



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

**Evaluación del abejorro *Bombus atratus*  
Franklin (Hymenoptera: Apidae) como  
polinizador en fresa (*Fragaria x ananassa*  
Duch. 'Camarosa') bajo invernadero**

**María Mercedes Pérez Trujillo**

Universidad Nacional de Colombia  
Facultad de Ciencias Agrarias  
Escuela de Posgrado  
Bogotá, Colombia  
2014



# **Evaluación del abejorro *Bombus atratus* Franklin (Hymenoptera: Apidae) como polinizador en fresa (*Fragaria x ananassa* Duch. ‘Camarosa’) bajo invernadero**

**María Mercedes Pérez Trujillo**

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

**Magister en Ciencias Agrarias énfasis Entomología**

Director:

Ph.D. José Ricardo Cure Hakim - Universidad Militar Nueva Granada

Codirector:

MSc. Edison Torrado León - Universidad Nacional de Colombia

Grupo de Investigación:

Ecología y Biodiversidad de Abejas Silvestres – Universidad Militar Nueva Granada

Universidad Nacional de Colombia  
Facultad de Ciencias Agrarias – Escuela de Posgrado  
Bogotá, Colombia

2014



*A mi hija Mariana*



## **Agradecimientos**

A los grupos de investigación en Biodiversidad y Ecología de Abejas Silvestres y en Agrobiología de Especies Vegetales de Clima Frío, de la Universidad Militar Nueva Granada, por su soporte científico, logístico y financiero.

A mis padres Mary y Donaldo, a mi esposo Mauricio y a mi hija Mariana, quienes con su amor y apoyo incondicional son el soporte y el motor de mi vida.

Al Doctor Cure por sus orientaciones durante la investigación, por ser mi maestro, mi tutor, mi amigo y porque a pesar de todo siempre creyó en mí y me estimuló permanentemente para que culminara esta etapa de mi carrera.





## Resumen

El propósito de la investigación fue establecer si el abejorro nativo *Bombus atratus* es un polinizador eficiente para el cultivo de fresa 'Camarosa' bajo invernadero con cubierta plástica en la Sabana de Bogotá (Colombia). Inicialmente se realizó una descripción morfológica de inflorescencias, flores y frutos; se determinó la oferta floral, la duración de etapas de la flor y se estimó la oferta de néctar, cantidad y viabilidad de polen y la receptividad estigmática. Posteriormente, con la introducción de una colonia al cultivo, se describió el comportamiento de forrajeo de *B. atratus* en su visita a las flores de fresa y se determinó la presencia de polen adherido a su cuerpo. Se evaluó el efecto de las visitas de los abejorros a las flores sobre el peso, calibre, longitud, número de achenios, forma y tasa de polinización en los frutos obtenidos, en comparación con aquellos originados a partir de flores aisladas en bolsas de velo fino (tratamiento de autopolinización) y de flores expuestas pero sin visitas de insectos (tratamiento de autopolinización + polinización cruzada por el viento). La arquitectura de las inflorescencias fue muy variable en su ramificación y número de flores, reconociendo 27 morfotipos y predominando aquellas con 3, 5, 6 y 8 flores. Según la jerarquía floral, determinada por el orden de apertura de las flores dentro de las inflorescencias, varió el número de pistilos, anteras, el tamaño de los frutos (peso, longitud, calibre) y el número de achenios, siendo superiores en las tres primeras (I, II y III). Desde botón floral hasta la cosecha del fruto transcurrieron  $46.9 \pm 5.4$  días; el periodo de floración desde botón hasta la senescencia de la flor fue de  $14.3 \pm 2.6$  días, y la flor permaneció abierta y expuesta a la visita de los polinizadores por  $5.9 \pm 1.5$  días. La oferta floral diaria en el cultivo fue continua, manteniéndose alrededor de  $5.03 \pm 1.9$  flores abiertas por planta. Se reconocieron 5 estados para las flores abiertas, determinados por la apertura de pétalos y sépalos y por la coloración y dehiscencia de las anteras. La oferta de néctar, la cantidad y viabilidad del polen y la receptividad estigmática varió entre los diferentes estados de la flor abierta y, en algunos casos, durante el día en relación a la temperatura ambiental y la humedad. *B. atratus* visitó las flores en búsqueda de néctar y lo hizo justo en el estado de la flor de mayor oferta del mismo, mayor cantidad de polen viable y buena receptividad estigmática. La duración de su visita fue en promedio de  $5.2 \pm 3.09$  s/flor; prefirió visitar las flores de las posiciones I a IV; y la mayor actividad de forrajeo se registró entre las 11:00 am y las 2:00 pm. Se comprobó que los granos de polen de fresa quedaron adheridos al cuerpo de los abejorros en sus visitas a la flor. Aunque ocurrió la obtención de frutos mediante la autopolinización y la polinización cruzada asistida por el viento sin la presencia de insectos, el impacto de *B. atratus* como polinizador se evidenció principalmente en los frutos provenientes de flores de posición I, siendo las que presentaron los mayores requerimientos de polinización, las más abundantes en el cultivo y las que produjeron los frutos con las mejores características de tamaño para el mercado. En este

tipo de flores, la autopolinización fue responsable del 85% del cuajamiento de los aquenios, que sumada a la polinización cruzada derivada principalmente de la visita de los abejorros, alcanzó el 94%. *B. atratus* ocasionó que estos frutos fueran 20% más pesados, 26% más largos y con un 17% más de aquenios. Aumentó en un 6 y 7% el porcentaje de los frutos clasificados en la categoría comercial de mayor peso, en comparación a lo obtenido en los tratamientos de flores embolsadas (autopolinización) y libremente expuestas (autopolinización + polinización cruzada por el viento). Disminuyó en un 9% el aborto floral en las flores de las posiciones I a VI. Aunque el porcentaje de fruta con deformación apical causada por polinización deficiente fue similar en todos los tratamientos (26-30%), *B. atratus* si mejoró notablemente la apariencia de los frutos obtenidos ya que el 29% de éstos mostraron un ensanchamiento apical con la presencia de aquenios bien formados, lo cual no se presentó en ninguno de los frutos de los otros tratamientos. Sin embargo, *B. atratus* mostró una muy baja preferencia por las flores de 'Camarosa', en un escenario con abundancia de otros recursos florales en las zonas aledañas al cultivo y sin restricciones físicas que impidieran su salida del invernadero alcanzando tan solo un máximo de 6.3 flores visitadas/h, ya que la mayoría de las obreras prefirieron desplazarse hacia otros cultivos dentro o fuera del invernadero.

**Palabras clave:** *Bombus atratus*, polinización, fresa, Camarosa, invernadero

## Abstract

The main purpose of this research was to establish if native bumblebee *Bombus atratus* could be an efficient pollinator for strawberry 'Camarosa' on plastic greenhouse in the Bogota plateau (Colombia). At the beginning, there was a morphological description of inflorescences, flowers and fruits, there was determined floral supply, stages duration and the estimated flower nectar supply, the amount and the viability of pollen and the stigmatic receptivity. Subsequently, with the introduction of a bumblebee colony the foraging behavior of *B. atratus* visiting strawberry flowers was described and the presence of pollen attached to its body was determined. The effect of the bumblebees visits to flowers was measured through the weight, size, length, number of achenes, shape and pollination rate in fruits which were originated from isolated flowers indoor of veil bags (self-pollination treatment), exposed flowers but without insects (self + cross pollination by wind) and visited flowers by *B. atratus* (self + cross pollination by wind and by bumblebees). Inflorescence architecture was very variable in their branching and number of flowers, recognizing 27 morphotypes; those with 3, 5, 6 and 8 flowers were the most common. According to the floral hierarchy, determined by the flowers opening order, the number of pistils, anthers, the fruit size (weight, length, size) and number of achenes varied, being higher in the first three floral positions (I, II and III). Time from bud to fruit harvest was  $46.9 \pm 5.4$  days, the flowering period from bud until flower senescence was  $14.3 \pm 2.6$  days, and the flower remained opened and exposed to the visits of pollinators by  $5.9 \pm 1.5$  days. The floral offer daily was continuous during crop period ( $5.03 \pm 1.9$  opened flowers per plant). Five stages where

recognized in opened flowers and they were determined by the opening of petals and sepals and the coloring and the dehiscence of anthers. The nectar supply, the amount and viability of pollen and stigmatic receptivity varied between the different stages of the opened flower and, in some cases, during day related to temperature and relative humidity. *B. atratus* visited flowers for nectar just when the flowers got the highest supply of it and they got enough viable pollen and a good stigmatic receptivity. The duration of *B. atratus* visit was  $5.2 \pm 3.09$  s/flower average, they preferred the flowers of the positions I to IV, and it increased its foraging activity between 11:00 am and 2:00 pm. It was found that the strawberry pollen grains were attached to the body of bumblebees on their visits to the flowers. Although fruits were obtained through self-pollination and cross-pollination by wind without insect presence, the impact of *B. atratus* was evidenced mainly in fruits from flowers of the position I and they have the highest pollination requirements, they are the most abundant and they produce fruits with the best size features for the market. In this type of flowers, self-pollination caused 85% of the achenes setting, which, added to cross pollination mainly caused by bumblebees, reached 94%. *B. atratus* caused these fruits were 20% heavier, 26% longer and they got a 17% more of achenes number. Also, *B. atratus* increased by 6 and 7, respectively, the percentage of fruit in the commercial category of greatest weight compared to those obtained in the treatment of bagged flowers (self-pollination) and exposed flowers (self + cross pollination by wind). *B. atratus* caused the floral abortion decreased by 9% in flower positions I to VI. Although the percentage of fruit with apical deformation caused by poor pollination was similar in all treatments (26-30%), *B. atratus* greatly improved the fruit appearance because 29% of these, showed an apical enlargement with the presence of well-formed achenes, which did not appear in any fruit of the other treatments. However, *B. atratus* showed a very low preference for 'Camarosa' flowers, in a scene with plenty of other floral resources in the areas surrounding the cultivation and without physical constraints that impede they move to other crops inside or outside the greenhouse and the bees only reach a maximum of 6.3 visited flowers/h.

**Keywords:** *Bombus atratus*, pollination, strawberry, Camarosa, greenhouse.



# Contenido

	Pág.
<b>Resumen .....</b>	<b>IX</b>
<b>Lista de figuras.....</b>	<b>XV</b>
<b>Lista de cuadros .....</b>	<b>XIX</b>
<b>Introducción .....</b>	<b>1</b>
<b>1. Marco teórico.....</b>	<b>7</b>
1.1 Polinización de plantas por abejas .....	7
1.2 Biología de los abejorros <i>Bombus</i> .....	8
1.3 Biología floral y polinización en fresa .....	10
<b>2. Metodología.....</b>	<b>17</b>
2.1 Localización y descripción del área de estudio .....	17
2.2 Descripción morfológica de inflorescencias, flores y frutos .....	18
2.2.1 Morfología y desarrollo de las inflorescencias.....	19
2.2.2 Número de estambres y pistilos .....	19
2.2.3 Características de los frutos en relación a su posición en la inflorescencia ....	19
2.2.4 Relación entre el peso de los frutos y el número de aquenios .....	19
2.3 Fenología de la floración y fructificación .....	20
2.3.1 Duración de los estados de la flor y el fruto .....	23
2.3.2 Madurez y receptividad de los estigmas.....	24
2.4 Oferta de recursos florales para insectos polinizadores .....	25
2.4.1 Disponibilidad y viabilidad del polen .....	25
2.4.2 Disponibilidad de néctar .....	26
2.4.3 Oferta floral en el cultivo de fresa .....	27
2.5 Cría y seguimiento del desarrollo de la colonia de <i>B. atratus</i> .....	29
2.6 Comportamiento de forrajeo de la colonia de <i>B. atratus</i> en el cultivo de fresa .....	33
2.6.1 Salidas y entradas de las obreras al nido .....	33
2.6.2 Comportamiento de las obreras en su visita a las flores de fresa .....	33
2.6.3 Reconocimiento y cuantificación del polen adherido al cuerpo de obreras que visitaron flores de fresa .....	34
2.6.4 Cantidad de flores de fresa visitadas por las obreras en sus viajes de forrajeo.....	34
2.7 Efecto de las visitas de <i>B. atratus</i> a las flores de fresa sobre las características de los frutos.....	35

<b>3. Resultados</b> .....	<b>39</b>
3.1 Descripción morfológica de inflorescencias, flores y frutos .....	39
3.1.1 Morfología y desarrollo de las inflorescencias .....	39
3.1.2 Número de estambres y pistilos .....	43
3.1.3 Características de los frutos con relación a su posición en la jerarquía floral .	45
3.1.4 Relación entre el peso de los frutos y el número de achenios .....	48
3.2 Fenología de la floración y fructificación.....	49
3.2.1 Duración de los estados de la flor y el fruto .....	49
3.2.2 Madurez de los estigmas .....	50
3.2.3 Receptividad de los estigmas .....	52
3.3 Oferta de recursos florales para insectos polinizadores.....	56
3.3.1 Disponibilidad de polen .....	56
3.3.2 Viabilidad del polen .....	59
3.3.3 Disponibilidad del néctar .....	62
3.3.4 Oferta floral en el cultivo.....	65
3.4. Comportamiento de forrajeo de <i>B. atratus</i> en el cultivo de fresa.....	66
3.4.1. Salidas y entradas de las obreras al nido .....	66
3.4.2. Reconocimiento y cuantificación del polen adherido al cuerpo de obreras que visitaron flores de fresa.....	69
3.4.3. Comportamiento de las obreras en su visita a las flores de fresa .....	70
3.4.4. Cantidad de flores de fresa visitadas por las obreras en sus viajes de forrajeo	74
3.5. Efecto de las visitas de <i>B. atratus</i> a las flores de fresa sobre las características de los frutos producidos.....	75
<b>4. Discusión</b> .....	<b>85</b>
4.1. Sobre la arquitectura de las inflorescencias y las características morfológicas de las flores	85
4.2. Sobre la oferta de recursos en las flores y su relación con el comportamiento de <i>B. atratus</i>	86
4.3. Sobre los diferentes escenarios de polinización evaluados.....	90
4.4. Sobre las características de los frutos obtenidos bajo los diferentes tratamientos de polinización.....	91
4.5. Sobre la actividad de forrajeo de <i>B. atratus</i> en el cultivo de fresa .....	94
<b>5. Conclusiones y recomendaciones</b> .....	<b>99</b>
<b>A. Anexo: Ingredientes para la preparación del medio Brewbaker-Kwack utilizado para la prueba de germinación del polen de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> ‘Camarosa’</b> .....	<b>103</b>
<b>B. Anexo: Patrones de inflorescencias encontrados en fresa <i>Fragaria x ananassa</i> ‘Camarosa’ cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia)</b> .....	<b>105</b>
<b>C. Anexo: Algunos morfotipos de granos de polen adheridos al cuerpo de obreras de <i>Bombus atratus</i> colectadas visitando flores de fresa (<i>Fragaria x ananassa</i> ‘Camarosa’) en un cultivo bajo invernadero en Cajicá (C/marca, Colombia)</b> .....	<b>112</b>
<b>Bibliografía</b> .....	<b>113</b>

