lo cual  
206 aproximadamente por cada abejerro que visita una planta, llegaron 4 abejas melíferas.

207 De acuerdo con el modelo, la frecuencia de visitas de *A. mellifera* sobre las plantas de agraz  
208 cambió significativamente en relación con el incremento en la distancia entre la planta y el remanente  
209 natural más cercano (Fig. 2A; Tabla 1) pero no a lo largo del día (Fig. 2B; Tabla 1); mientras que la  
210 frecuencia de visitas de *B. hortulanus* no cambió significativamente en función de la distancia entre la  
211 planta y el bosque natural (Fig. 2A; Tabla 1), pero si a lo largo del día (Fig. 2B; Tabla 1). Sin embargo,  
212 aunque *A. mellifera* tuvo un promedio de visitas superior al medio día, la alta desviación estándar de los  
213 datos confirma la no significancia sobre los mismos.

214 La abundancia del recurso floral, es decir la covariable numérica ‘flores’, no tuvo un efecto  
215 significativo sobre la frecuencia de visitas de ambas especies de abejas (Tabla 1).

216 Y finalmente, en cuanto a la fuente de variación que contempló la relación entre los dos factores  
217 fijos (interacción), su efecto fue significativo sobre el cambio en la frecuencia de visitas de *A. mellifera*,  
218 pero no sobre la frecuencia de visitas de *B. hortulanus*, por lo que para el modelo de esta última especie se  
219 decidió retirar esta fuente de variación (Tabla 1).

220

### 221 **Eficiencia**

222 En promedio la proporción de fructificación de las plantas de agraz fue de  $0,5086 \pm 0,2$  frutos/flor. La  
223 distancia al bosque y la proporción de los visitantes florales tuvieron un efecto significativo alto sobre el  
224 cambio en la proporción de fructificación de las plantas (Fig. 3; Tabla 2). Por un lado, hubo una relación  
225 inversa entre la proporción de fructificación del agraz y la distancia de la planta al bosque, de manera que,  
226 a mayor distancia entre la planta de agraz y el borde del bosque, menor proporción de fructificación (Fig.  
227 3A). Por otro lado, se observó un incremento en la proporción de fructificación de las plantas cuyo  
228 visitante principal fue *B. hortulanus* (Fig. 3B). De igual manera, el efecto de la interacción fue  
229 significativo (Tabla 2).

230

231

### 232 **Discusión y análisis de resultados**

233

**234 Visitantes florales**

235 La riqueza de especies de insectos asociados al agraz, así como la baja diversidad de verdaderos visitantes  
236 florales encontrados en este estudio, concuerda con lo registrado en otras investigaciones hechas en la  
237 misma zona donde se realizó (Pinilla-Gallego y Nates-Parra, 2015) y con otras especies no tropicales de  
238 *Vaccinium* como el arándano azul (Benjamin y Winfree, 2014; Ratti *et al.* 2008). Lo anterior podría  
239 deberse en gran parte a las características de la zona estudiada, pues al igual que los cultivos intervenidos  
240 de arándanos en Estados Unidos, los potreros semiáridos en donde se ubican las plantas de agraz en  
241 Ráquira han sido causados por procesos de fragmentación y deforestación del hábitat original (Lambin *et*  
242 *al.* 2001; Grass *et al.* 2018). Posiblemente la riqueza de especies asociadas se deba a una alta importancia  
243 en términos de interacciones del agraz dentro de la red ecológica planta-polinizadores (Valido *et al.* 2019)  
244 pues por procesos evolutivos, se creó una relación estrecha entre las plantas nativas y la fauna del  
245 ecosistema, ya que estas representan más interacciones ecológicas que plantas introducidas (Girvan, M. y  
246 Newman, M.E.J. 2002; Olesen, J.M. y Jordano, P. 2002; Hagen *et al.* 2012).

247 La baja equitatividad entre las dos especies de abejas estudiadas (*A. mellifera* registró el 84% de  
248 visitas totales) fue consecuente con un posible proceso de desplazamiento por competencia causado por la  
249 abeja melífera y/o por la biología de cada una. Esto se evidenció gracias a las características de historia de  
250 vida de la especie, como la capacidad de formar grandes colonias y a que no todas las redes planta-  
251 polinizador específico, tienen la misma capacidad de resistencia frente a procesos de disturbio como la  
252 fragmentación de hábitat (Kaiser-Bumbury *et al.* 2017). Nuevas relaciones de angiospermas han resultado  
253 en especies colonizadoras de polinizadores como *A. mellifera*, con estructuras poblacionales guiadas hacia  
254 un rápido cambio evolutivo (Herrera, C.M. y Pellmyr, O., 2002). Esta presión de *A. mellifera* sobre *B.*  
255 *hortulanus* no solo ha sido estudiada en términos de visitas florales, sino también la coincidencia en los  
256 tipos polínicos encontrados sugiere que ambas especies están visitando grupos muy similares de plantas  
257 (Pinilla-Gallego y Nates-Parra, 2015). Finalmente, esto resulta en una suma de presiones sobre la  
258 comunidad de abejorros alto-andinos (Horn *et al.* 2015) pues esta tiene pocas especies con bajas  
259 abundancias, en comparación con las de zonas templadas. “Son comunidades que se ven afectadas por  
260 limitaciones ecológicas para el desarrollo de las poblaciones debido a factores como la altitud” (Rubio  
261 2012).