## Lista de figuras

	<b>Pág.</b>
<b>Figura 2-1:</b> Fotografía del área de estudio.....	17
<b>Figura 2-2:</b> Flor de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa', en estado de botón.....	20
<b>Figura 2-3:</b> Flor abierta (FA) en fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa'.....	21
<b>Figura 2-4:</b> Flor de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa', completamente abierta (FCA). ....	21
<b>Figura 2-5:</b> Flor de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa', completamente abierta con anteras iniciando oxidación (FCA AIOx).....	22
<b>Figura 2-6:</b> Flor de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa', completamente abierta con anteras oxidadas (FCA AOX).....	22
<b>Figura 2-7:</b> Flor de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa', completamente abierta con anteras totalmente oxidadas (FCA ATOx). ....	22
<b>Figura 2-8:</b> Fruto de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa' en diferentes estados.....	23
<b>Figura 2-9:</b> Grados de madurez de los estigmas de las flores de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa'. ....	24
<b>Figura 2-10:</b> Niveles de néctar en las flores de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa', según la apariencia de los nectarios.....	28
<b>Figura 2-11:</b> Ubicación de la colonia de <i>Bombus atratus</i> introducida en el cultivo de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa' bajo invernadero. ....	31
<b>Figura 2-12:</b> Interior de la colonia de <i>Bombus atratus</i> introducida en el cultivo de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa' a los 143 días después del inicio de la cría ....	31
<b>Figura 2-13:</b> Inflorescencia de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa' excluida de la visita de insectos polinizadores mediante una bolsa elaborada con velo blanco tipo muselina.. ....	36
<b>Figura 3-1 :</b> Patrones de inflorescencias más comunes encontrados en plantas de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa' .....	39
<b>Figura 3-2 :</b> Patrón de ramificación más completo encontrado en plantas de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa' .....	41
<b>Figura 3-3 :</b> Secuencia de la ramificación y elongación de los ejes de las inflorescencias en fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa' . ....	42
<b>Figura 3-4:</b> Aborto floral o ausencia del desarrollo del fruto en fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa' . ....	43
<b>Figura 3-5 :</b> Número promedio de estambres por flor, según la jerarquía floral dentro de las inflorescencias de la fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa' .....	44
<b>Figura 3-6:</b> Número promedio de pistilos por flor, según la jerarquía floral dentro de las inflorescencias de la fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa' .....	45

<b>Figura 3-7:</b>	Peso promedio del fruto con relación a la jerarquía floral dentro de las inflorescencias en fresa <i>Fragaria x ananassa</i> ‘Camarosa’ .....	46
<b>Figura 3-8:</b>	Longitud promedio del fruto, según la jerarquía floral dentro de las inflorescencias en fresa <i>Fragaria x ananassa</i> ‘Camarosa’ .....	46
<b>Figura 3-9 :</b>	Calibre promedio del fruto, según la jerarquía floral dentro de las inflorescencias en fresa <i>Fragaria x ananassa</i> ‘Camarosa’ .....	47
<b>Figura 3-10:</b>	Número promedio de achenios por fruto, según la jerarquía floral dentro de las inflorescencias en fresa <i>Fragaria x ananassa</i> ‘Camarosa’ .....	48
<b>Figura 3-11:</b>	Relación entre el número de achenios (NAQ) y el peso fresco del fruto (PF) en fresa <i>Fragaria x ananassa</i> ‘Camarosa’ .....	49
<b>Figura 3-11:</b>	Grado de madurez de los estigmas ubicados en la parte apical y media-basal del receptáculo, de acuerdo al estado de la flor de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> ‘Camarosa’ .....	52
<b>Figura 3-13:</b>	Receptividad de los estigmas mediales/basales en flores de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> ‘Camarosa’ .....	53
<b>Figura 3-14:</b>	Receptividad de los estigmas apicales en flores de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> ‘Camarosa’ .....	54
<b>Figura 3-15:</b>	Receptividad de los estigmas ubicados en la región media-basal del receptáculo en flores de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> ‘Camarosa’ .....	55
<b>Figura 3-16:</b>	Receptividad de los estigmas apicales en flores de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> ‘Camarosa’ .....	55
<b>Figura 3-17:</b>	Número promedio de granos de polen por flor de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> ‘Camarosa’ .....	56
<b>Figura 3-18:</b>	Condiciones ambientales promedio en el invernadero de cubierta plástica en Cajicá (Cundinamarca, Colombia), durante las horas del día en que se evaluó la disponibilidad del polen en fresa <i>Fragaria x ananassa</i> ‘Camarosa’ .....	57
<b>Figura 3-19:</b>	Relación entre la disponibilidad del polen en flores de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> ‘Camarosa’ y las condiciones ambientales en el invernadero de cubierta plástica en Cajicá (Cundinamarca, Colombia) .....	58
<b>Figura 3-20:</b>	Número promedio de granos de polen según el estado de madurez de la flor en fresa <i>Fragaria x ananassa</i> ‘Camarosa’ .....	59
<b>Figura 3-21 :</b>	Viabilidad del polen de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> ‘Camarosa’ .....	60
<b>Figura 3-22:</b>	Condiciones ambientales promedio en el invernadero de cubierta plástica en Cajicá (Cundinamarca, Colombia), durante las horas del día en que se tomaron las muestras para evaluar el porcentaje de germinación del polen en fresa <i>Fragaria x ananassa</i> ‘Camarosa’ .....	60
<b>Figura 3-23:</b>	Relación entre el porcentaje de germinación del polen en flores de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> ‘Camarosa’ y las condiciones ambientales en el invernadero de cubierta plástica en Cajicá (Cundinamarca, Colombia) .....	61
<b>Figura 3-24:</b>	Viabilidad del polen según el estado de madurez de la flor en fresa <i>Fragaria x ananassa</i> ‘Camarosa’ .....	62
<b>Figura 3-25:</b>	Disponibilidad del néctar en flores de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> ‘Camarosa’ .....	63



<b>Figura 3-26:</b> Condiciones ambientales promedio en el invernadero de cubierta plástica en Cajicá (Cundinamarca, Colombia), durante las horas del día en que se evaluó la disponibilidad del néctar en fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa' .....	63
<b>Figura 3-27:</b> Relación entre la disponibilidad del néctar en flores de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa' y las condiciones ambientales en el invernadero de cubierta plástica en Cajicá (Cundinamarca, Colombia).....	64
<b>Figura 3-28:</b> Disponibilidad de néctar según el estado de madurez de la flor en fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa' .....	65
<b>Figura 3-29 :</b> Número de botones, flores abiertas y frutos en diferentes grados de madurez por planta de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa' .....	66
<b>Figura 3-30:</b> Número promedio de salidas y entradas de obreras de <i>Bombus atratus</i> a su nido ubicado en un cultivo de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa' bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia), registradas a diferentes horas del día .....	67
<b>Figura 3-31:</b> Condiciones ambientales promedio en el invernadero de cubierta plástica en Cajicá (Cundinamarca, Colombia), durante los intervalos horarios en los que se observó la actividad de la colonia de <i>Bombus atratus</i> introducida en el cultivo de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa' ....	68
<b>Figura 3-32:</b> Obrera de <i>Bombus atratus</i> en reposo sobre una flor de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa' .....	71
<b>Figura 3-33:</b> Porcentaje de abejorros <i>Bombus atratus</i> que fueron observados visitando flores de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa', en diferentes intervalos horarios durante el día. ....	72
<b>Figura 3-34:</b> Porcentaje de abejorros <i>Bombus atratus</i> que fueron observados visitando flores de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa', en diferentes estados de madurez. ....	73
<b>Figura 3-35 :</b> Porcentaje de los abejorros <i>Bombus atratus</i> que fueron observados visitando flores de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa', en relación a sus diferentes posiciones dentro de la jerarquía de las inflorescencias. ....	74
<b>Figura 3-36 :</b> Peso fresco promedio individual de frutos provenientes de flores tanto visitadas por <i>Bombus atratus</i> como aisladas en bolsas de velo, en un cultivo de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa' bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia).....	78
<b>Figura 3-37 :</b> Longitud promedio individual de frutos provenientes de flores tanto visitadas por <i>Bombus atratus</i> como aisladas en bolsas de velo, en un cultivo de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa' bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia).....	79
<b>Figura 3-38 :</b> Comparación de la forma de los frutos de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa', provenientes de flores visitadas por abejorros <i>Bombus atratus</i> y de flores que fueron aisladas en bolsas de velo para excluirlas de insectos polinizadores.....	80
<b>Figura 3-39 :</b> Calibre promedio (cm), de frutos provenientes de flores tanto visitadas por <i>Bombus atratus</i> como aisladas en bolsas de velo, en un cultivo de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa' bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia). ....	81
<b>Figura 3-40:</b> Número promedio de aquenios por fruto, en aquellos provenientes de flores tanto visitadas por <i>Bombus atratus</i> como excluidas de insectos polinizadores en bolsas de velo, en un cultivo de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa' bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia).....	81

**Figura 3-41** : Tasa de polinización en frutos provenientes de flores tanto visitadas por *Bombus atratus* como excluidas de insectos polinizadores en bolsas de velo, en un cultivo de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia). ..... 82

## Lista de cuadros

	Pág.
<b>Cuadro 2-1:</b> Seguimiento del desarrollo de la colonia de <i>Bombus atratus</i> introducida en el cultivo de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa' .....	32
<b>Cuadro 3-1:</b> Porcentaje de inflorescencias de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> del cultivar Camarosa sembrado bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia), que presentaron distintas cantidades flores. ....	40
<b>Cuadro 3-2:</b> Estimación del porcentaje de flores que pertenecerían a cada una de las posiciones dentro de la jerarquía floral en fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa' cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia).....	42
<b>Cuadro 3-3:</b> Porcentaje de flores abiertas que no mostraron el desarrollo del fruto, según su jerarquía dentro de las inflorescencias en fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa' cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia). ....	43
<b>Cuadro 3-4:</b> Duración en días de cada una de las etapas que se definieron para la flor y el fruto de la fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa' cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca).....	50
<b>Cuadro 3-5:</b> Número de granos de polen de fresa y de otras familias botánicas, colectados mediante barrido del cuerpo de obreras de <i>Bombus atratus</i> capturadas durante su visita a flores de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa' cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca)..	70
<b>Cuadro 3-6:</b> Número de flores visitadas por obreras del abejorro <i>Bombus atratus</i> en intervalos de una hora a diferentes momentos del día, en un cultivo de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa' bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca).....	75
<b>Cuadro 3-7:</b> Peso, longitud, calibre, número de aquenios y tasa de polinización en frutos de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa', obtenidos de flores libremente expuestas y de flores aisladas con bolsas de velo, según su jerarquía floral. ....	76
<b>Cuadro 3-8:</b> Comparación de algunas características de los frutos de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa', obtenidos de flores libremente expuestas y de flores aisladas con bolsas de velo. ...	77
<b>Cuadro 3-9:</b> Comparación de algunas características de los frutos de fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa', obtenidos de flores visitadas por el abejorro <i>Bombus atratus</i> y de flores aisladas con bolsas de velo.....	78
<b>Cuadro 3-10:</b> Clasificación de los frutos obtenidos bajo los diferentes tratamientos de polinización, en las categorías comerciales del peso individual según Icontec (2002), para fresa <i>Fragaria x ananassa</i> 'Camarosa' bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia).....	83

**Cuadro 3-11:** Clasificación de los frutos obtenidos bajo los diferentes tratamientos de polinización, en las categorías comerciales de calibre según Icontec (2002), para fresa *Fragaria x ananassa* ‘Camarosa’ bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia). ..... 83

**Cuadro 3-12:** Porcentaje de flores visitadas por *Bombus atratus* que fueron abortadas, en relación a su jerarquía dentro de las inflorescencias, en fresa *Fragaria x ananassa* ‘Camarosa’ cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia)..... 84

## Introducción

La producción de cultivos hortícolas se ve favorecida cuando se desarrolla en condiciones protegidas, ya sea bajo invernaderos o túneles. Estos ambientes ofrecen ventajas para el manejo de las condiciones meteorológicas y agronómicas en los cultivos, que se reflejan en un mejor crecimiento y desarrollo de las plantas y un mayor control de los problemas de plagas y enfermedades (Jett, 2006). En estos sistemas de cultivo bajo cubierta se realiza una alta inversión en infraestructura, insumos y mano de obra por unidad de área debido a su alta rentabilidad, originada a partir de los incrementos que se logran en la productividad de los cultivos, el mejoramiento en la calidad de las cosechas, el uso eficiente de los recursos y la posibilidad de obtener producción durante todo el año (Guerra-Sanz, 2008).

En estos ambientes, las estructuras y los materiales que se emplean para las cubiertas, pueden tener efectos negativos sobre un componente importante para la producción de ciertas especies cultivadas, como lo es la polinización de las flores y la producción de los frutos. El impacto es de tal magnitud, que se estima que aproximadamente el 45% del valor económico de la producción de las especies hortícolas que se cultivan en condiciones protegidas depende de la polinización (Guerra-Sanz, 2008).

La infraestructura de los invernaderos y túneles limita tanto la aireación como la entrada de los insectos polinizadores que están presentes de manera natural en los agroecosistemas (Free, 1970), y esto es particularmente importante para aquellas especies de plantas que requieren de la polinización mediada por el viento y por los insectos. Así mismo, las cubiertas plásticas que presentan filtros para la luz ultravioleta, pueden afectar la detección que los polinizadores hacen de la guías de néctar en las corolas de las flores (Guerra-Sanz, 2008).

Por otra parte, en condiciones naturales usualmente no se presenta una gran concentración de una sola especie de planta en un solo lugar, de modo que las poblaciones de insectos nativos que las visitan probablemente son suficientes para polinizar las flores. Sin embargo, cuando existen grandes áreas de terreno ocupadas por una sola especie de planta cultivada, puede que los insectos nativos no sean suficientes y que a pesar que otros factores agronómicos que estén involucrados en el crecimiento y desarrollo de las plantas sean adecuados, la productividad se vea limitada por la polinización (Free, 1970).

Para superar los problemas de polinización que se presentan en los cultivos protegidos, a nivel mundial se recurre a la vibración mecánica de las flores o bien se introducen dentro de los invernaderos abejas solitarias, abejas melíferas y abejorros. Las abejas de la miel *Apis mellifera* y

los abejorros del género *Bombus*, quienes visitan las flores para coleccionar néctar y polen (Free, 1970), son los polinizadores más utilizados en estos ambientes (Guerra-Sanz, 2008).

En el caso de la fresa, se ha considerado que la polinización mediante insectos no es tan esencial para la obtención de los frutos, ya que los materiales genéticos que se cultivan actualmente son autocompatibles, presentan flores hermafroditas y ocurre la autopolinización (Moore, 1969; Free, 1970; Nye y Anderson, 1974; Chagnon *et al.*, 1989). Sin embargo, si se ha evidenciado que las diferencias morfológicas que se presentan en las flores de los distintos cultivares, e incluso entre las flores ubicadas dentro una misma inflorescencia, condicionan de manera importante y contundente sus necesidades de polinización (Connor y Martin, 1973; Zebrowska, 1998).

Varios autores coinciden en afirmar que la exclusión de los insectos polinizadores en los cultivos de fresa, causa importantes aumentos en el porcentaje de fruta deforme, reducción en el tamaño de la misma, atraso en su maduración y disminución tanto en la productividad de las plantas como en la calidad comercial de la fruta que se cosecha (Free, 1968; Moore, 1969; Free, 1970; Connor y Martin, 1973; Nye y Anderson, 1974; Chagnon *et al.*, 1989; Kakutani *et al.*, 1993; Paydas *et al.*, 2000a y 2000b; Vásquez *et al.*, 2006; Zaitoun *et al.*, 2006; Dimou *et al.* 2008).

*A. mellifera* ha sido reportada como el principal polinizador de las flores de fresa cultivada en campo abierto. Dentro de las características que la hacen superior a otras especies de polinizadores, está su constancia en las especies de plantas que visita, el tamaño de sus colonias y su comportamiento de reclutamiento (Free, 1970; Guerra-Sanz, 2008).