262 Un reflejo de lo anterior fue el promedio de visitas de *A. mellifera* (4 veces más que *B.*  
263 *hortulanus*), fenómeno posiblemente causado por varios factores, entre ellos el gran número de individuos  
264 de una colonia de la abeja melífera (hasta 80.000 abejas) que sin duda superan drásticamente el número de  
265 individuos de una colonia de *Bombus* (50 a 200 abejorros). Aparte de esto, dicha desproporción en el  
266 promedio de visitas se pudo deber a la mayor capacidad de resistencia a condiciones no favorables por  
267 parte de la abeja melífera (Ehlich, P.R., 2002; Nates-Parra 2016; Hung *et al.* 2019). Estos factores de



268 presión y competencia entre especies han sido ampliamente estudiados, al punto de saber que la apicultura  
269 de *A. mellifera* lleva a una pérdida de polinizadores silvestres, debido a un agotamiento casi completo de  
270 néctar de su parte (Valido *et al.* 2019). Hay una gran vulnerabilidad de la estructura y la funcionalidad de  
271 las redes planta-polinizador por la cría de abejas melíferas, dado que estas se integran relativamente bien  
272 en la red previamente existente entre plantas y polinizadores nativos y monopolizan una fracción  
273 substancial de las interacciones (Valido *et al.* 2019). En este orden de ideas, *B. hortulanus* debería ser 4  
274 veces más eficiente que *A. mellifera* en cada visita sobre las plantas, tal y como ocurre para *V.*  
275 *angustifolium* (Javoreck *et al.* 2002). Sin embargo, los índices de ‘porcentaje de polen en la cabeza’ y  
276 ‘porcentaje de individuos transportando polen’ calculados por Pinilla-Gallego y Nates-Parra (2015)  
277 siguieron lo contrario en el caso del agraz. A diferencia de las colmenas de *A. mellifera* dispuestas de  
278 manera periódica entre cultivos, en este estudio no fue posible identificar con certeza la ubicación de las  
279 colonias de ambas especies de abejas, lo cual podría ser otro causante del desproporcionado promedio de  
280 visitas entre *A. mellifera* y *B. hortulanus*.

281  
282 **Efectividad**  
283 En cuanto a los resultados del modelo realizado para la frecuencia de visitas de ambas especies, la  
284 distancia entre las plantas y el bosque más cercano tuvo un efecto significativo sobre las visitas de *A.*  
285 *mellifera* mas no sobre las de *B. hortulanus*. Lo que incita a pensar que probablemente *B. hortulanus* es un  
286 visitante con mayor capacidad de penetración sobre zonas perturbadas. Sin embargo, es posible que la  
287 relación entre la frecuencia de visitas de *A. mellifera* y la distancia se deba a un acaparamiento de recursos  
288 en buen estado por parte de la especie, precisamente las plantas más cercanas al bosque (Magrach *et al.*  
289 2017; Vanbergen, A. J., Espíndola, A., & Aizen, M. A., 2018; Hung *et al.* 2019). Es posible que las abejas  
290 aprendan la posición espacial de las plantas y las rutas de vuelo entre ellas, una estrategia llamada  
291 “traplining behavior”, muy importante para polinizadores de arbustos y árboles tropicales ampliamente  
292 dispersos (Real, L. 1999) como el agraz. Esta preferencia por las plantas y/o flores que se encontraron  
293 cerca al bosque es un posible mecanismo de desplazamiento por competencia sobre los abejorros (Valido  
294 *et al.* 2019). Es posible que las visitas de *B. hortulanus* no cambiaran en función de la distancia debido a  
295 que no tienen la capacidad de formar rutas de vuelo con objetivos específicos cerca al bosque, y que por el  
296 contrario utilizan otra técnica de forrajeo óptimo (Osborne *et al.* 1999). Por ejemplo, en las 3 parcelas de  
297 muestreo se evidenciaron individuos de *Bombus* haciendo vuelos directos de muy largas distancias,  
298 incluso llegando a atravesar el largo de la parcela (200 m) en un solo desplazamiento. Posiblemente este  
299 comportamiento se deba a que *B. hortulanus* forrajea en plantas de agraz diferentes a las que visita *A.*  
300 *mellifera*, evitando así competencia y aprovechando entonces las plantas más distantes al bosque, lo cual  
301 coincide con lo registrado para *B. rubicundus* en otros estudios, (Rubio 2012). Casos de desplazamiento

302 competitivo se pueden observar en la comunidad de abejorros del páramo de Chingaza, donde los patrones  
303 de distribución de las diferentes especies evitan la competencia distribuyéndose por todo el gradiente  
304 (Rubio 2012).

305 En cuanto al cambio en la frecuencia de visitas a lo largo del día (Rango horario), es posible concluir que  
306 *A. mellifera* fue más constante que *B. hortulanus* en términos de visitas florales entre las 07:00 y las 16:30.  
307 Varios estudios concluyen que las especies de plantas generalmente producen polen y néctar en un  
308 momento del día y que cada especie de polinizador forrajea en momentos diferentes (Eguiarte, L.,  
309 Martínez del Río, C. y Arita, H. 1987). El ‘truco’ para el polinizador entonces es aprender en qué  
310 momento forrajear cada día y en qué especies de plantas hacerlo (Real 1999). Sin embargo, debido a la  
311 transición de un hábitat libre de abejas melíferas hacia una situación en la cual *A. mellifera* domina la  
312 comunidad polinizadora (Valido *et al.* 2019), el forrajeo de esta especie se puede volver casi que constante  
313 a lo largo del día. Varios estudios han demostrado una gran capacidad de resistencia de las abejas  
314 melíferas a la radiación solar (Amdam *et al.* 2010; Horn *et al.* 2015). En contraste, *B. hortulanus* se vió  
315 restringido a forrajear con mayor frecuencia en horas de la mañana (Rubio 2012; Castañeda 2015).  
316 Efectos adversos de la temperatura, de los rayos ultravioleta y la baja saturación de oxígeno, fueron  
317 limitaciones ecológicas para el desarrollo de poblaciones de abejorros (Rubio 2012). Aunque también es  
318 probable que se debiera a la mayor disponibilidad de néctar en las flores en las horas de la mañana  
319 (Chamorro y Nates-Parra 2015). Finalmente, aunque las visitas de cada especie cambiaran en función de  
320 alguno de los factores fijos y se presuma cierta equitatividad de las presiones sobre ambas especies  
321 polinizadoras, el cambio dado por la distancia sobre las vistas de *A. mellifera* fue posiblemente resultado  
322 de un mecanismo propio de forrajeo de los individuos de la especie (crear rutas de vuelo), mientras que el  
323 cambio en la frecuencia de vistas de *B. hortulanus* a lo largo del día se pudo deber al desplazamiento  
324 causado por competencia y por la menor capacidad de resistencia frente a condiciones atmosféricas  
325 extremas como la radiación solar.

326 Por otro lado, el efecto no significativo de la abundancia del recurso floral sobre la frecuencia de  
327 visitas de *A. mellifera* y *B. hortulanus* encontrado en este estudio no concuerda con la mayoría de  
328 investigaciones hechas en el campo (Rubio 2012; Goulson 2010). Es posible que no hubiese una relación  
329 con la disponibilidad de recursos dado que los individuos de estas especies frecuentan las mismas plantas  
330 todos los días de acuerdo con racimos y/o flores previamente escogidos y preferidos, los cuales no  
331 necesariamente eran los que tuvieran más flores. Probablemente las abejas melíferas y los abejorros  
332 prefirieron o tuvieron mayor interés por recursos florales de alta calidad (producción de néctar y polen)  
333 que por recursos florales abundantes. Goulson (2010) concluyó que la activación de mecanismos que  
334 producen cambios en las preferencias florales de abejorros se da por la escasez de flores (cantidad) y  
335 porque, aunque existan flores disponibles, las recompensas son bajas (calidad).

336 El efecto de la interacción distancia-rango horario fue significativo sobre la frecuencia de visitas  
337 de *A. mellifera* más no sobre la de *B. hortulanus*. En términos estadísticos, en el caso de *A. mellifera* las  
338 pendientes de los dos factores fijos ('Distancia' y 'Rango horario') no fueron iguales, lo que quiere decir  
339 que los efectos de la distancia sobre la frecuencia de visitas de *A. mellifera* cambiaron entre los 4 rangos  
340 horarios tenidos en cuenta a lo largo del día. Lo anterior significa que el acaparamiento de recursos cerca  
341 al bosque no fue continuo durante todo el día, posiblemente solo lo fue durante los periodos de exposición  
342 solar más intensos. En el caso de *B. hortulanus* los efectos del cambio horario a lo largo del día no  
343 cambiaron entre las 4 distancias tenidas en cuenta, es decir que independientemente de la distancia al  
344 bosque en la cual se encontrase el abejorro, las condiciones atmosféricas a lo largo del día tuvieron el  
345 mismo efecto sobre su presencia.

346

### 347 **Eficiencia**

348 La proporción promedio de fructificación de las plantas consideradas en este estudio concuerda con lo  
349 registrado en otras investigaciones realizadas con cultivos de arándanos en Estados Unidos (MacKenzie  
350 1997; Benjamin, F.E. y Winfree, R. 2014). En contraste con plantas de *Vaccinium* polinizadas de manera  
351 manual, emasculadas y auto-polinizadas, la proporción de fructificación del agraz después de la  
352 polinización abierta o cruzada es mayor. Se han llegado a registrar incluso porcentajes de fructificación de  
353 un solo cultivo de menos del 20% de flores desarrolladas mediante autopolinización (MacKenzie 1997).  
354 En este estudio, aunque se evidenció un promedio de fructificación del 50% de flores desarrolladas, se  
355 registró una alta mortandad de flores y una probable alta proporción de aborto de frutos. Chamorro y  
356 Nates-Parra (2015) en la misma zona de estudio llegaron a la conclusión de que el porcentaje de frutos  
357 formados a partir de polinización cruzada manual y natural fue similar durante los 140 días de formación,  
358 mientras que con autopolinización espontánea y apomixis, más de la mitad de los frutos fueron abortados.  
359 Lo anterior da cuenta de la importancia de las poblaciones silvestres en frutales económicamente  
360 promisorios pese al poco manejo de los predios donde se encuentran.

361 En cuanto a los resultados del modelo realizado para la proporción de fructificación de las plantas,  
362 tanto la distancia como la proporción de visitantes florales, tuvieron efectos significativos sobre la  
363 cantidad de frutos desarrollados. Por un lado, se encontró una relación inversa entre la distancia y la  
364 proporción de frutos, de manera que a mayor distancia entre la planta y el borde de bosque menor fue la  
365 proporción de frutos desarrollados. Este resultado se ajustó con lo mostrado por varios autores sobre la  
366 disponibilidad de recursos naturales en relación con la distancia al parche natural más cercano (Steffan-  
367 Dewenter, I. y Tschardtke, T. 1999). Dicho efecto de la distancia fue resultado de la fragmentación del  
368 hábitat natural que finalmente resulta siendo el parche o hábitat fuente de donde provienen los insectos  
369 polinizadores. De manera puntual, la conectividad espacial de esos hábitats fuente se ve reducida con la

370 creación de espacios aislados para uso humano como los cultivos de arándanos en Estados Unidos o  
371 potreros destinados para actividades pecuarias en Boyacá, como lo es el caso de las parcelas donde se  
372 llevaron a cabo los muestreos de este estudio (Steffan-Dewenter, I. y Tschamtker, T. 1999; Jauker *et al.*  
373 2009; Grass *et al.* 2018). Posiblemente la condición voladora de los principales visitantes florales y  
374 polinizadores del agraz sea un factor susceptible a la pérdida de conectividad espacial entre parches  
375 naturales, pues estudios realizados con Mango (*Mangifera indica L.*) han concluido que grupos  
376 taxonómicos no voladores como las hormigas no se ven afectados en términos de abundancia en función  
377 del aumento en la distancia al hábitat natural (Carvalho *et al.* 2010).