No obstante, esta especie al parecer no es tan eficiente en invernaderos y túneles (James y Pitts-Singer, 2008). Free (1970), expone que las abejas melíferas pueden llegar a desorientarse si la colonia es colocada dentro de los invernaderos, debido al sombreamiento que generan los cuerpos opacos de su estructura y la disminución en la transmisión de la luz que generan las cubiertas. King y Freeman (1986), citados por Fisher y Pomeroy (1989), señalan que *A. mellifera* es ineficiente bajo invernadero y aún más en condiciones climáticas nubladas. Por su parte, Dag y Eisikwitsch (1995), citados por Guerra-Sanz (2008), reportan que en los invernaderos la dirección del flujo del aire y su nivel con respecto a la localización de la colonia, pueden afectar la actividad de polinización de las abejas de la miel debido a su tendencia a volar contra el viento. Katayama (1987) citado por Kakutani *et al.* (1993), menciona que el uso de abejas de la miel para la polinización de fresa cultivada en invernadero no siempre es eficiente, ya que las colonias decaen rápidamente por la muerte de las obreras y por la baja eficiencia de forrajeo que presentan en estos ambientes. Visscher y Seeley (1982) y Seeley (1985), citados por Kakutani *et al.* (1993), plantean que la distancia de forrajeo de una abeja de la miel está por encima de los 10 km del nido y que éstas vuelan hacia arriba varias docenas de metros al inicio de sus viajes de forrajeo, hábitos que conducen a la mayoría de ellas queden atrapadas en el techo de los invernaderos y mueran. Al respecto, Kakutani *et al.* (1993) encontraron una disminución del 21.5% en el peso de una colonia de *A. mellifera* colocada en un cultivo de fresa bajo invernadero, en tan solo 10 días después de su introducción. Por su parte, Guerra-Sanz (2008), plantea que se presentan problemas con el mantenimiento de las colonias de las abejas de la miel en cultivos

bajo invernadero que tienen largos períodos de floración, como el caso de la fresa, debido al estrés que les genera la gran fluctuación de las temperaturas en estos ambientes. En relación a ello, Albano *et al.* (2009a), encontraron dificultades para el uso de las colonias de *A. mellifera* en fresa ya que fueron más activas recién fueron instaladas en el cultivo y luego fueron forrajeando hacia otros recursos florales más atractivos; por lo tanto, para resolver este inconveniente ellos plantean que sería necesario hacer introducciones secuenciales de las colonias durante todo el periodo de floración para así mantener e incrementar el número de obreras forrajeras sobre el cultivo de interés, especialmente en el caso de especies no tan atractivas como la fresa.

Por su parte, los abejorros del género *Bombus* son considerados como los polinizadores más importantes de cultivos, particularmente en condiciones de invernadero, ya que poseen una serie de características que los hacen más eficientes frente a otras especies de abejas:

- Según Free (1970) y Dimou *et al.* (2008), trabajan mejor en condiciones confinadas y son especialmente valiosos para su uso en espacios pequeños.
- Su gran tamaño les permite visitar un mayor número de flores por vuelo, llevar más polen adherido a su cuerpo y depositar más polen viable en los estigmas de las flores que visitan (Willmer *et al.*, 1994).
- Son más eficientes para la polinización de plantas que presentan flores con corolas estrechas y profundas debido a sus largas lenguas; sin embargo, existen también abejorros de lenguas cortas que polinizan eficientemente especies de plantas cuyas flores no presentan corolas tan profundas (Free, 1970).
- La vibración que producen con los músculos de las alas facilita la salida del polen y por consiguiente la polinización de las flores (Corbet *et al.*, 1995).
- Se movilizan más entre las plantas y entre las hileras de los cultivos durante sus vuelos de forrajeo (Willmer *et al.*, 1994), por lo tanto se requiere un menor número de ellos para polinizar un área de cultivo (Lieten, 1993, citado en Dimou *et al.*, 2008).
- Son más activos que otras especies en ambientes más adversos, ya que forrajean eficientemente a temperaturas más bajas y en condiciones de menos luminosidad (Willmer *et al.*, 1994; Corbet *et al.*, 1995; Paydas *et al.*, 2000a).

Desde hace más de tres décadas se conoce el efecto positivo que tiene el uso de especies como *B. terrestris*, *B. occidentalis* y *B. impatiens* en cultivos hortícolas de importancia económica. Dichos efectos se evidencian tanto en el incremento dramático en el tamaño, calidad y cantidad de semillas de los frutos provenientes de flores que son visitadas por ellos, como en la disminución de los costos del manejo cultural. Debido a estos beneficios, la cría y el uso de colonias de abejorros se ha establecido como una práctica común en países como Alemania, España, Holanda

y Estados Unidos, entre otros (Free, 1970; Kevan, 1991; Velthuis y van Doorn, 2006). Para el caso de la fresa se reportan, en Europa y Estados Unidos, incrementos importantes en la productividad de las plantas y en la calidad de la fruta empleando abejorros *Bombus*, en cultivos a libre exposición y bajo cubierta (Paydas *et al.*, 2000a y 2000b; Jett, 2006; Zaitoun *et al.* 2006; Dimou *et al.* 2008; Koppert, 2010b).

Dentro de estos abejorros, *B. atratus* es una especie silvestre de origen andino que se encuentra entre los 150 y 3500 m.s.n.m. (Liévano *et al.*, 1994). Su cría en condiciones de cautiverio ha sido lograda en Colombia (Cruz *et al.*, 2008) y se han obtenido muy buenos resultados al introducir las colonias criadas para la polinización dirigida en diversos cultivos bajo invernadero en las condiciones de la Sabana de Bogotá. En tomate de mesa, *Solanum lycopersicum*, se han reportado incrementos en el peso de los frutos entre un 27 y 41% (Aldana *et al.*, 2007; Bernal *et al.*, 2007). Efectos similares se han documentado para otros cultivos en condiciones protegidas como lulo *Solanum quitoense* (Almanza, 2007; Chavarro, 2008), uchuva *Solanum peruvianum* (Camelo *et al.*, 2004) y mora *Rubus glaucus* (Zuluaga *et al.*, 2009). Para el caso de la fresa, se han obtenido resultados exitosos probando esta misma especie de abejorro como polinizador en algunos cultivares, tanto campo abierto como bajo cubierta, reflejados en aumentos en el peso de la fruta que van desde un 20% hasta un 90% (Poveda *et al.*, 2012a; Díaz *et al.*, 2013).

En resumen, existe la necesidad de emplear insectos polinizadores para mejorar la productividad de los cultivos de fresa y la calidad comercial de la fruta. El empleo de los *Bombus* para la polinización dirigida de esta especie cultivada bajo cubierta es prometedor, mientras que las abejas de la miel, que típicamente han sido catalogadas como los polinizadores por excelencia para esta especie en condiciones de campo abierto, pueden presentar limitaciones en su actividad en los ambientes protegidos. Por lo anterior, la presente investigación tuvo como propósito establecer si el abejorro nativo *B. atratus* es un polinizador eficiente para el cultivo de fresa 'Camarosa' bajo invernadero en las condiciones de la Sabana de Bogotá.

Como cada especie de planta tiene una biología floral particular, es importante considerarla cuando se trata de establecer sus necesidades de polinización y elegir el tipo de polinizador a emplear (Guerra-Sanz, 2008). Así mismo, los cultivares pueden mostrar diferencias en la morfología floral, en los patrones de dehiscencia de las anteras, en la producción de polen, en la cantidad y calidad del néctar o en la fenología de la floración, influyendo en su grado de respuesta a la polinización con insectos (Moore, 1969). A su vez, el clima y las condiciones propias del ambiente de cultivo influyen sobre la oferta de los recursos florales y pueden alterar substancialmente las relaciones entre las flores y sus visitantes (Willmer *et al.*, 1994).

Para la valoración de un visitante floral particular como polinizador de un cultivo, existen varios factores involucrados. Dentro de ellos se encuentran su constancia y selectividad floral, los patrones de actividad diurna en relación a la dehiscencia floral y la receptividad estigmática, los patrones y distancias de vuelo, su efectividad en el transporte de polen y su adecuada transferencia a los estigmas de la flor para la emisión del tubo polínico (Willmer *et al.*, 1994).



Por ello, esta investigación abordó en primera instancia un estudio básico de algunos aspectos de la biología floral de la fresa 'Camarosa' y su provisión de recursos para insectos polinizadores, siendo este el cultivar que más se ha sembrado alrededor del mundo (Hancock, 1999).

Para esto se realizó una descripción de la morfología de las inflorescencias, flores y frutos, se determinó la duración de las etapas de la flor y se estimó su oferta de néctar y polen y la receptividad de sus estigmas.

En una segunda etapa se describió el comportamiento de forrajeo del abejorro *B. atratus* en el cultivo de fresa. Para ello se observaron sus patrones de actividad a través de las salidas y entradas al nido y el tipo de recursos colectados. Se describió el comportamiento de las obreras en su visita a las flores de fresa y su tiempo de duración. Se estableció la frecuencia de visita de los abejorros a las flores en relación a diferentes momentos del día, a su estado de madurez y a su jerarquía dentro de las inflorescencias. También se determinó el número flores de fresa que fueron visitadas por las obreras de *B. atratus* por intervalos de tiempo. Así mismo, se comprobó la presencia y se estimó la cantidad de polen de fresa adherido al cuerpo de las obreras en sus visitas a las flores del cultivo.

En la última etapa, se determinó el efecto de las visitas de los abejorros a las flores de fresa sobre algunas características de los frutos producidos, tales como su peso, calibre, longitud, número de aquenios, forma de la fruta y tasa de polinización.



# 1. Marco teórico

## 1.1 Polinización de plantas por abejas

Entre las especies de plantas de importancia económica existen algunas que son autocompatibles y en las que ocurre la autopolinización y otras que son incompatibles y que necesitan de la polinización cruzada. Algunas especies autocompatibles son polinizadas espontáneamente con el polen de sus propias flores, mientras que en otras, las flores están diseñadas para que el viento o los insectos transfieran el polen desde sus anteras hasta sus estigmas (Free, 1970).

No obstante, las plantas autocompatibles pueden producir frutos más grandes o semillas de mayor calidad cuando ocurre la polinización cruzada en vez de la autopolinización. De este modo, el éxito y el impacto de un insecto polinizador sobre una especie de planta dependerán del grado de autocompatibilidad y autopolinización que ésta presente (Free, 1970).

Numerosas investigaciones evidencian que la polinización mediada por insectos ofrece otras ventajas además de incrementar la productividad de los cultivos, como son una mayor precocidad y uniformidad en las cosechas e incluso una mejor calidad comercial de los frutos (Free, 1970).

Los insectos polinizadores más importantes en cultivos son las abejas solitarias, los abejorros y las abejas de la miel *A. mellifera*. Dentro de las abejas solitarias se encuentran *Osmia* spp., *Megachile* spp., *Nomia* spp., *Anthidium* spp., *Halictus* spp., entre otras (Free, 1970). Dentro de los denominados abejorros o abejones, se encuentran los géneros *Xylocopa*, *Centris*, *Eulaema* y los abejorros sociales del género *Bombus* (Liévano *et al.*, 1991).

Las abejas son atraídas hacia las flores para coleccionar néctar y polen (Free, 1970). Características de las flores tales como su tamaño, color, órganos florales, guías de néctar sobre los pétalos, volumen y composición del néctar, cantidad de polen, olores y fragancias, son considerados como factores importantes en la atracción de los polinizadores (Guerra-Sanz, 2008). La mayoría de las especies hortícolas que tienen flores conspicuas, perfumadas y de colores vistosos, están adaptadas para la polinización por insectos (Free, 1970).

Las abejas extraen el néctar de los nectarios de las flores mediante sus partes bucales especializadas y lo almacenan temporalmente en el buche del canal alimentario (Snodgrass, 1935). Los nectarios pueden encontrarse en varias partes de la flor, incluyendo el receptáculo, pétalos, sépalos y en las bases de los filamentos de las anteras y los pistilos (Free, 1970; Weberling, 1992).

El néctar contiene principalmente azúcares, siendo los tres principales sacarosa, fructosa y glucosa; también presenta pequeñas cantidades de otras sustancias como ácidos orgánicos, aceites volátiles, polisacáridos, proteínas, enzimas y alcaloides. Cuando la concentración de azúcares en el néctar está por debajo de cierto nivel (alrededor del 20%), la cantidad de energía que se requiere para evaporar su contenido de agua es antieconómica para las abejas. Por ello, los factores que más influyen en que el néctar sea atractivo para ellas son su abundancia y su concentración de azúcar (Free, 1970).

La secreción del néctar está influenciada por la edad y la madurez de la flor, siendo mayor en flores recién abiertas. Así mismo, las recompensas de néctar para los insectos polinizadores son altamente variables con el clima (Free, 1970; Willmer *et al.*, 1994). El rango de temperatura necesario para la secreción del néctar difiere entre especies, pero en general, es mayor en días soleados que en días muy nublados, ya que la actividad fotosintética de las plantas es mayor. La humedad de suelo, la humedad del ambiente y el tamaño y posición de las flores en la planta, también influyen en la cantidad de néctar secretado (Free, 1970). Los cambios en el volumen del néctar reflejan los incrementos debido a la secreción o al efecto de la precipitación directa o del rocío, y las disminuciones debidas a la absorción por la actividad de los visitantes florales o las pérdidas de agua a la atmósfera (Willmer *et al.*, 1994).

En ocasiones, las abejas colectan polen de manera deliberada sobre las anteras de las flores, pero otras veces se cubren incidentalmente de éste cuando está disponible y ellas están colectando néctar, quedando adherido en sus vellosidades (Free, 1970). Los abejorros y las abejas de la miel poseen modificaciones especiales en su cuerpo para almacenar el polen, el cual es transportado de vuelta a sus colonias como bolitas o *pellets* que forman en las corbículas de sus patas traseras, mediante un cepillado de su cuerpo (Snodgrass, 1935).

La porción digerible del polen está compuesta principalmente por proteínas, grasas y carbohidratos con varias sustancias inorgánicas. El ritmo regular de la oferta de polen en las plantas es menos variable que la oferta de néctar, pero también está ligado a fluctuaciones asociadas con condiciones ambientales (Free, 1970).

## 1.2 Biología de los abejorros *Bombus*

Los abejorros *Bombus* son insectos sociales cuyas colonias están en un estado de organización más primitiva que las abejas melíferas, pero más avanzada que las abejas solitarias (Free, 1970). En la primera etapa del ciclo de una colonia, la reina emerge, consume néctar y polen de las flores para tener suficiente alimento para el apareamiento y el desarrollo de sus huevos, es fecundada y sus ovarios empiezan a desarrollarse. Busca un sitio apropiado para el establecimiento del nido, usualmente en madrigueras abandonadas de pequeños mamíferos o aves y en él empieza a acumular pastos, musgos y hojas. En el interior del nido forma una cavidad y elabora una masa de polen sobre la cual construye una tasa de cera en la que deposita grupos de huevos que posteriormente cubre con más cera formando una celda de huevos (Alford, 1975).

Las larvas que eclosionan se alimentan del polen de la celda, y del néctar y polen que la reina regurgita a través de orificios temporales que ella hace en la cubierta de cera (*pollen storers*) o a través de bolsillos (*pocket makers*), según el grupo de abejorros. Como resultado, las larvas crecen rápidamente y la reina adhiere constantemente más cera, separando en celdas individuales cada una de las larvas en desarrollo. Las larvas forman sus cocones y pupas y la reina remueve la cera de su exterior para construir otras celdas de huevo encima de ellas. Esta fase, en la que la reina no tiene colaboración de otros individuos para la construcción del nido y la alimentación de las larvas, se conoce como la *fase solitaria* (Cruz *et al.*, 2008).

Posteriormente emergen las primeras abejas adultas que serán las obreras; los cocones vacíos que dejan se utilizarán como celdas para el almacenamiento de polen y néctar. En este momento la colonia entra en la *fase eusocial* (Cruz *et al.*, 2008). Algunas de las obreras, generalmente las más pequeñas, serán las *caseras* y comenzarán a alimentar las larvas de la segunda tanda o celda de huevos que deposita la reina, mientras que las más grandes serán las *forrajeras* que empezarán a salir del nido a buscar los recursos. También pueden encontrarse algunas *caseras/forrajeras*, que realizan actividades tanto fuera como dentro del nido, dependiendo del tamaño y necesidades de la colonia (Garófalo, 1975, citado en Cruz *et al.*, 2008).

Cuando las obreras forrajeen de manera regular y en el nido se acumule suficiente cantidad de alimento, la reina no volverá a salir del mismo y continuará colocando huevos, incubándolos y manteniendo el control de la colonia. Cuando la fuerza de trabajo de la colonia es grande y el alimento en el campo abundante, la tasa de construcción de celdas incrementa y el número de huevos que deposita la reina por celda aumenta hasta alcanzar valores máximos. De este modo, el número de huevos depositados se ajusta al número de obreras que están disponibles para cuidarlos durante su desarrollo. El tipo de recursos que los abejorros colectan está determinado primariamente por los requerimientos de la colonia, que dependen de la cantidad y tipo de alimento que esté presente y de su tamaño. El tamaño de una colonia de abejorros en el clímax de su desarrollo varía entre especies, pero puede decirse que una colonia grande tiene entre 150 a 200 obreras, mientras que una pequeña tiene entre 30 y 50 (Free, 1970).