378         Aparte del efecto de la distancia sobre la distribución de los recursos frutales, la proporción de  
379 visitas (efectividad) de los principales polinizadores fue otra variable tomada en cuenta, pues varios  
380 estudios han concluido que el mayor porcentaje de contribución a la polinización del agraz es dado por *B.*  
381 *hortulanus* gracias a que su comportamiento especializado para la extracción de polen de este tipo de  
382 plantas compensa su menor número de visitas en comparación con *A. mellifera*. Sin embargo, cuando el  
383 número de visitas de *B. hortulanus* es menor, el aporte estimado para la polinización se ve reducido  
384 notoriamente (Pinilla-Gallego y Nates-Parra 2015). Esto sugiere que una población de abejorros  
385 abundante puede contribuir ampliamente con la polinización de las plantas de *Vaccinium* (Mackenzie  
386 1997; Ratti *et al.* 2008; Pinilla-Gallego y Nates-Parra 2015). La gran mayoría de autores le atribuyen de  
387 manera teórica este resultado a la capacidad de polinización por zumbido de *Bombus*. Sin embargo, los  
388 mismos autores han demostrado la capacidad de *A. mellifera* para formar frutos incluso con una sola  
389 visita, lo que supone ser una estrategia de la planta para favorecer un gremio más diverso de visitantes  
390 florales, no sólo los abejorros (Real, L 1999). Valido *et al.* (2019) centraron su discusión en el  
391 comportamiento de toda la población de *A. mellifera* y no solamente en el comportamiento individual,  
392 llegando a concluir que la disminución en el establecimiento y tamaño de frutos y semillas se da porque  
393 las abejas melíferas tienden a promover la transferencia de polen propio e interespecífico, lo que explica  
394 entonces el efecto significativo de una mayor visita en proporción de *B. hortulanus* sobre el desarrollo de  
395 frutos del agraz. Estudios realizados alrededor de la polinización de otros frutales tropicales, incluso  
396 cultivados bajo cubierta como la fresa (*Fragaria x ananassa*), han demostrado que los frutos producto de  
397 la polinización mediada por *B. atratus* siempre fueron de mayor tamaño, peso y con un mayor número de  
398 achenios en contraste de los frutos producto de la autopolinización; de manera que los frutos producto de  
399 la polinización mediada por *Bombus* se ubicaron en la categoría 1 -tipo exportación-, mientras que los  
400 frutos producto de la polinización espontánea -autopolinización- se ubicaron en las categorías 2 y 3  
401 (Poveda *et al.* 2018; ICONTEC, 1997). Finalmente, “no solo es importante que un visitante sea buen  
402 polinizador en términos de una sola visita, sino que también debe brindar un número suficiente de visitas  
403 para que su aporte al servicio de polinización sea significativo” (Pinilla-Gallego y Nates-Parra 2015). La

404 falta de especificidad de *A. mellifera* al visitar las flores del agraz fue compensada con su alta frecuencia  
405 de visitas, razón por la cual generalmente son utilizadas en cultivos donde la densidad de otras abejas es  
406 baja, asegurando así una alta dominancia sobre la polinización del cultivo.

407 En cuanto la interacción entre la distancia y la proporción de polinizadores se encontró un efecto  
408 significativo sobre la proporción de fructificación, lo que significa que los efectos de un factor difieren  
409 entre las categorías del otro factor. Es decir, los efectos de la distancia sobre la proporción de  
410 fructificación difieren entre las categorías de la proporción de polinizadores, lo que demuestra que la  
411 proporción de fructificación de las plantas a una distancia específica cambió en función de la especie  
412 predominante de polinizador.

413

#### 414 **Conclusiones y recomendaciones**

415

416 La frecuencia de visitas de *A. mellifera* y *B. hortulanus* cambió de manera diferente en función de la  
417 distancia al remanente natural más cercano y del rango horario. A diferencia de *A. mellifera*, las visitas de  
418 *B. hortulanus* no varían en función de la distancia probablemente debido a que la especie no tiene la  
419 capacidad de formar rutas de vuelo con objetivos específicos cerca al bosque, ya que utiliza otra técnica de  
420 forrajeo óptimo como visitar las plantas de agraz más distantes y así evitar competir con *A. mellifera* por  
421 las plantas más cercanas. El cambio dado por la distancia sobre las visitas de *A. mellifera* fue resultado  
422 entonces de un mecanismo de forrajeo propio de la especie. La baja capacidad de resistencia de *B.*  
423 *hortulanus* frente a altas temperaturas y alta radiación solar, y la alta resistencia a bajas temperaturas y alta  
424 humedad, fue consecuente con el efecto significativo del cambio horario sobre la frecuencia de visitas de  
425 la misma especie. Siendo así, aunque las visitas de cada especie cambiaron en función de alguno de los  
426 factores fijos y se presume cierta equitatividad de las presiones sobre ambas especies polinizadoras, el  
427 efecto de ambos factores sobre la frecuencia de visitas de *B. hortulanus* fue causado por un proceso de  
428 desplazamiento o “spillover” de la abeja melífera sobre los demás polinizadores. La interacción entre los  
429 factores sugiere que el acaparamiento de recursos cerca al bosque por parte de *A. mellifera* no es continuo  
430 a lo largo de todo el día, probablemente solo durante los periodos de exposición solar más intensos, por lo  
431 cual es necesario considerar incluir nuevos factores posibles causantes de variación en próximas  
432 investigaciones con el fin de profundizar en la determinación de la respectiva variabilidad de los  
433 desempeños de los polinizadores estudiados. Además, de acuerdo con los resultados probablemente las  
434 abejas melíferas y los abejorros prefieran o tengan mayor interés por recursos florales de alta calidad  
435 (producción de néctar y polen) que por recursos florales abundantes. Es necesario realizar investigaciones  
436 experimentales alrededor de la preferencia floral de las abejas con el fin de concluir con mayor precisión  
437 el grado de significancia de la abundancia del recurso floral sobre la efectividad de los visitantes.

438 Finalmente, es necesario realizar este tipo de investigaciones sobre otras plantas económicamente  
439 promisorias con el fin de averiguar sobre estrechas relaciones entre polinizadores y plantas nativas. Sin  
440 duda, conocer sobre la agro-biodiversidad asociada a los recursos alimenticios silvestres es una necesidad  
441 para la población humana actual y los trabajos realizados alrededor de las redes entre plantas alimenticias  
442 y polinizadores son un ejemplo de la relación entre la biodiversidad y el bienestar humano.

443

444

#### 445 **Agradecimientos**

446

447 A la Pontificia Universidad Javeriana, a la profesora Ángela Amarillo Suárez, a los integrantes del  
448 semillero de investigación ‘Entomoceno’ del Laboratorio de Ecología evolutiva (Facultad de Estudios  
449 Ambientales y Rurales-PUJ), a los asistentes de campo Juan David Silva, Francisco Villazón, Mariana  
450 Camacho, Gabriel Rico y Sebastián Cortes, a las dueñas de los predios doña Sandra y doña Teresa, y a su  
451 sobrino Edwin, a mis padres, a los habitantes de Ráquira, Boyacá, a los evaluadores de este trabajo y en  
452 general a todos los que hicieron posible la realización de este proyecto, muchas gracias.

453

454

#### 455 **Literatura citada**

456

- 457 • ALDANA, J.; CURE, J. R.; ALMANZA, M. T.; VECIL, D.; RODRIGUEZ, D. 2007. Efecto de  
458 *Bombus atratus* (Hymenoptera: Apidae) sobre la productividad de tomate (*Lycopersicon esculentum*  
459 Mill.) bajo invernadero en la Sabana de Bogotá, Colombia. *Agronomía Colombiana* 25(1): 62-72.
- 460 • AMDAM, G. V.; FENNERN, E.; BAKER, N.; RASCÓN, B. 2010. Honeybee Associative Learning  
461 Performance and Metabolic Stress Resilience Are Positively Associated. *PLOS ONE*, 5(3): e9740.
- 462 • BENJAMIN, F. E.; WINFREE, R. 2014. Lack of pollinators limits fruit production in commercial  
463 blueberry (*Vaccinium corymbosum*). *Environmental entomology*. Vol. 43, no. 6.
- 464 • CARVALHEIRO, L. G.; SEYMOUR, C. L.; VELDTMAN, R.; & NICOLSON, S. W.  
465 2010. Pollination services decline with distance from natural habitat even in biodiversity-rich areas.  
466 *Journal of Applied Ecology* 47(4): 810–820.
- 467 • CASTAÑEDA MURCIA, H. A. 2015. Historia natural del abejorro nativo *Bombus rubicundus* Smith  
468 1954 (Hymenoptera: Apoidea: Apiformes: Apidae), una herramienta didáctica en la educación  
469 ambiental escolar para el páramo de Cruz Verde Cundinamarca, Colombia. Tesis inédita. Universidad  
470 Militar Nueva Granada.

- 471 • CHAMORRO, F. J.; NATES-PARRA, G. 2015. Biología floral y reproductiva de *Vaccinium*  
472 meridionale (Ericaceae) en los Andes orientales de Colombia. *Revista Biología Tropical* Vol. 63 (4):  
473 1197-1212.
- 474 • COBA SANTAMARÍA, P.; CORONEL, D.; VERGUGO, K.; PAREDES, M. F.; YUGSI, E.;  
475 HUANCHI, L. 2012. Estudio etnobotánico del mortiño (*Vaccinium floribundum*) como alimento  
476 ancestral y potencial alimento funcional. *La Granja, revista de ciencias de la vida* 16(2): 5-13.
- 477 • EGUIARTE, L.; DEL RIO, C. M.; ARITA, H. 1987. El Nectar y el Polen como Recursos: El Papel  
478 Ecológico de los Visitantes a las Flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K.) Dugand. *Biotropica*  
479 19(1): 74.
- 480 • EHRLICH, P. R. (ed.) 2002. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification.  
481 PNAS, Stanford University, Stanford, CA, Vol. 99.
- 482 • GALEANO CORREDOR, A. 2007. Estado actual y retos de la agroecología en el contexto de la  
483 política agraria colombiana. Congreso científico latinoamericano de Suramérica. Rionegro, Antioquia,  
484 13-15 agosto 2017. Corporación Ecofondo.
- 485 • GALLAI, N.; SALLES, J.; SETTELE, J.; VAISSIÈRE, B. E. 2008. Economic valuation of the  
486 vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics* 68: 810-  
487 821.
- 488 • GIRVAN, M.; NEWMAN, M. E. J. 2002. Community structure in social and biological networks.  
489 *Proceedings of the National Academy of Science* 99(12): 7821–7826.
- 490 • GOULSON, D.; LEPAIS, O.; O’CONNOR, S.; OSBORNE, J. L.; SANDERSON, R. A.; CUSSANS,  
491 J.; DARVILL, B. 2010. Effects of land use at a landscape scale on bumblebee nest density and  
492 survival. *Journal of Applied Ecology* 47(6): 1207–1215.
- 493 • GRASS, I., JAUKER, B.; STEFFAN-DEWENTER, I.; TSCHARNTKE, T.; JAUKER, F. 2018. Past  
494 and potential future effects of habitat fragmentation on structure and stability of plant–pollinator and  
495 host–parasitoid networks. *Nature Ecology & Evolution*, 2(9): 1408–1417.
- 496 • HAGEN, M.; KISSLING, W. D.; RASMUSSEN, C.; DE AGUIAR, M. A. M.; BROWN, L. E.;  
497 CARSTENSEN, D. W.; ALVES-DOS-SANTOS, I.; DUPONT, Y. L.; EDWARDS, F. K.; GENINI, J.;  
498 GUIMARAES, P. R.; JENKINS, G. B.; JORDANO, P.; KAISER-BUNBURY, C. N.; LEDGER, M.  
499 E.; MAIA, K. P.; DARCIE MARQUITTI, F. M.; MCLAUGHLIN, O.; MORELLATO, L. P.;  
500 O’GORMAN, E. J.; TROJESGAARS, K.; TYLIANAKIS, J. M.; VIDAL, M. M.; WOODWARD, G.;  
501 OLESEN, J. M. 2012. Biodiversity, Species Interactions, and Ecological Networks in a Fragmented  
502 World. *Global Change in Multispecies Systems Part 1*: 89–210.