La fase final del desarrollo de las colonias se da con la producción de machos y nuevas reinas, que está asociada a la fortaleza de las colonias en términos de suficiencia en recursos alimenticios y de fuerza de trabajo. Los machos provienen de huevos no fertilizados, pero las obreras así como las reinas, se producen de huevos fertilizados. En su estado adulto las reinas se distinguen de las obreras por su mayor tamaño. La aparición de sexuadaos está determinada por un cambio en el estado de la colonia, cuyo inicio es definido como *punto de cambio*, momento a partir del cual se empiezan a desarrollar nuevas reinas y machos a partir de las posturas de la reina. Existe otro momento en que se puede reconocer una pérdida del control de la colonia por parte de la reina, que es posterior a la aparición de los primeros sexuadaos y que se puede evidenciar por el desarrollo de ovarios en las obreras, las cuales comienzan a poner huevos haploides, que darán origen a machos. El inicio de esta fase es denominado *punto de competencia* (Duchateau y Velthuis, 1989; Duchateau, 1991).

Los machos dejan el nido y forrajean para satisfacer sus propias necesidades. Las reinas jóvenes se aparean con los machos y empiezan a forrajear en busca de recursos para formar su propia colonia (Free, 1970).

La duración de los ciclos de desarrollo varía dependiendo de la temperatura, la calidad y la cantidad de alimento (Alford, 1975). Para especies del trópico como *B. atratus* se ha encontrado que esta oscila entre 26 a 31 días (Almanza, 2007).

Existen reportes de que los abejorros del género *Bombus* empezaron a usarse desde 1886 para la producción de semillas de trébol rojo (Hopkins, 1914), sin embargo, fue hasta casi un siglo después que se desarrolló un método de cría para la especie *B. terrestris* (Velthuis y van Doorn, 2006). Como alternativas para incrementar las poblaciones locales y utilizar sus servicios para la polinización de cultivos, se han desarrollado métodos de cría de los abejorros en condiciones de laboratorio, induciendo a las reinas a que formen el nido en cajas especialmente diseñadas. Cuando la colonia alcanza un tamaño suficiente, alrededor de los 50 individuos, es llevada al cultivo que requiera polinización. Los exitosos métodos de cría han conducido al desarrollo de una producción de colonias a escala comercial, especialmente en Estados Unidos y Europa (Velthuis y van Doorn, 2006). En Colombia, los primeros trabajos experimentales sobre la cría en cautiverio y la evaluación de abejorros nativos del género *Bombus* como polinizadores en cultivos, han sido realizados con la especie *B. atratus* (Almanza, 2007; Cruz *et al.*, 2007; Cruz *et al.* 2008).

### 1.3 Biología floral y polinización en fresa

Originalmente, en las diferentes especies de fresas silvestres del viejo y del nuevo mundo, las flores masculinas y femeninas estaban en diferentes plantas. El gran botánico francés Antoine Duchesne, determinó en 1766 una hibridación accidental entre dos especies de América: *F. chiloensis* x *F. virginiana*, a quien denominó *Fragaria* x *ananassa*. Este híbrido presentaba flores perfectas, combinando la rusticidad y el vigor de *F. virginiana* con el gran tamaño del fruto de *F. chiloensis* (Darrow, 1966; Hancock, 1999). La mayoría de las variedades modernas han derivado de este híbrido, siendo autocompatibles (Free, 1970; Hancock, 1999).

Las flores perfectas están conformadas por un cáliz que usualmente tiene 5 sépalos y una corola compuesta por 5 pétalos blancos de forma redondeada, aunque el número de sépalos y pétalos puede diferir según el cultivar. Poseen numerosos estambres, compuestos cada uno por un filamento de longitud variable que sostiene la antera. Los estambres están arreglados en tres verticilos y su número fluctúa entre 5 y 40. Cada filamento está inserto en la periferia del receptáculo que tiene forma cónica. Sobre el receptáculo se encuentran numerosos pistilos dispuestos en espiral, cuya cantidad es muy variable. Cada pistilo está formado por un estigma, un estilo y un ovario que contiene un óvulo; cuando este último es fertilizado se forma un fruto verdadero o aquenio (Branzanti, 1989).

El fruto comestible corresponde a un falso fruto formado por el receptáculo en el que están insertos los achenios. Los achenios que contienen óvulos fertilizados liberan auxinas que estimulan el crecimiento del receptáculo; cuando un achenio no contiene una semilla fertilizada permanece pequeño y el receptáculo en esa área no crece (Free, 1970; Branzanti, 1989).

Según Valleau (1923), el tamaño de los frutos de fresa está asociado con el número de semillas o achenios, de modo que cualquier reducción en la polinización y en el cuajamiento de los achenios, resultará en frutos pequeños. Pero, aún más importante, es el efecto de la polinización incompleta en la forma del fruto y su simetría; cuando un grupo de achenios pequeños ocurre en una sección del falso fruto, se produce una notoria malformación que ocasionará el rechazo del fruto en la operación comercial (Moore, 1969). Al respecto, en Colombia, comercialmente los frutos de fresa que presentan deformaciones severas, en más del 20% de su superficie, y tamaños pequeños, inferiores a los 20 mm (Icontec, 2002), no tienen buenas oportunidades de venta para el mercado en fresco.

En fresa las flores están agrupadas en inflorescencias, las cuales se forman a partir de las yemas existentes en las axilas de las hojas y poseen un número variable de flores. La inflorescencia típica de las variedades cultivadas tiene un eje primario, dos secundarios, cuatro terciarios y ocho cuaternarios. Sin embargo, cada cultivar presenta inflorescencias con características especiales y aún dentro de un mismo cultivar pueden encontrarse diferencias debido a la influencia de condiciones ambientales, principalmente por el fotoperiodo (Foster y Janick, 1969; Branzanti, 1989). La primera flor de la inflorescencia normalmente origina el primer fruto que en general es el más desarrollado. Después de esa flor, los botones laterales van abriendo cronológicamente uno por uno formando una cimera, de modo que se distingue claramente una jerarquía floral. La ramificación de la inflorescencia puede ser basal, resultando aparentemente en más de un tallo floral, lo que origina una flor terminal acompañada de flores secundarias, terciarias y cuaternarias (Branzanti, 1989).

La fresa tiene la particularidad de producir flores con diferentes potenciales de fructificación dependiendo de su posición en la jerarquía floral (Shoemaker, 1955, citado por Chagnon *et al.*, 1989; Foster y Janick, 1969), y esto está relacionado con el hecho de que poseen un número diferencial de pistilos de acuerdo con su posición dentro de las inflorescencias. Al respecto, Darrow (1966), encontró que las flores primarias sostienen 350 pistilos, las secundarias alrededor de 260 y las terciarias 180. Esta condición determina el potencial de formación de achenios y consecuentemente el tamaño relativo de los frutos, lo cual queda demostrado en los trabajos de Nitsch (1950) citado por Chagnon *et al.* (1989) y Foster y Janick (1969), quienes encontraron que el peso de las fresas fue directamente proporcional al número de achenios fertilizados.

Por su parte, Connor y Martin (1973) encontraron diferencias en el tamaño de los estambres en función de la jerarquía floral en fresa, siendo mayor su longitud en las flores secundarias, terciarias y cuaternarias frente a las primarias. Esta característica estuvo correlacionada con el porcentaje de desarrollo de los achenios, siendo mayor en las flores de estas posiciones que en

las primarias. También encontraron que la relación entre la altura de los estambres y el receptáculo floral influye fuertemente en la tasa de autopolinización. En las flores con estambres más altos que el receptáculo, el desarrollo de los aquenios es completo y no se observa un desarrollo adicional cuando se les añadieron los insectos polinizadores, pero en cultivares de fresa con estambres más cortos que el receptáculo, demostraron que los insectos sí contribuyen mayoritariamente con la polinización.

Diversos autores señalan que en la fresa se presenta tanto la autopolinización en los cultivares autocompatibles, como la polinización mediada por el viento y por los insectos. Connor y Martin (1973), en un estudio sobre los componentes de la polinización en 11 cultivares de fresa, encontraron que la autopolinización fue responsable del 53% del desarrollo de los aquenios, que sumado al movimiento por el viento originó el 67% del cuajamiento de los mismos y con la adición de la polinización por insectos resultó en un 91%. Zebrowska (1998), en una investigación sobre los componentes de la polinización en varios genotipos de fresa, concluyó que una tercera parte de la polinización obtenida luego de la polinización abierta de las flores de fresa se debe a la entomofilia y las otras dos terceras partes son el resultado de la actividad del viento, el cual transporta principalmente el propio polen de la flor a sus estigmas.

Una parte de la autopolinización ocurre cuando el polen madura y es liberado, algunas veces bajo presión, por las aberturas laterales de las anteras. Probablemente ocurre una caída del polen directamente sobre los estigmas, algunos de los cuales también se ubican muy cerca de las anteras o quedan en contacto directo con ellas (Darrow, 1925 citado por Moore, 1969; Connor y Martin, 1973). Sin embargo, la autopolinización y la polinización mediada por el viento rara vez proveen la polinización completa de todos los pistilos de la flor (Connor y Martin, 1973).

Zebrowska (1998) plantea que los efectos de la autogamia varían entre cultivares de fresa, ya que hay algunos altamente autocompatibles que tienen un buen rendimiento y calidad de la fruta aun cuando se presentan condiciones de polinización insuficiente. Por otra parte, otros cultivares muestran el efecto benéfico que tiene en ellos la entomofilia o la anemofilia para la productividad y la producción de semillas.

Otros autores proponen que el hecho de que los estigmas de las flores de fresa estén receptivos antes de la dehiscencia de las anteras (Free, 1970), e incluso más tiempo después la misma, es evidencia de que la polinización puede verse favorecida por los insectos.

Los insectos visitan las flores de fresa en busca de néctar y/o polen. El néctar es secretado en un estrecho anillo de tejido carnoso en el receptáculo entre los estambres y los estigmas y en general, las abejas cuando colectan el néctar tocan ambos. Aunque las abejas algunas veces se posan sobre los pétalos de la flor y se aproximan a los nectarios desde el lado, casi siempre proceden a caminar sobre los estigmas. Durante la colecta de néctar las abejas pueden recolectar polen accidentalmente, sin embargo, algunas abejas lo colectan a propósito caminando alrededor del anillo de las anteras, o quedándose sobre el receptáculo donde están los estigmas y moviendo su cabeza y patas delanteras sobre el anillo de anteras (Free, 1968).



El espectro de visitantes florales en la fresa es muy amplio incluyendo miembros de diferentes órdenes: Coleoptera, Heteroptera, Hymenoptera, Diptera y Lepidoptera. Esto se debe a que sus flores no tienen características morfológicas tan especializadas, como son su simetría radial, su forma de plato abierto, su fácil acceso al néctar y sus anteras expuestas (Malagodi-Braga, 2002, citado por Albano *et al.* 2009a). Según Nye y Anderson (1974), los insectos que más frecuentemente visitan sus flores son las abejas y dípteros de la familia Syrphidae. Estos autores encontraron cerca de 108 especies representantes de 35 familias en Utha (Estados Unidos), siendo los polinizadores más eficientes las abejas *A. mellifera* y *Halictus ligatus* y los sírphidos *Eristalis* spp. Similares resultados encontraron Albano *et al.* (2009a y 2009b) en Portugal, quienes califican como los más promisorios a *A. mellifera* y a especies nativas de Halictidae y Syrphidae.

Varias investigaciones han estudiado el comportamiento y el papel de los insectos en la polinización de la fresa. Free (1968), realizó un estudio sobre el comportamiento de forrajeo de las abejas de la miel en comparación con los *Bombus* en cultivos de fresa al aire libre. Encontró que muy pocos abejorros nativos visitaron las flores frente a lo numerosas que fueron las *A. mellifera* y que tan solo visitaron el 13.6% de las flores abiertas por planta. Este mismo autor señaló que algunos abejorros colectaron néctar, otros colectaron polen accidentalmente y otros lo colectaron decididamente caminando sobre las anteras (39%), donde estos últimos trabajaron más rápidamente (5.7 segundos por flor) que los que solo recogieron néctar (10.8 segundos). Sin embargo, las obreras que buscaron néctar visitaron menos flores por planta que las que recogieron polen. Por su parte, Poveda *et al.* (2012b), estudiando el comportamiento del abejorro *B. atratus* en fresa 'Ventana', encontraron que la manipulación de éste a la flor para la extracción del néctar se dio de tres maneras: haciendo un giro circular, haciendo dos giros o únicamente posándose sobre la flor sin mostrar movimiento alguno.

Moore (1969), encontró que un alto porcentaje de la fruta cosechada en parcelas aisladas de los polinizadores presentó malformaciones (47.8%), en comparación con la fruta de parcelas que no fueron aisladas (13.6%) y de aquellas donde se introdujeron las abejas de la miel *A. mellifera* (15.6%). Así mismo, reportó que la exclusión de insectos polinizadores retrasó la maduración de los frutos en cada uno de los cuatro años estudiados y redujo la productividad del cultivo. En Japón, Kakutani *et al.* (1993) registraron que el porcentaje de fruta deforme en la parcela de fresa cuyas flores fueron visitadas por *Trigona minangkabau* fue del 73%, siendo más bajo que en el área sin polinizadores (90%) pero más alto que en el área con *A. mellifera* (51%).

Chagnon *et al.* (1989), reportan un efecto acumulativo favorable del número y la duración de las visitas de *A. mellifera* a las flores de fresa sobre la tasa de polinización, encontrando que 4 visitas por flor, que representan 40 s de forrajeo, son ideales para un adecuado cuajamiento y uniformidad de los frutos y especialmente si se trata de los primarios. En ausencia de polinizadores, las flores primarias tuvieron tasas más bajas de polinización que las secundarias y las terciarias.

En Colombia, Vásquez, *et al.* (2006), registran un incremento del 104.34% en la producción de fresa en campo abierto y una reducción en el porcentaje de fruta deforme, cuando se establecen colonias de *A. mellifera*, frente a lo obtenido en cultivos en los que se excluyen totalmente los polinizadores. Estos últimos autores, también señalan un efecto positivo del uso de las abejas de la miel en la calidad de la fruta, aumentando la cantidad de producto que fue clasificado en las categorías comerciales de extra y primera.

En una investigación realizada con abejorros en polinización de fresa 'Selva' en un cultivo hidropónico bajo invernadero en Grecia, Dimou *et al.* (2008), encontraron que *B. terrestris* redujo significativamente el número de frutos deformes e incrementó el rendimiento duplicándolo, comparado con lo obtenido por la vía de la autopolinización.

En Turquía, Paydas *et al.* (2000a y 2000b), estudiaron durante tres meses el efecto de *A. mellifera* y *B. terrestris*, solos y en combinación, sobre las características de los frutos producidos, en cinco cultivares de fresa bajo invernadero. Reportaron que ambas especies, bien sea introducidas de manera individual o conjunta, lograron incrementar de manera importante el rendimiento por planta, el peso individual y el número de achenios de la fruta, así como reducir el porcentaje de fresas deformes, frente al tratamiento control excluido de los polinizadores. Estos mismos autores encontraron que el contenido de sólidos solubles y el porcentaje de acidez de los frutos variaron en relación a los cultivares y a las condiciones ambientales y no mostraron relación alguna con los cuatro escenarios de polinización evaluados: *A. mellifera*, *B. terrestris*, *Apis + Bombus* y control sin polinizadores.