- 503 • HAINES-YOUNG, R.; POTSCHIN, M. 2010. The links between biodiversity, ecosystem services and  
504 human well-being. En: Raffaelli, D.; Frid, C. (eds). *Ecosystem Ecology: a new synthesis*. BES  
505 Ecological Reviews Series, CUP, Cambridge.
- 506 • HORN, J.; BECHER, M. A.; KENNEDY, P. J.; OSBORNE, J. L.; GRIMM, V. 2015. Multiple  
507 stressors: using the honeybee model BEEHAVE to explore how spatial and temporal forage stress  
508 affects colony resilience. *Oikos* 125(7): 1001–1016.
- 509 • HUNG K-LJ.; KINGSTON, J. M.; LEE, A.; HOLWAY, D. A.; KOHN, J. R. 2019. Non-native honey  
510 bees disproportionately dominate the most abundant floral resources in a biodiversity hotspot. *Proc. R.  
511 Soc. B* 286: 20182901. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2018.2901>.
- 512 • ICONTEC (1997) *Norma Técnica colombiana NTC 4103*. Disponible en:  
513 <https://es.calameo.com/read/004339121cb3d29d9e010>, (consultado: 02-05-2019).
- 514 • INSTITUTO MAYOR CAMPESINO y RED COLOMBIANA DE AGRICULTURA BIOLÓGICA.  
515 2014. *La Agroecología en Colombia: Bondades, Retos y Perspectivas*. Disponible en:  
516 <https://cpalsocial.org//documentos/308.pdf> (Consultado el 02-05-2019).
- 517 • JACKSON, L. E.; PASCUAL, U.; HODGKIN, T. 2007. Utilizing and conserving agrobiodiversity in  
518 agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems, and Environment* 121: 196-210.
- 519 • JAUKER, F., DIEKÖTTER, T.; SCHWARZBACH, F.; WOLTERS, V. 2009. Pollinator dispersal in  
520 an agricultural matrix: opposing responses of wild bees and hoverflies to landscape structure and  
521 distance from main habitat. *Landscape Ecology* 24(4): 547–555.
- 522 • JAVOREK, S. K.; MACKENZIE, K. E.; VANDER KLOET, S. P. 2002. Comparative Pollination  
523 Effectiveness Among Bees (Hymenoptera: Apoidea) on Lowbush Blueberry (Ericaceae: *Vaccinium  
524 angustifolium*). *Annals of the Entomological Society of America*, 95(3): 345–351.
- 525 • KAISER-BUNBURY, C. N.; MOUGAL, J.; WHITTINGTON, A. E.; VALENTIN, T.; GABRIEL, R.;  
526 OLESEN, J. M.; BLÜTHGEN, N. 2017. Ecosystem restoration strengthens pollination network  
527 resilience and function. *Nature* 542(7640): 223–227.
- 528 • KREMEN, C.; WILLIAMS, N. M.; THORP, R. W. 2002. Crop pollination from native bees at risk  
529 from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99(26): 16812–  
530 16816.
- 531 • LAMBIN, E. F.; TURNER, B. L.; GEIST, H. J.; AGBOLA, S. B.; ANGELSEN, A.; BRUCE, J. W.;  
532 COOMES, O. T.; DIRZO, R.; FISCHER, G.; FOLKE, K.; GEORGE, P. S.; HOMEWOOD, K.;  
533 IMBERNON, J.; LEEMANS, R.; LI, X.; MORAN, E. F.; MORTIMORE, M.; RAMAKRISHNAN, P.  
534 S.; RICHARDS, J. F.; SKANES, H.; STEFFEN, W.; STONE, G. D.; SVEDIN, U.; VELDKAMP, T.  
535 A.; VOGEL, C.; XU, J. 2001. The causes of land-use and land-cover change: moving beyond the  
536 myths. *Global Environmental Change* 11: 261–269.