Zaitoun *et al.* (2006), en un experimento realizado con fresa Camarosa donde compararon la eficiencia de la polinización de las abejas de la miel y de los abejorros *Bombus* bajo invernadero, encontraron que las primeras fueron más eficientes debido a que duplicaron el cuajamiento de los frutos frente al tratamiento control consistente en plantas excluidas de visitantes florales. Por su parte, los abejorros contribuyeron con un 60% más en la formación de los frutos comparados con el control. El 25% de las frutas producidas en el tratamiento control presentaron deformación, valor que resultó superior al obtenido con *A. mellifera* (6%) y *Bombus* (13%). Los abejorros contribuyeron con un incremento del 29.6% en el rendimiento total del cultivo frente al control, aumentando especialmente el calibre y la longitud de los frutos.

En Argentina, Díaz *et al.* (2013), encontraron que la combinación de *B. atratus* con *A. mellifera*, favoreció un aumento en el peso, el calibre y el contenido de sólidos solubles de los frutos del cultivar Florida Festival producido en campo abierto, siendo respectivamente un 28%, 13% y 40% superior a lo obtenido en frutos provenientes de plantas excluidas de la visita de insectos polinizadores. Así mismo, el porcentaje de fruta con deformaciones tan solo fue del 9.5% en comparación al 45.5% que se presentó en ausencia de visitantes florales.

Por su parte, Poveda *et al.* (2012a), en un experimento llevado a cabo bajo invernadero en la Sabana de Bogotá con el cultivar Ventana, compararon los efectos de la autopolinización con la polinización cruzada mediada por *B. atratus*, sobre las características de los frutos cosechados.

Obtuvieron un incremento del 20% en la longitud de los frutos, del 31.3% en su calibre, del 145% en su peso seco, del 89.7% en su peso fresco y del 81.5% en el número de semillas.



## 2. Metodología

### 2.1 Localización y descripción del área de estudio

La investigación se realizó en el Campus Nueva Granada de la Universidad Militar, ubicado en zona rural de Cajicá (Cundinamarca), a 2580 msnm, longitud 74°0.552' O y latitud 4°56.543' N. La fase de campo y laboratorio se realizó entre los meses de enero de 2006 y marzo de 2007.

Los experimentos de campo se efectuaron en un cultivo de fresa que se estableció dentro de un invernadero convencional de estructura metálica y cubierta plástica transparente. El perímetro del cultivo se delimitó con paredes de polisombra blanca del 47% de 4 m de altura, a excepción del costado norte donde se encontraba la cortina de ventilación lateral. El cultivo se estableció en un terreno de 163.2 m<sup>2</sup>, en el que se distribuyeron 11 camas de cultivo de 11 m de largo por 0.7 m de ancho y 0.3 m de alto (Figura 2-1).



**Figura 2-1:** Fotografía del área de estudio, correspondiente a un cultivo de fresa (*Fragaria x ananassa* 'Camarosa') instalado en un terreno de 163.2 m<sup>2</sup> dentro de un invernadero convencional con cubierta plástica transparente y con un cerramiento de paredes de polisombra blanca del 47%, en Cajicá (Cundinamarca, Colombia). Foto: M.M.Pérez.

Las camas fueron acolchadas con una película plástica para acolchado de color negro y se instaló un sistema de riego por goteo, empleando dos cintas por cama. En cada cama se sembraron dos hileras de plantas dispuestas al tres bolillo, con distancias de 0.3 m entre plantas y 0.4 m entre hileras, para un total de 814 plantas. El material vegetal correspondió a plantas madre del cultivar Camarosa, importadas de Chile. ‘Camarosa’ ha sido el cultivar que más se ha sembrado en todo el mundo y fue liberado por el programa de mejoramiento de la Universidad de California (Hancock, 1999).

Las condiciones ambientales que se presentaron en el cultivo durante los experimentos, fueron registradas cada hora mediante un sensor de temperatura del aire y humedad relativa del tipo *datalogger*, que se instaló en el centro de la parcela y a la altura del cultivo. Los promedios de temperatura media, máxima y mínima en el tiempo del estudio fueron 17, 39 y 6 °C respectivamente. Los promedios de humedad relativa media, máxima y mínima fueron en su orden 68, 93 y 24%.

En cuanto al manejo agronómico del cultivo, los volúmenes de riego aplicados fluctuaron entre 300 y 450 mL/planta por día, según el estado de desarrollo de las plantas y las condiciones ambientales. Se aplicó fertirriego empleando la solución nutritiva No. 2 de Hoagland y Arnon (1950), preparada a partir de fertilizantes comerciales.

Los problemas fitosanitarios que se presentaron en el cultivo fueron el moho gris causado por *Botrytis cinerea*, la mosca blanca de los invernaderos *Trialeurodes vaporariorum* y la araña verde bimaclada *Tetranychus urticae*. Para su manejo se realizó control cultural a través de la erradicación del material vegetal afectado. Para el caso de la mosca blanca, se instalaron trampas amarillas de plástico con adherente para la captura de adultos. También se efectuó control químico de estos tres blancos biológicos mediante aplicaciones de plaguicidas sintéticos comerciales. Los productos empleados fueron seleccionados por la compatibilidad de sus ingredientes activos con los abejorros *Bombus* spp. según la guía de efectos secundarios de Koppert (2010a), por su baja persistencia y por causar un bajo porcentaje de mortalidad sobre los abejorros adultos. Las aplicaciones de los plaguicidas se realizaron en horas de la tarde, después de las 4:00 pm, cerrando previamente el orificio de entrada y salida de la colonia.

## 2.2 Descripción morfológica de inflorescencias, flores y frutos

La caracterización de la morfología de las inflorescencias y las flores, así como la descripción de su desarrollo, se llevaron a cabo cinco meses después de la siembra del cultivo, cuando inició el periodo de floración, pero anterior a la introducción de la colonia de abejorros.

### **2.2.1 Morfología y desarrollo de las inflorescencias**

Cada cama de cultivo fue dividida imaginariamente en tres secciones de 3.7 m de largo, cada una con 25 plantas aproximadamente. En cada sección se seleccionaron y se marcaron tres inflorescencias, tomadas de diferentes plantas, que mostraran su primer botón floral cerrado y cercano a la corona. Se tuvo una muestra total de 99 inflorescencias distribuidas en todo el cultivo.

Día de por medio se realizó el seguimiento del desarrollo de cada inflorescencia marcada, caracterizando su arquitectura a través de un diagrama floral que consideró el patrón de ramificación, el número de flores y la posición o jerarquía de cada una según su orden de apertura, el cual fue señalado mediante números romanos.

### **2.2.2 Número de estambres y pistilos**

Bajo estereoscopio se contabilizó el número de estambres y de pistilos en flores que ocuparon diferentes posiciones dentro de las inflorescencias, desde la I hasta la VI. Se tomó una muestra de 15 flores por cada posición floral, seleccionadas de inflorescencias de plantas tomadas al azar.

### **2.2.3 Características de los frutos en relación a su posición en la inflorescencia**

Se tomaron las mismas 99 inflorescencias que se marcaron para el seguimiento de su desarrollo. Cuando los frutos formados iban alcanzando su madurez (100% de la superficie de color rojo), fueron cosechados. Sobre cada fruto cosechado se procedió a medir el peso fresco mediante balanza gramera digital, la longitud y el calibre empleando calibre, y se contabilizó el número de achenios completamente desarrollados.

Para establecer la relación entre cada una de las características de los frutos y la posición o jerarquía de las flores de las que provenían, se realizó un Anova para cada variable y una prueba de Tukey, en el programa SAS 9.2 con licencia de la Universidad Nacional de Colombia.

### **2.2.4 Relación entre el peso de los frutos y el número de achenios**

A partir del peso de los frutos cosechados en el ensayo anterior, provenientes de flores de distintas posiciones dentro de la jerarquía floral, y de su correspondiente número de achenios bien formados, se practicó una regresión lineal empleando el programa SAS 9.2 con licencia de la Universidad Nacional de Colombia.

## 2.3 Fenología de la floración y fructificación

En un primer ensayo se realizó la observación diaria del desarrollo de 99 flores de primera posición dentro las inflorescencias, desde el botón floral hasta la cosecha del fruto. Para la selección de las flores, cada cama de cultivo se dividió imaginariamente en tres secciones de 3.7 m de largo, con 25 plantas aproximadamente, y en cada sección se marcaron tres flores en tres plantas distintas.

A partir de este seguimiento se definieron unas etapas secuenciales en el desarrollo de la flor y el fruto claramente distinguibles entre sí, considerando características como el grado de apertura de los pétalos y sépalos, la coloración y dehiscencia de las anteras, el tamaño del receptáculo, la apariencia de los aquenios y el tamaño y coloración de los frutos.

Se propusieron los siguientes nueve estados de madurez de la flor y el fruto de fresa: botón cerrado (BC), botón abierto (BA), flor abierta (FA), flor completamente abierta (FCA), flor completamente abierta con anteras iniciando oxidación (FCA AIOx), con anteras oxidadas (FCA AOx), con anteras totalmente oxidadas (FCA ATOx), cuajado del fruto (CFr) y fruto (Fr).

En el estado de botón floral se reconocieron el botón cerrado (BC) y el botón abierto (BA). Inicialmente los pétalos están totalmente cubiertos por los sépalos (Figura 2-2 A), y luego éstos empiezan a separarse (Figura 2-2 B), dejando finalmente los pétalos expuestos aunque que en este estado aún cubren el androceo y el gineceo (Figura 2-2 C).



**Figura 2-2:** Flor de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa', en estado de botón. A. Botón cerrado (BC). B. Botón iniciando apertura. C. Botón abierto (BA). Fotos: M.M.Pérez.

Prosiguieron las etapas de apertura floral, iniciando con la flor abierta (FA), en la que se aprecia el inicio de la separación de los pétalos dejando expuestos el androceo y el gineceo (Figura 2-3 A). Los pétalos se abren llegando a estar casi paralelos al eje longitudinal del receptáculo de la flor (Figura 2-3 B). Los estigmas y las anteras se aprecian turgentes y sin signos de oxidación (Figura 2-3 C). Se detecta el inicio de la dehiscencia de las anteras por la presencia de algunos granos de polen adheridos a ellas.





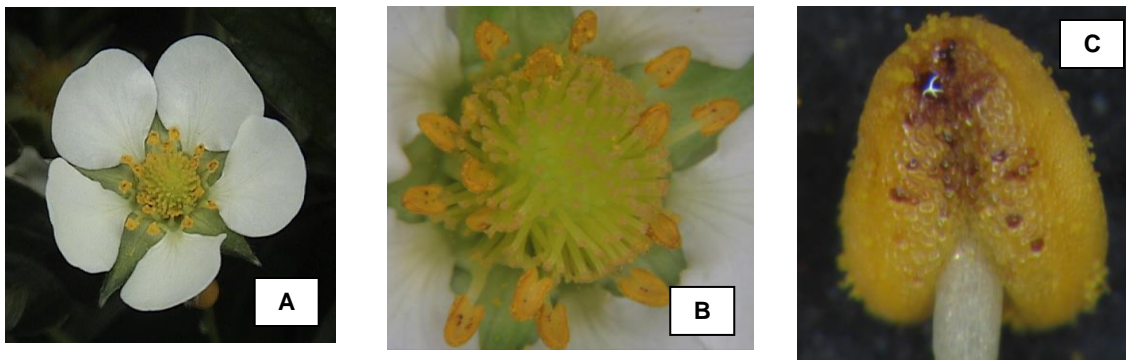
**Figura 2-3:** Flor abierta (FA) en fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa'. A. Flor iniciando apertura. B. Flor abierta. C. Apariencia turgente de anteras y estigmas en el estado de flor abierta. Fotos: M.M. Pérez.

En el siguiente estado de la flor, denominada completamente abierta (FCA), se aprecia una total apertura y exposición del androceo y el gineceo, con los pétalos casi en posición perpendicular al eje longitudinal del receptáculo (Figura 2-4 A). En este estado las evidencias de procesos oxidativos tanto en las anteras como en los estigmas son mínimas (Figura 2-4 B).



**Figura 2-4:** Flor de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa', completamente abierta (FCA). A. Apariencia general de la flor. B. Detalle de antera. Fotos: M.M. Pérez.

Cuando empezaron a observarse a simple vista ligeros signos de oxidación en las anteras, éstas se clasificaron en el siguiente estado: flor completamente abierta con anteras iniciando oxidación (FCA AIOx) (Figura 2-5 A a C). Posteriormente, las flores fueron presentando un mayor grado de oxidación de los tejidos de sus anteras y pérdida de turgencia, siendo clasificadas en el estado de flor completamente abierta con anteras oxidadas (FCA AOx) (Figura 2-6 A a C). Cuando la oxidación de las anteras alcanzó el mayor grado y se presentó la caída de los pétalos, las flores fueron catalogadas en el estado de flor completamente abierta con anteras totalmente oxidadas (FCA ATOx) (Figura 2-7 A a C).



**Figura 2-5:** Flor de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa', completamente abierta con anteras iniciando oxidación (FCA AIOx). A. Apariencia general de la flor. B. Apariencia de anteras y estigmas. C. Detalle de antera. Fotos: M.M. Pérez.

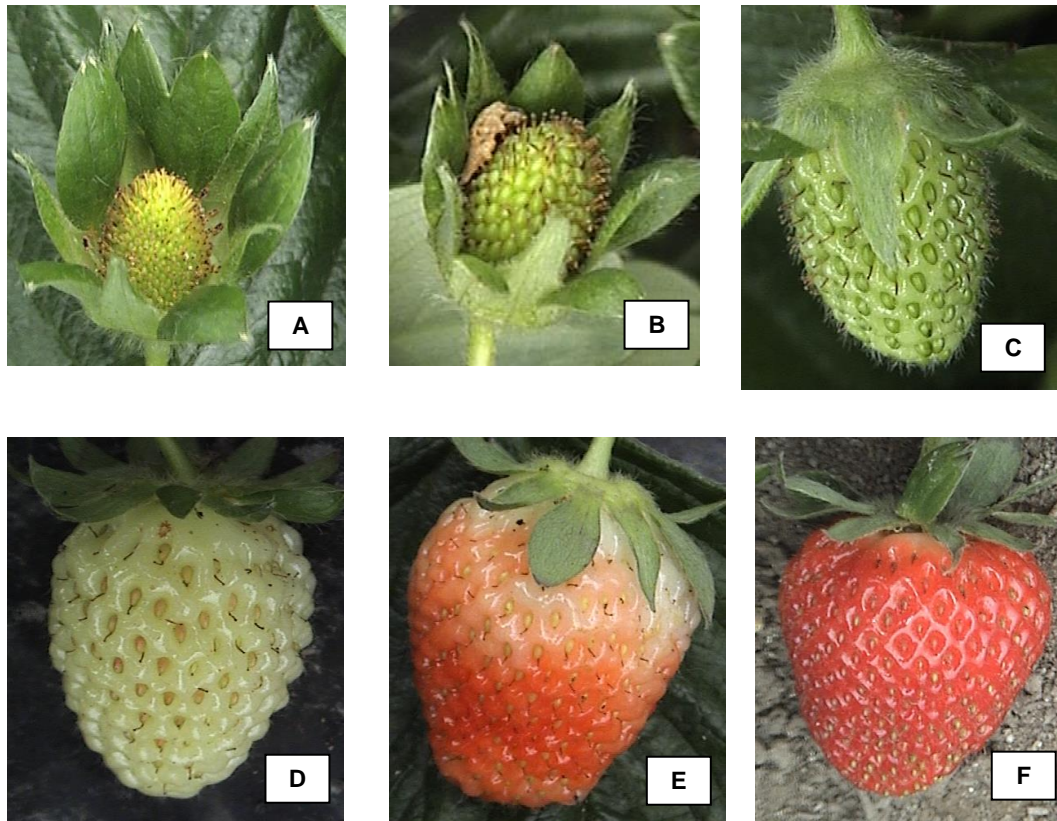


**Figura 2-6:** Flor de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa', completamente abierta con anteras oxidadas (FCA AOx). A: apariencia general de la flor; B: apariencia de anteras y estigmas; C: detalle de antera. Fotos: M.M. Pérez.



**Figura 2-7:** Flor de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa', completamente abierta con anteras totalmente oxidadas (FCA ATOx). A: apariencia general de la flor; B: apariencia de anteras y estigmas; C: Detalle de antera. Fotos: M.M. Pérez.