- 537 • LIGARRETO G. A. (ed.) 2009. Perspectivas del cultivo de agraz o mortiño (*Vaccinium meridionale*  
538 Swartz) en la zona altoandina de Colombia. Universidad Nacional de Colombia. Gente nueva editorial.
- 539 • MACKENZIE, K. E. 1997. Pollination requirement of three highbush blueberry (*Vaccinium*  
540 *corymbosum* L.) cultivars. Journal of American Society for Horticulture Science 122(6).
- 541 • MAGRACH, A.; GONZALES-VARO, J. P.; BOIFFIER, M.; VILÀ, M.; BARTOMEUS, I. 2017.  
542 Honeybee spillover reshuffles pollinator diets and affects plant reproductive success. Nature Ecology  
543 and Evolution. 1(9): 1299-1307.
- 544 • MCGREGOR, S. E. 1976. Insect Pollination Of Cultivated Crop Plants, UDSA. Disponible en:  
545 file:///E:/Jason/book/econ.html (Consultado: 02-05-2019).
- 546 • NATES-PARRA GUIOMAR. (ed.) 2016. Iniciativa Colombiana de Polinizadores - Abejas - icpa.  
547 Bogotá, D. C. Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia. 364 pp.
- 548 • NE'EMAN, G.; JÜRGENS, A.; NEWSTROM-LLOYD, L.; POTTS, S. G. 2010. A framework for  
549 comparing pollinator performance: effectiveness and efficiency. Biological reviews. 85: 435–451.
- 550 • OLESEN, J. M.; JORDANO, P. 2002. Geographic patterns in plant–pollinator mutualistic networks.  
551 Ecology 83(9): 2416–2424.
- 552 • OSBORNE, J. L.; CLARK, S. J.; MORRIS, R. D.; WILLIAMS, I. H.; RILEY, J. R.; SMITH, A. D.;  
553 REYNOLDS, D. R.; EDWARDS, A. S. 1999. A landscape-scale study of bumble bee foraging range  
554 and constancy, using harmonic radar. Journal of Applied Ecology. 36: 519-533.
- 555 • PINILLA-GALLEGO, M.; NATES-PARRA, G. 2015. Visitantes florales y polinizadores en  
556 poblaciones silvestres de agraz (*Vaccinium meridionale*) del bosque andino colombiano. Revista  
557 Colombiana de Entomología 41 (1): 112.119.
- 558 • POTTS, S. G.; IMPERATRIZ-FONSECA, V.; NGO, H. T.; AIZEN, M. A.; BIESMEIJER, J. C.;  
559 BREEZE, T. D. 2016. Safeguarding pollinators and their values to human well-being. Nature 540:  
560 220–229.
- 561 • POVEDA CORONEL, C. A.; RIAÑO JIMENEZ, D.; AGUILAR BENAVIDES, L.; CURE, J. R.  
562 2018. Eficiencia de polinización de colonias huérfanas de *Bombus atratus* (Hymenoptera: Apidae) en  
563 fresa (*Fragaria x ananassa*) bajo cubierta. Acta biol. Colomb 23(1):73-79.
- 564 • RATTI, C. M.; HIGO, H. A.; GRISWOLD, T. L.; WINSTON, M. L. 2008. Bumblebees influence  
565 berry size in commercial *Vaccinium* spp. cultivation in Brithis Columbia. The Canadian entomologist  
566 140: 348-363.
- 567 • REAL, L. 1999. Pollination biology. Raleigh, North Carolina: Academic Press, Inc.

- 568 • RUBIO FERNÁNDEZ, D. 2012. Disponibilidad, uso y preferencia por los recursos florales en una  
 569 comunidad de abejorros (*Hymenoptera: Apidae: Bombus*) en el páramo de Chingaza. Tesis biólogo.  
 570 Universidad Nacional de Colombia.
- 571 • SÁNCHEZ-BAYO, F.; WYCHHUIS, K. A. G. 2019. Worldwide decline of the entomofauna: A  
 572 review of its drivers. *Biological Conservation* 232: 8–27.
- 573 • STEFFAN-DEWENTER, I., TSCHARNTKE, T. 1999. Effects of habitat isolation on pollinator  
 574 communities and seed set. *Oecologia* 121(3): 432–440.
- 575 • VALIDO, A.; RODRÍGUEZ-RODRÍGUEZ, M. C.; JORDANO, P. 2019. Honeybees disrupt the  
 576 structure and functionality of plant pollinator networks. *Scientific reports*. 9: 4711.
- 577 • VANBERGEN, A. J.; ESPÍNDOLA, A.; AIZEN, M. A. 2017. Risks to pollinators and pollination  
 578 from invasive alien species. *Nature Ecology & Evolution* 2(1): 16–25.

579

580

581 **Tablas**

582

583 **Tabla 1.** GLM del efecto de la distancia al bosque y del rango horario sobre la frecuencia de visitas de *A.*  
 584 *mellifera* y *B. hortulanus* en plantas de agraz silvestre. En todos los casos, los días se anidaron entre las  
 585 parcelas y las parcelas entre cada factor. El nivel de significancia se representa con asteriscos (\*).

Especie	Fuente de variación	gl	valor z	Pr ( > z )
<i>Apis mellifera</i>	(Intercepto)	15	16,106	< 2e-16 ***
	Rango Horario	3	-0,590	0,555240
	Distancia	3	-3,477	0,000508 ***
	Flores (cov)	11	-1,231	0,218433
	Interacción Rango horario x distancia	719	3,962	7,43e-05 ***
<i>Bombus hortulanus</i>	(Intercepto)	15	-0,739	0,460102
	Rango Horario	3	-3,408	0,000654 ***
	Distancia	3	0,242	0,808744