La etapa del cuajado del fruto (Cfr) (Figura 2-8 A y B), se determinó cuando se presentó la caída total de los pétalos de la flor, el repliegue de los sépalos sobre el receptáculo y el inicio de la elongación de éste, con la clara presencia de los aquenios inmaduros de color verde. Posteriormente, se presentó la etapa de Fructificación (Fr) (Figura 2-8 C a F), determinada por el crecimiento y maduración del receptáculo y de los aquenios hasta alcanzar el punto de cosecha (Figura 2-8 F).



**Figura 2-8:** Fruto de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' en diferentes estados. A y B. Cuajamiento del fruto (Cfr). C, D y E. Crecimiento y maduración del receptáculo y de los aquenios. F. Fruto en punto de cosecha (Fr). Fotos: M.M. Pérez.

### 2.3.1 Duración de los estados de la flor y el fruto

Una vez definidos los estados involucrados en la floración y fructificación, se procedió a marcar 99 botones florales, de posición II, que fueron tomados dentro de tres inflorescencias seleccionadas de tres plantas distintas por sección de cama, en todas las camas del cultivo. Desde el día de aparición del botón floral y hasta la cosecha del fruto, se realizó una inspección de cada flor cada 24 horas, para determinar en cuál de los estados de desarrollo se encontraba.



Posteriormente se estableció la duración en días de cada uno de los nueve estados definidos, empleando estadística descriptiva mediante promedio y desviación estándar.

### 2.3.2 Madurez y receptividad de los estigmas

Inicialmente, a partir de observaciones de la apertura y la coloración de los estigmas en las diferentes etapas de la flor de fresa, se establecieron unos estados para describir su madurez. Los estigmas grado 1 (Figura 2-9 A), presentaron color verde, estuvieron cerrados y con las papilas unidas. En los grado 2 (Figura 2-9 B), las papilas se mostraron hinchadas, pero aún cerradas y con coloración púrpura. En el grado 3, las papilas se mostraron abiertas (Figura 2-9 C), alcanzando máxima apertura en el grado 4 (Figura 2-9 D). En el grado 5 se observó una pérdida de turgencia en los estigmas e inicio de oxidación en éstos y en los estilos (Figura 2-9 E), procesos que continuaron hasta la senescencia de los pistilos que se registró como grado 6 (Figura 2-9 F).



**Figura 2-9:** Grados de madurez de los estigmas de las flores de fresa *Fragaria x ananassa* ‘Camarosa’, cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia), basados en la apertura, turgencia y coloración de las papilas en la superficie estigmática. A. Estigmas grado 1; B. Estigmas grado 2; C. Estigmas grado 3; D. Estigmas grado 4; E. Estigmas grado 5; F. Estigmas grado 6. Fotos: M.M. Pérez.

Posteriormente, se tomó una muestra de 20 flores de fresa de cada estado de la flor (FA, FCA, FCA AIOx, FCA AOx y FCA ATOx), que fueron observadas bajo estereoscopio en aumento de 20 X, para calificar el grado de madurez que predominaba en sus estigmas, de acuerdo con la escala presentada en la Figura 2-9. Este muestreo se repitió en tres diferentes días.

Los datos fueron procesados empleando estadística descriptiva. Se determinó el porcentaje de flores muestreadas cuyos estigmas se encontraban en cada grado de madurez establecido.

Para determinar la receptividad de los estigmas, se efectuó una prueba de la reacción enzimática de las peroxidases, adaptada de la metodología propuesta por Arnold (1982), Macior (1986), Herrera (1987) y Osborn *et al.* (1988) citados por Kearns e Inouye (1993). Se tomó una muestra de cinco flores de cada estado de la flor de fresa (FA, FCA, FCA AIOx, FCA AOx y FCA ATOx) y a diferentes horas del día (9:00 am, 11:00 am, 1:00 pm y 3:00 pm). Se realizaron tres réplicas de la prueba, en tres días diferentes para cada estado de la flor.

De cada flor muestreada se extrajo un pistilo ubicado en la región basal y en la apical del receptáculo floral. Cada pistilo fue sumergido en una solución de peróxido de hidrógeno al 3% durante 2 s; luego, fue colocado sobre una lámina porta-objeto y se observó bajo estereoscopio y durante 1 min la actividad de burbujeo sobre el estigma. La intensidad del burbujeo de cada estigma fue calificada de acuerdo a la siguiente escala: 0. Nula, 1. Leve, 2. Fuerte y 3. Muy fuerte. Dicha escala se fundamentó en que la receptividad de los estigmas está relacionada directamente con la intensidad de la reacción al peróxido de hidrógeno, de manera que los estigmas más receptivos muestran un burbujeo más violento mientras que los de menor receptividad exhiben una baja actividad (Kearns e Inouye, 1993).

Para el análisis de los datos de la receptividad de los estigmas apicales y basales, en el programa SAS 9.2 se practicó un Anova empleando un modelo de dos factores: tiempo (horas del día) y estado de la flor, así como su interacción. Las pruebas de comparación múltiple que se aplicaron fueron Tukey y una prueba de T protegida por Fisher (LSD) cuando se presentaron pocos datos.

## **2.4 Oferta de recursos florales para insectos polinizadores**

### **2.4.1 Disponibilidad y viabilidad del polen**

Para la disponibilidad, se estimó la cantidad de polen que ofrecieron las flores de fresa en sus diferentes estados. Para ello, se colectaron cinco flores de posición II, de cada uno de los estados de las flores abiertas: FA, FCA, FCA AIOx, FCA AOx y FCA ATOx. Las flores fueron recolectadas a diferentes horas del día: 9:00 am, 11:00 am, 1:00 pm y 3:00 pm. Esta muestra se tomó en tres días diferentes para cada horario.

Sobre cada flor fresca se realizó un barrido de las anteras empleando un pincel de pelo de marta No. 2, adaptando la metodología propuesta por Willmer *et al.* (1994). El propósito de utilizar este método de barrido fue estimar indirectamente la cantidad de granos de polen que podrían quedar adheridos al cuerpo de las abejas. El barrido comprendió tres pases dobles sobre los verticilos de las anteras. La brocha del pincel era enjuagada luego de cada pase doble en una solución de 0.5 mL de alcohol etílico al 60% con una gota de glicerina y luego era secada con papel absorbente antes de realizar el siguiente pase. Posteriormente, la solución con las

muestras de cada flor, se dispuso en cámara de Neubauer para contabilizar los granos de polen bajo microscopio (Kearns e Inouye, 1993).

La viabilidad de los granos de polen se determinó *in vitro* mediante la prueba del porcentaje de germinación (Kearns e Inouye, 1993). No se efectuó un análisis específico para determinar la viabilidad del polen, ya que según lo demostrado por Paydas *et al.* (2000a y 2000b) la germinación del polen medida con el método de la gota suspendida, está en concordancia con las tasas de viabilidad del mismo determinadas por los métodos TTC (cloruro de trifeniltetrazolio) y FDA (diacetato de fluoresceína), en diversos cultivares de fresa.

Para medir el porcentaje de germinación se colectaron cinco flores por estado fenológico y para cada horario de muestreo; las muestras fueron tomadas en tres días diferentes para cada horario. Empleando un pincel de pelo de marta No. 2, se efectuó un barrido que consistió en realizar dos pases dobles sobre los verticilos de las anteras de las flores recién cortadas. Sobre una lámina porta-objeto fueron dispuestas dos gotas del medio líquido Brewbaker-Kwack mencionado por Kearns e Inouye (1993), ajustando la concentración de sacarosa al 20% de acuerdo con Paydas *et al.* (2000a y 2000b) y Aslantas y Pirlak (2002) (Anexo A). El polen colectado en cada pase fue depositado con el pincel en el medio. Cada lámina fue colocada en una cámara húmeda, utilizando un plato *petri* con papel absorbente humedecido en su base. Las láminas se dispusieron en una incubadora a 22 °C por 24 horas. Posteriormente, cada lámina fue observada bajo microscopio y se contabilizaron 100 granos de polen, determinando el porcentaje de aquellos que presentaron emisión del tubo polínico.

Para el análisis de la disponibilidad y viabilidad del polen, en el programa SAS 9.2 se realizó un Anova con un modelo de dos factores: tiempo (horas del día) y estado de la flor, así como su interacción. Como pruebas de comparación múltiple se aplicaron Tukey y una prueba de T protegida por Fisher (LSD) cuando se disponía de pocos datos. En el programa Microsoft Excel 2010 se efectuó un análisis de regresión lineal entre la temperatura del aire y la humedad relativa registradas en el momento de tomar las muestras y la disponibilidad y viabilidad del polen encontradas.

## 2.4.2 Disponibilidad de néctar

Uno de los métodos más utilizados para los estudios de oferta de néctar consiste en la extracción del mismo mediante el empleo de tubos microcapilares de 1 a 5  $\mu\text{L}$  de capacidad, lo cual permite su cuantificación volumétrica. Además, ese método de extracción facilita el depositar las muestras en los lectores de los refractómetros y efectuar la medición de los °Brix como estimadores del contenido de azúcares (Kakutani *et al.* 1993; Kearns e Inouye, 1993; Willmer *et al.*, 1994). En la presente investigación, inicialmente se consideró aplicar esa metodología de extracción, sin embargo se encontró que la cantidad de néctar en las flores de fresa 'Camarosa'

bajo invernadero fue tan bajo que resultó prácticamente imposible colectarlo mediante capilares aun empleando los de menor capacidad. En ensayos preliminares, la mayor cantidad de néctar que logró colectarse tomando una muestra compuesta de varias flores fue de 0.1  $\mu\text{L}$ . Al respecto, Kakutani *et al.* (1993), encontraron que el volumen de néctar en flores de fresa del cultivar 'Houkou-wase' bajo invernadero fue  $0.07 \pm 0.02 \mu\text{L}/\text{flor}$  y que en más del 80% de las flores muestreadas no fue posible medirlo.

Por lo anterior, se optó por utilizar una metodología basada en una calificación visual y cualitativa del nivel de néctar en los 3 a 5 nectarios que lograban apreciarse por flor.

A partir de muestras compuestas de cinco flores colectadas de cada estado de la flor abierta (FA, FCA, FCA AIOx, FCA AOx y FCA ATOx) y tomadas en diferentes horas del día (9:00 am, 11:00 am, 1:00 pm y 3:00 pm), se procedió a calificar su disponibilidad de néctar. Este muestreo se repitió tres veces en el tiempo.

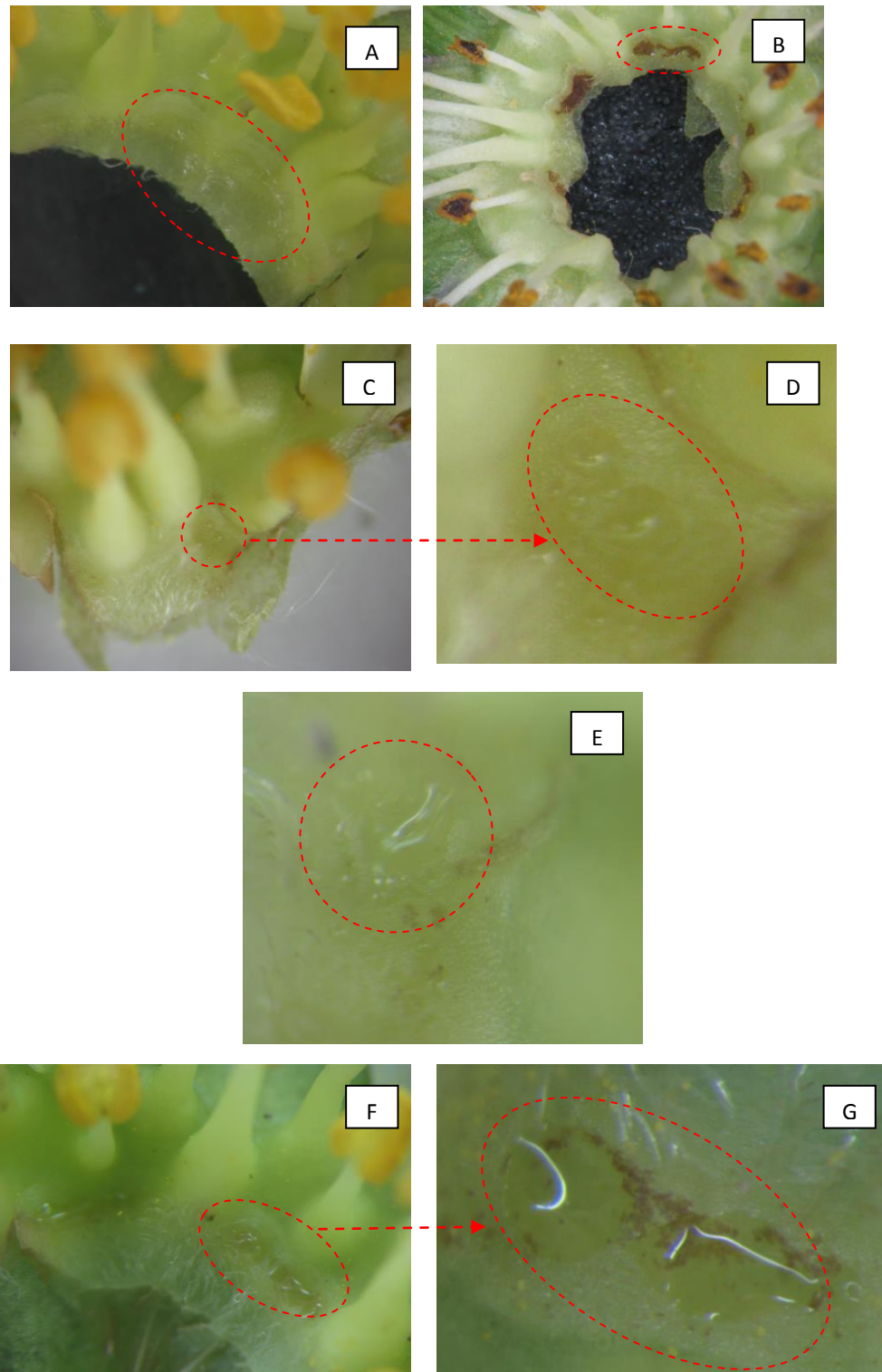
Sobre cada flor recién cortada se procedió a observar los nectarios bajo estereoscopio en aumento de 20 X. Se determinó el nivel de néctar de cada flor de acuerdo a la escala de calificación presentada en la Figura 2-10.

Para el análisis de los datos sobre la disponibilidad del néctar, con el programa SAS 9.2 se practicó un Anova empleando un modelo de dos factores: tiempo (horas del día) y estado de la flor, así como su interacción. Como pruebas de comparación múltiple se aplicaron Tukey y una prueba de T protegida por Fisher (LSD) para los casos donde se presentaban pocos datos. En el programa Microsoft Excel 2010 se efectuó un análisis de regresión lineal entre la temperatura del aire y la humedad relativa registradas en el momento de efectuar la toma de las muestras y la disponibilidad del néctar encontrada.

### 2.4.3 Oferta floral en el cultivo de fresa

Pasados 15 días de la introducción de la colonia de *B. atratus* en el cultivo de fresa y hasta aproximadamente cinco meses después cuando fue retirada, se determinó la oferta de estados florales por planta. Para ello se seleccionó mediante un muestreo sistemático una planta por cama, para un total de 11 plantas por fecha de muestreo. Se cuantificó en cada una el número de botones florales (que comprendió BC y BA), de flores abiertas (incluyendo FA hasta FCA ATOx) y de frutos (considerando desde CFr hasta Fr). Este muestreo se realizó cada 15 días.

Los resultados fueron procesados con estadística descriptiva, calculando el promedio y el error estándar para las categorías de botones, flores abiertas y frutos en cada fecha de muestreo.



**Figura 2-10:** Niveles de néctar en las flores de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa', según la apariencia de los nectarios. A y B: Nivel 1 (nectarios vacíos o secos); C y D: Nivel 2 (nectarios con gotas pequeñas de néctar); E: Nivel 3 (nectarios con gotas grandes de néctar); F y G: Nivel 4 (nectarios llenos). Fotos: M.M. Pérez.



## 2.5 Cría y seguimiento del desarrollo de la colonia de *B. atratus*

La colonia de *B. atratus* que se utilizó en este trabajo fue criada en condiciones de cautiverio, siguiendo los protocolos propuestos por el grupo de investigación en Ecología y Biodiversidad de Abejas Silvestres de la Universidad Militar (Almanza, 2007; Cruz *et al.*, 2007; Cruz *et al.* 2008).

La colonia inició a partir de una reina que fue colectada el 15 de junio de 2006, fecha que correspondió al periodo entre junio – agosto, reportado como uno de los dos que durante el año presentan la mayor abundancia de reinas sobre las flores en diferentes localidades de la Sabana de Bogotá (Cruz *et al.*, 2007). La reina fue capturada cuando estaba forrajeando sobre flores de carretón morado (*Trifolium repens*), en zona rural de Cajicá (Cundinamarca) en el Campus Nueva Granada, a 2580 msnm, longitud 74°0.552' O y latitud 4°56.543' N. Fue depositada de manera individual en un recipiente de vidrio con ventilación y trasladada junto con otras reinas colectadas a un cuarto de cría.

La reina fue colocada inicialmente en una caja de cría de madera, de 12.5 cm de frente por 7 cm de alto y 5 cm de fondo. La caja de iniciación presentaba en la cara frontal una lámina de vidrio para permitir la observación de la colonia; disponía de un orificio en la cara superior, para facilitar su alimentación mediante el suministro de polen y permanecía cerrado con un tapón de caucho. También incluyó un orificio en una cara lateral para permitir la inserción de un bebedero para aves, que contenía una solución de agua y azúcar blanca en igual proporción. La base de la caja consistió en una malla metálica para facilitar la salida de los desechos y una lámina de cartón corrugado como soporte. Cada dos o tres días la colonia fue alimentada con una masa de polen fresco moldeada como un cilindro, elaborada a partir de la maceración de una porción de solución azucarada y polen colectado por *A. mellifera*, que fue suministrado por un apicultor certificado en producción orgánica de polen. También se renovaba la solución azucarada dispensada en el bebedero. La caja de iniciación fue dispuesta en un cuarto de cría, oscuro y con condiciones ambientales semi-controladas, con un rango de temperatura de 28 a 30°C y de humedad relativa entre el 60 y 90%.

Cinco días después de colocar la reina en la caja de iniciación, se observaron las primeras posturas y *celdas* de huevo. A los 22 días se distinguían claramente cinco *celdas* de pupa, de las cuales emergieron a los 27 días la primera obrera y a los 33 días las otras cuatro. Cincuenta y un días después del inicio del proceso de cría, la colonia ya contaba con diez obreras. En ese momento se cambió la caja de cría por una de mayor tamaño, ubicando la colonia en una caja de madera de 12 por 19 por 18 cm, diseñada con una lámina de acetato transparente en la cara superior y los orificios para el suministro del polen y la instalación del bebedero.

Hacia los 97 días la colonia alcanzó las 55 obreras. En ese momento fue trasladada a otra cámara de cría en la que estuvo en condiciones de semicautiverio para su acondicionamiento antes de ser llevada al cultivo de fresa. En dicha cámara las obreras pudieron salir de la caja de cría y a vuelo

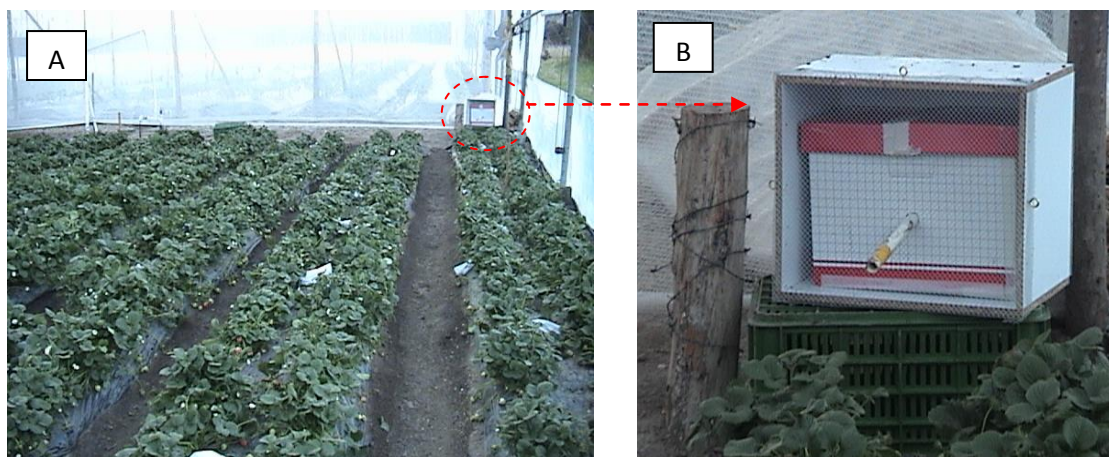
libre forrajear visitando flores de especies de plantas presentes en una pradera compuesta predominantemente por carretón morado (*T. repens*) y pasto kikuyo (*Pennisetum clandestinum*). No hubo control de las condiciones de temperatura ni de la humedad relativa en esta cámara. No se le suministró polen a la colonia sino únicamente la solución azucarada. Allí permaneció por 21 días hasta que fue llevada al invernadero e instalada en el cultivo de fresa.

Al momento de su introducción en el cultivo, la colonia, con 118 días después de iniciar su cría (10 de octubre de 2006), estaba compuesta por una reina, 35 obreras, abundantes *celdas* de larva y pupa y cubierta en un 70% por el *involucro*. La colonia fue ubicada a la altura del cultivo, en un extremo del lote cercana a una cortina lateral de ventilación del invernadero que nunca fue cerrada y estuvo alejada de la zona de paso de personal y maquinaria (Figura 2-11 A). La caja de cría de la colonia fue colocada dentro de un contenedor de cartón, que a su vez se introdujo en una cámara de triplex con una malla protectora en la cara frontal; en el orificio de entrada y salida del nido se dispuso un tubo de PVC de ½ pulgada de color blanco y con una banda de plástico amarillo en el extremo apical (Figura 2-11 B).

Periódicamente se retiró la colonia del cultivo para ser llevada al laboratorio y observar su desarrollo. Para ello se retiraba la colonia hacia las 6:00 am, se procedía a dormir los adultos aplicando CO<sub>2</sub> y luego se verificaba la supervivencia de la reina, se contabilizaba el número de obreras vivas, de machos, de nuevas reinas y se estimaba la cantidad de *celdas* de huevo, larva y pupa (Figura 2-12). En el cuadro 2-1 se presentan los resultados de estas observaciones.

En la colonia empleada en el estudio se presentaron todas las fases reportadas en la literatura para esta especie: fase solitaria, fase subsocial, fase eusocial, el *punto de cambio* y el *punto de competencia*. Además, su tamaño estuvo acorde con lo esperado según Free (1970), ya que en sus inicios tuvo entre 30 y 50 obreras y en el clímax de su desarrollo entre 150 y 200 obreras. La duración de su ciclo así como la cantidad de nuevas reinas que produjo, estuvo acorde con lo reportado por Cruz *et al.* (2008) para el método de cría empleado. La colonia permaneció en el cultivo de fresa durante 141 días, desde su introducción hasta que fue retirada cuando murió la reina fundadora y ocurrió la producción de machos y de nuevas reinas.

En el intento de aumentar las visitas de las obreras de *B. atratus* a las flores de fresa, durante el proceso de cría de la colonia y el tiempo que permaneció en el cultivo, se adaptaron algunas técnicas que referencia la literatura para inducir a las obreras (Vásquez *et al.* 2006). Por ejemplo, se recurrió macerar anteras extraídas de flores de fresa del cultivo y a mezclarlas con las masas de polen que eran suministradas manualmente a la colonia como fuente de alimentación durante su proceso en el cuarto de cría. Adicionalmente, en algunas de las inspecciones del interior de la colonia que se efectuaron periódicamente cuando era trasladada del cultivo al laboratorio, se procedía a aislar por unos minutos algunas obreras dentro de cajas de fósforos que contenía flores de fresa recién cortadas, con el fin de que estuvieran en contacto con el polen y con las fragancias de las flores de esta especie.



**Figura 2-11:** Ubicación de la colonia de *Bombus atratus* introducida en el cultivo de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' bajo invernadero. A: Ubicación de la colonia a la altura del cultivo, en un extremo de la parcela y contigua a la cortina de ventilación lateral del invernadero. Fotos: M.M.Pérez.



**Figura 2-12:** Interior de la colonia de *Bombus atratus* introducida en el cultivo de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' a los 143 días después del inicio de la cría. A: *Celdas* de huevo. B: *Celda* de larva. C: *Celda* de Pupa. D: *Celda* de néctar. E. Involucro. Foto: M. M. Pérez.

**Cuadro 2-1:** Seguimiento del desarrollo de la colonia de *Bombus atratus* introducida en el cultivo de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa'. DDI: Días después de la introducción de la colonia en el cultivo. DDC: Días después de iniciar la cría de la colonia.

DDI (DDC)	Supervivencia de la reina	No. de obreras	No. de <i>celdas</i> de huevo, larva y pupa	Observaciones generales
5 (123)	Si	35	7 <i>celdas</i> de larva y abundantes <i>celdas</i> de huevo y pupa	Involucro cubriendo un 70% de la colonia. Descomposición y fermentación del polen.
10 (128)	Si	50	Abundantes <i>celdas</i> de huevo, larva y pupa	Descomposición del polen, pudrición de las <i>celdas</i> de la base de la colonia, crecimiento de hongos en las <i>celdas</i> de almacenamiento de néctar. Cambio de la caja de cría interna y limpieza de la base de la colonia.
25 (143)	Si	197	17 <i>celdas</i> de huevo, 40 <i>celdas</i> de larva y 109 <i>celdas</i> de pupa	Descomposición del polen y pudrición de las <i>celdas</i> de la base de la colonia. Cambio de la caja de cría interna de madera por una plástica.
63 (181)	Si	>200	25 <i>celdas</i> de huevo, 27 <i>celdas</i> de larva, 70 <i>celdas</i> de pupa, 7 <i>celdas</i> de reina sin eclosionar	Se observó un macho dentro del nido.
84 (202)	No	>200	Abundantes <i>celdas</i> de huevo, larva y pupa, <i>celdas</i> de reina eclosionadas	La reina fundadora no se encontró. En días anteriores se observaron al menos dos reinas emergidas saliendo del nido.
92 (210)	Si, una reina nueva	150	Abundantes <i>celdas</i> de huevo y larva, 40 <i>celdas</i> de pupa	Se observó una reina de las emergidas dentro del nido
106 (224)	Si, dos reinas nuevas	30	9 <i>celdas</i> de huevo, 42 <i>celdas</i> de larva, 79 <i>celdas</i> de pupa	Se encontraron dos reinas emergidas en el nido y se dejó una sola. Se encontró un macho dentro del nido.

## 2.6 Comportamiento de forrajeo de la colonia de *B. atratus* en el cultivo de fresa

### 2.6.1 Salidas y entradas de las obreras al nido

Como un indicador de la actividad de la colonia, se registró tanto el número de obreras que salían del nido como las que entraban y el tipo de recursos que ingresaban. Estas observaciones se realizaron durante períodos de tiempo de una hora, en diez intervalos durante el día, desde las 7:00 am hasta las 5:00 pm. El esfuerzo total de muestreo fue de 30 horas, con tres horas por cada intervalo horario.

Para establecer el tipo de recursos que las obreras ingresaban al nido, se procedió a observarlas cuando se posaban sobre el tubo de PVC del orificio de entrada y se determinó si llevaban cargas de polen en sus corbículas. En caso que las presentaran, se registraba como una entrada de polen o polen y néctar, y en caso contrario era registrada como entrada de néctar.

Los datos fueron procesados mediante estadística descriptiva, estableciendo la frecuencia de entradas y salidas de las obreras para cada uno de los intervalos de tiempo evaluados. Así mismo, se determinó tanto el porcentaje de entradas de polen o polen y néctar y de solo néctar.

### 2.6.2 Comportamiento de las obreras en su visita a las flores de fresa

Se efectuaron recorridos entre las camas del cultivo para realizar el seguimiento individual de las obreras que se observaran visitando las flores de fresa. Estos recorridos tuvieron una duración de una hora cada uno y se realizaron en diferentes momentos del día entre las 7:00 am y las 5:00 pm, y en diferentes días durante el periodo en que la colonia permaneció en el cultivo. El esfuerzo total de muestreo fue de 50 horas, con cinco horas por cada intervalo horario.

Para cada obrera observada, se registró su comportamiento en la visita a la flor en términos del tipo de recurso que colectó, ya fuera polen y/o néctar. Los patrones de comportamiento de las obreras para la colecta de éstos recursos se distinguieron con base las descripciones de Free (1968) para *Bombus* spp. en sus visitas a flores de fresa. También se midió el tiempo de duración de la visita de cada obrera a una flor empleando un cronómetro.

Cada flor que se observó visitada por *B. atratus*, fue marcada. Se registró la hora del día en la que fue visitada, su estado fenológico y su posición dentro de la jerarquía floral de la respectiva inflorescencia.

Para el procesamiento de los datos se empleó estadística descriptiva. Se calculó el tiempo promedio de la visita de una obrera a una flor de fresa. Se determinó el porcentaje de obreras

que visitaron las flores en busca de polen y/o de néctar. Se estableció la frecuencia de visitas de las obreras en función de la hora del día, del estado de la flor y de la jerarquía floral.

### **2.6.3 Reconocimiento y cuantificación del polen adherido al cuerpo de obreras que visitaron flores de fresa**

Este ensayo se realizó con el propósito de determinar si efectivamente el polen de fresa quedaba adherido al cuerpo de las obreras de *B. atratus* en su visita a las flores. Para ello se colectaron tres obreras que se encontraron visitando las flores del cultivo de fresa Camarosa, en diferentes fechas durante el periodo en que la colonia estuvo presente y activa en el cultivo. Cada obrera fue capturada con jama y sacrificada posteriormente en cámara letal con acetato de etilo. Se le efectuó un barrido durante cinco minutos, de la cabeza, tórax, abdomen y patas, empleando un pincel de pelo de marta No. 2, enjuagándolo periódicamente en una solución de 0.5 mL de alcohol etílico al 60% con una gota de glicerina, para depositar los granos de polen colectados.

Sobre dicha solución, previamente agitada, se tomaron 10 muestras de 15  $\mu$ L cada una. Cada muestra fue observada bajo microscopio óptico. Los granos de polen fueron separados inicialmente en morfotipos, incluyendo el correspondiente a fresa 'Camarosa' y luego se procedió a reconocer la familia botánica a la que pertenecía cada uno. Como referencia para el reconocimiento del polen se emplearon los trabajos de Riaño y Veloza (2007), Halbritter *et al.* (2008) y Torres y Gómez (2008). En cada muestra se contabilizó el número de granos de polen de fresa y los pertenecientes a cada familia.

### **2.6.4 Cantidad de flores de fresa visitadas por las obreras en sus viajes de forrajeo**

Durante periodos de tiempo de una hora, se efectuó un recorrido entre las camas del cultivo, haciendo un máximo de diez estaciones de muestreo. En cada estación el observador permaneció por aproximadamente cinco minutos, observó las plantas a su alrededor para establecer si habían obreras de *B. atratus* visitando las flores de fresa y cuantificó el número de flores visitadas.

El esfuerzo total de muestreo fue de 50 horas, realizado en diferentes momentos del día, entre las 8:00 am y las 5:00 pm.

Mediante estadística descriptiva se determinó el promedio y el error estándar del número flores de fresa que fueron observadas siendo visitadas por obreras del abejorro *B. atratus* en periodos de una hora, en diferentes intervalos horarios entre las 8:00 am y las 5:00 pm.