Flores (cov) 11 0,785 0.432529

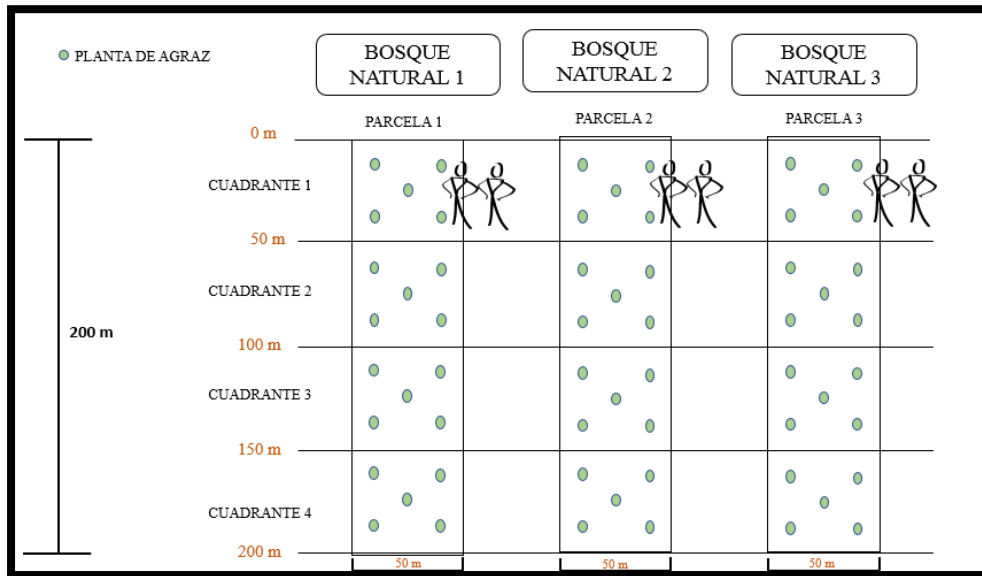
586  
587  
588  
589  
590

**Tabla 2.** GLM del efecto de la distancia al bosque y de la proporción de polinizadores entre *A. mellifera* y *B. hortulanus* sobre la proporción de fructificación del agraz silvestre. El nivel de significancia se representa con asteriscos (\*).

Fuente de variación	gl	valor t	Pr(> t )
(Intercepto)	6	23,596	< 2e-16 ***
Distancia	3	6,268	6,31e-10 ***
Proporción de polinizadores	2	-4,407	1,21e-05 ***
Interacción Distancia x Proporción de polinizadores	719	-3,617	0,000319 ***

591  
592  
593  
594

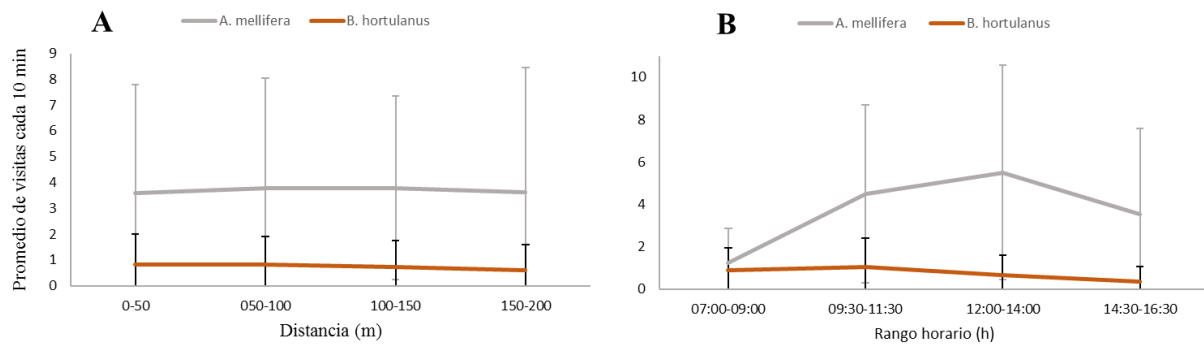
**Figuras**



595  
596

**Fig 1.** Diseño experimental.

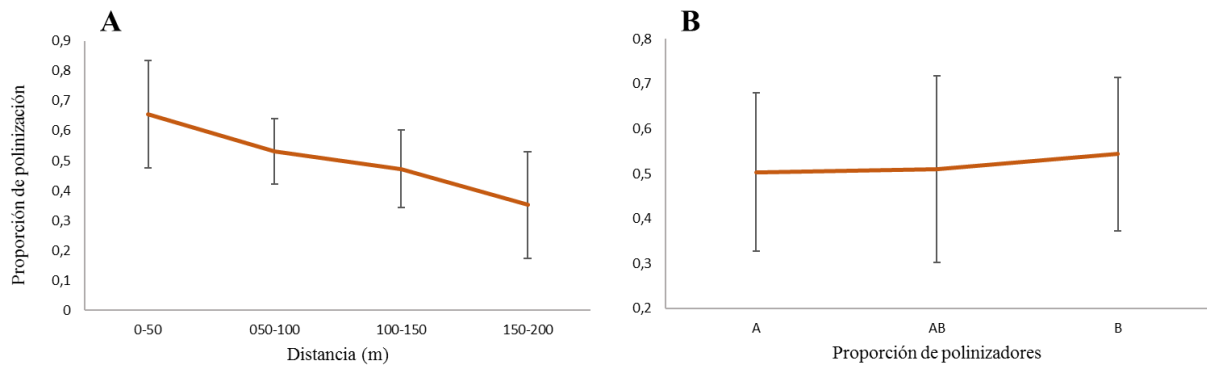
597



598

599 **Figura 2.** Promedio de visitas de *A. mellifera* y *B. hortulanus* en plantas silvestres de Agraz (*Vaccinium*  
600 *meridionale*). **A.** Distancia. **B.** Rango horario.

601



602

603 **Figura 3.** Proporción de fructificación de las plantas de Agraz (*Vaccinium meridionale*) en función de la  
604 especie predominante de polinizador. **A.** Distancia. **B.** Proporción de polinizadores (*A. mellifera* y *B.*  
605 *hortulanus*); A: predomina *A. mellifera*, AB: equidad de visitas entre ambas especies, B: predomina *B.*  
606 *hortulanus*.