## 2.7 Efecto de las visitas de *B. atratus* a las flores de fresa sobre las características de los frutos

Según Free (1970) y Kearns e Inouye (1993), el procedimiento más común para evaluar el efecto de las visitas de polinizadores es confinar parcelas de cultivo de la planta de interés empleando cajas de malla en campo abierto o secciones aisladas dentro de los invernaderos. En unas parcelas se colocan las colonias de los polinizadores y en otras no, adicionalmente, se pueden instalar otras parcelas dejándolas expuestas a la polinización abierta. Lo anterior permite efectuar comparaciones entre diferentes tratamientos de polinización. Este método ha sido utilizado en otros trabajos sobre polinización en fresa con *A. mellifera* y *Bombus* spp. como los de Moore (1969), Nye y Anderson (1974), Chagnon *et al.* (1989), Kakutani *et al.* (1993), Paydas *et al.* (2000a y 2000b), Zaitun *et al.* (2006), Dimou *et al.* (2008) y Albano *et al.* (2009b).

En las condiciones del presente estudio, debido a que el área del cultivo era pequeña (163.2 m<sup>2</sup>), no fue posible la instalación de cajas de malla para el aislamiento de parcelas dentro del mismo y la introducción al interior de ellas de colonias de *B. atratus*. Por lo anterior, se optó por aplicar como metodología para el aislamiento de las inflorescencias, el empleo de bolsas de malla fina, las cuales han sido utilizadas en otros trabajos como el de Zebrowska (1998) para la evaluación de tratamientos de autopolinización en diversos cultivares de fresa, por Albano *et al.* (2009b) para experimentos con diferentes polinizadores en este mismo cultivo y para el estudio de esta misma especie de abejorro en cultivos de tomate por Aldana *et al.* (2007) y Bernal *et al.* (2007), de lulo por Almanza (2007) y Chavarro (2008) y de mora por Zuluaga *et al.* (2009).

En un primer momento, antes de la introducción de la colonia de *B. atratus* en el cultivo, se efectuó una comparación entre las características de los frutos provenientes de flores que fueron excluidas en bolsas de malla y de aquellos originados de flores sin embolsar o libremente expuestas, con el propósito de valorar el efecto de las bolsas. Se procedió a marcar y a aislar empleando bolsas de malla tipo muselina de color blanco (Figura 2-13), 99 inflorescencias desde la aparición de su primer botón floral. La malla fue retirada de cada inflorescencia cuando se observó el cuajamiento de la totalidad de sus frutos. Paralelamente, también se procedió a marcar otras 99 inflorescencias de las mismas características cuyas flores siempre estuvieron libres o expuestas. Cada semana se realizaron observaciones del desarrollo tanto de las inflorescencias excluidas en las bolsas de malla como de las expuestas. Los frutos producidos se fueron cosechando individualmente en la medida que alcanzaron el grado de madurez correspondiente al 100% de su superficie de color rojo. Todas las inflorescencias, tanto las aisladas como las expuestas, se seleccionaron escogiendo nueve por cada una de las 11 camas del cultivo.



**Figura 2-13:** Inflorescencia de fresa *Fragaria x ananassa* ‘Camarosa’ excluida de la visita de insectos polinizadores mediante una bolsa elaborada con velo blanco tipo muselina. Foto: M.M. Pérez.

Para cada uno de los frutos cosechados se registró el tratamiento de polinización del que procedía, ya fuera de una flor excluida con malla o de una expuesta, así como la posición de la misma dentro de la inflorescencia. Sobre cada fruto se realizaron las mediciones de la longitud y el calibre o diámetro empleando un calibrador. Mediante una balanza analítica electrónica se procedió a tomar el peso fresco individual de cada uno. Por inspección visual se determinó si el fruto presentaba o no alternaciones en la forma que afectaran su calidad comercial de acuerdo a las normas plasmadas en la NTC 4103 (Icontec, 2002). Posteriormente se efectuó el conteo manual del número de achenios bien formados.

Para cada fruto se calculó la tasa de polinización, adaptada de la propuesta por Chagnon *et al.* (1989). Esta fue calculada como la relación entre el número de achenios bien formados, sobre el promedio del número de pistilos de la flor según su posición en la jerarquía floral. De esta manera, la tasa de polinización en el presente trabajo da una idea del número de achenios que efectivamente se formaron, con respecto al número potencial de achenios que podría haber llegado a tener cada fruto según su posición, en donde este último fue obtenido a través del número de pistilos de la flor. El rango de valores que se consideraron para la tasa de polinización estuvo entre 0 y 1.

Los resultados se procesaron mediante pruebas de T aplicadas para las variables de peso, calibre, longitud y número de achenios, efectuadas de manera independiente para las posiciones I a VII de la jerarquía floral. Para la tasa de polinización se empleó la prueba “U de Mann-Whitney” debido a que los datos de dicha variable no presentaron una distribución normal. Se utilizó el programa SAS versión 9.2 con licencia de la Universidad Nacional de Colombia.

Posteriormente, en un segundo experimento, se procedió a contrastar las características de los frutos procedentes de flores visitadas por los abejorros *B. atratus* contra aquellas de flores



---

embolsadas. Para ello, pocos días antes de que se efectuara la introducción de la colonia de los abejorros, se seleccionaron nuevamente 99 inflorescencias que fueron aisladas en bolsas de malla y recibieron el mismo manejo que se mencionó anteriormente hasta la cosecha de los frutos. Simultáneamente, algunas flores de fresa que permanecieron a libre exposición fueron marcadas por ser visitadas al menos una vez por una obrera de la colonia de *B. atratus*, datos que provinieron del experimento descrito en el numeral 2.6.2. Dos veces por semana se revisó el desarrollo de las inflorescencias embolsadas y de las flores que fueron marcadas como visitadas por los abejorros.

Con los frutos cosechados en ambos tratamientos de polinización, es decir, frutos provenientes de flores excluidas con malla y de flores visitadas por *B. atratus*, se realizó una comparación de sus características, considerando las mismas variables y los procedimientos estadísticos antes mencionados.

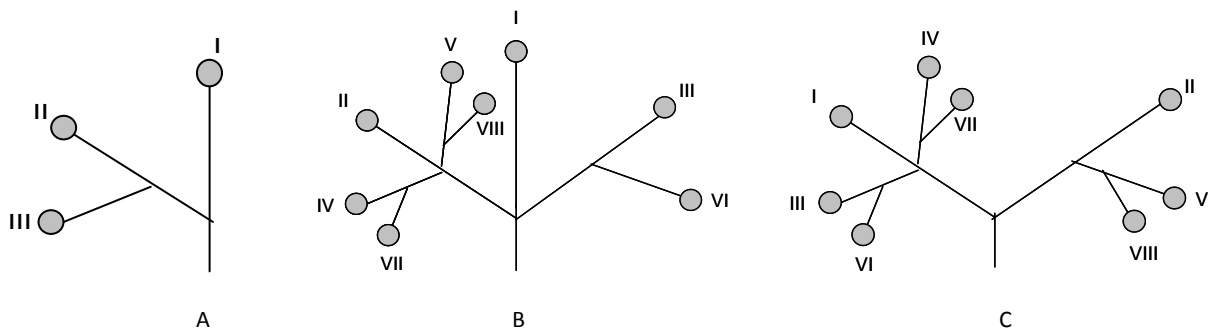


## 3. Resultados

### 3.1 Descripción morfológica de inflorescencias, flores y frutos

#### 3.1.1 Morfología y desarrollo de las inflorescencias

Las inflorescencias del cultivar de fresa 'Camarosa' variaron ampliamente en su arquitectura. Se presentaron diferentes patrones de ramificación, originados por la ausencia total o parcial del eje primario y/o de los ejes pareados secundarios, terciarios y/o cuaternarios. Por lo tanto, también varió el número de flores por inflorescencia y en el orden de su secuencia de apertura. Se reconocieron 27 patrones de inflorescencias, los cuales se presentan en el Anexo B. Los patrones más comunes que se encontraron en 'Camarosa' fueron el tipo 3 con una abundancia del 12%, el tipo 21 con 11% y el 22 con 9% (Figura 3-1).



**Figura 3-1:** Patrones de inflorescencias más comunes encontrados en plantas de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' cultivadas bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia), según su ramificación, número de flores y su orden de apertura. A: Tipo 3. B: Tipo 21. C: Tipo 22. Los números romanos representan el orden de apertura de las flores.

El número de flores por inflorescencia varió considerablemente, ya que se encontraron desde las conformadas por una sola flor hasta aquellas con 11 flores. La cantidad más frecuente de flores por inflorescencia fue de 6 y de 8, cada una con una frecuencia del 20%, seguidas de aquellas con 3 y 5 flores, con el 14.44% cada una (Cuadro 3-1).

**Cuadro 3-1:** Porcentaje de inflorescencias de fresa *Fragaria x ananassa* del cv. Camarosa sembrado bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia), que presentaron distintas cantidades flores.

Número de flores por inflorescencia	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Porcentaje de inflorescencias observadas (%)	2	1	14	4	14	20	8	20	9	3	3

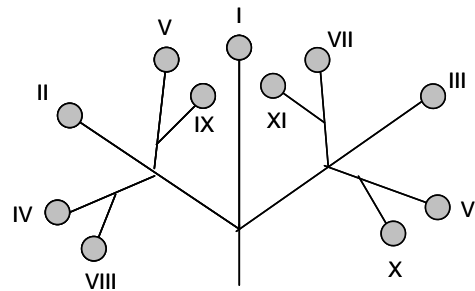
En cuanto a la distribución de las flores dentro de las inflorescencias, también se observó una gran variabilidad, originada por los diferentes patrones de ramificación que se presentaron. La secuencia de apertura de las flores dentro de las inflorescencias solo tuvo correspondencia con el patrón de ramificación esperado en 17 de los 27 tipos de inflorescencias encontrados. En éstos, el botón floral que primero abrió (I), siempre correspondió a aquel ubicado en el eje primario y central de la inflorescencia. Posteriormente, la secuencia de apertura floral continuó con las flores de los ejes secundarios, seguida de las de los ejes terciarios y finalmente con aquellas de los cuaternarios.

En nueve de los tipos de inflorescencias encontrados (Anexo B, tipos No. 5, 6, 8, 10, 11, 12, 13, 16, y 22), no se presentó eje central sino dos ejes aparentemente secundarios y opuestos, cuyas flores abrieron casi de manera simultánea. En éstos, la flor de posición I se ubicó en uno de los ejes secundarios.

La forma más completa de ramificación se observó en el tipo No. 27, con 11 flores (Figura 3-2); sin embargo fue poco abundante (3.33%). En este tipo se reconoció un eje primario y central que presentó una flor apical; en la parte basal de este eje se presentó la ramificación secundaria originando dos ejes secundarios opuestos que también sostuvieron una flor en su parte terminal. En la porción basal de cada eje secundario tuvo lugar la ramificación terciaria, generando un par de ejes terciarios, opuestos y que igualmente soportaron una flor apical. Sobre cada eje terciario se presentó nuevamente un evento de ramificación, pero originando solamente un eje cuaternario con su respectiva flor.

Aunque algunas inflorescencias presentaron la misma cantidad de flores, éstas variaron en su posición debido al patrón de ramificación. Tal fue el caso de aquellas conformadas por 6 flores, para las que se encontraron 8 tipos diferentes de organización floral (Anexo B, tipos No. 11 a 18).

Situación similar se presentó para las inflorescencias de 4, 5 y 9 flores, donde se reconocieron 3 tipos distintos para cada una (Anexo B).



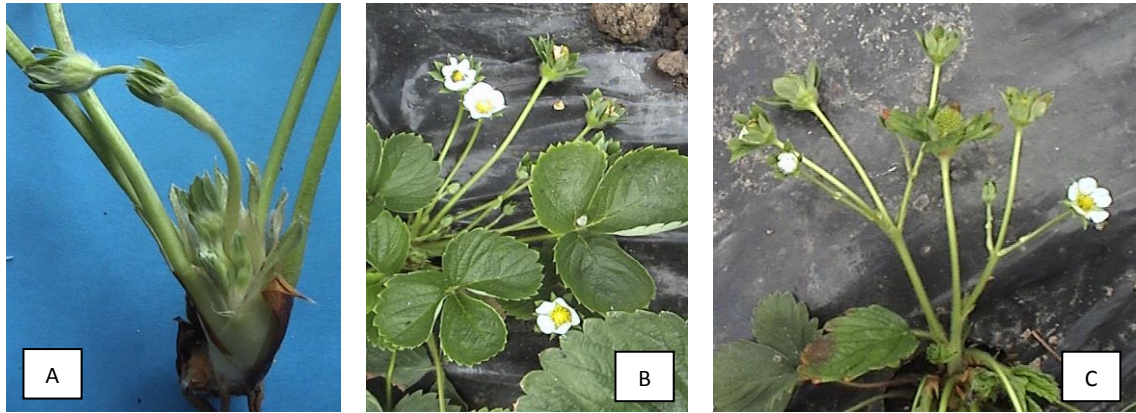
**Figura 3-2 :** Patrón de ramificación más completo encontrado en plantas de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' cultivadas bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia). Corresponde al tipo catalogado como No. 27. Los números romanos representan el orden de apertura de las flores.

Los anteriores resultados tuvieron correspondencia con los trabajos de Foster y Janick (1969) y Branzanti (1989), quienes señalan que cada cultivar presenta inflorescencias con características especiales y que incluso dentro de un mismo cultivar pueden encontrarse grandes diferencias entre éstas.

Dada la gran variabilidad encontrada en 'Camarosa', en este trabajo no se clasificaron las flores como primarias, secundarias, terciarias y cuaternarias, según lo indicado en la literatura para el caso de fresa, sino que simplemente se nombraron según su orden de apertura dentro de las inflorescencias, independiente del eje de ramificación al que pertenecieran.

Los primeros botones florales de las inflorescencias se encontraron ocultos entre las hojas de la planta, hacia la parte basal cercanos a las coronas (Figura 3-3 A). El rápido crecimiento de los ejes de ramificación permitió la elongación de los pedicelos, de modo que cuando los botones abrían ya sobresalían por encima del follaje de la planta, favoreciendo la exposición de la flor cuando ocurrió su apertura (Figura 3-3 B). Esto mismo ocurrió con los botones de los ejes secundarios, terciarios y cuaternarios, cuyas flores alcanzaron alturas y grados de exposición similares a las que presentaron aquellas de posiciones anteriores (Figura 3-3 C).

Teniendo en cuenta la ocurrencia de los diferentes tipos de inflorescencias y su número de flores, se efectuó una estimación de la cantidad que pertenecería a cada una de las posiciones dentro de la jerarquía floral (Cuadro 3-2). Se calculó que del total de flores, un 48% correspondería a las de las primeras tres posiciones, un 36% a aquellas de las posiciones IV a VI y el 16% restante a las posiciones VII a XI.



**Figura 3-3 :** Secuencia de la ramificación y elongación de los ejes de las inflorescencias en fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia).

**Cuadro 3-2:** Estimación del porcentaje de flores que pertenecerían a cada una de las posiciones dentro de la jerarquía floral en fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia).

Posición de las flores dentro de las inflorescencias	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
Porcentaje de ocurrencia con respecto al total (%)	16	16	16	13	12.5	10	7	6	2	1	0.5

A pesar que se encontraron inflorescencias de fresa 'Camarosa' hasta de 11 flores, solo se desarrollaron frutos provenientes de aquellas que ocuparon hasta la séptima posición. El aborto floral, relacionado con la ausencia en el desarrollo de los frutos, se evidenció en flores abiertas en las que se presentó la caída de los pétalos, senescencia de anteras y pistilos, ningún desarrollo de los aquenios ni engrosamiento del receptáculo floral (Figura 3-4). El porcentaje de aborto de flores abiertas o de ausencia en el desarrollo de los frutos, aumentó conforme su jerarquía y afectó especialmente a aquellas de la posición V en adelante, alcanzando hasta un 100% en aquellas de posición IX, X y XI (Cuadro 3-3).



**Figura 3-4:** Aborto floral o ausencia del desarrollo del fruto en fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia). Foto: M.M.Pérez.

**Cuadro 3-3:** Porcentaje de flores abiertas que no mostraron el desarrollo del fruto, según su jerarquía dentro de las inflorescencias en fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia).

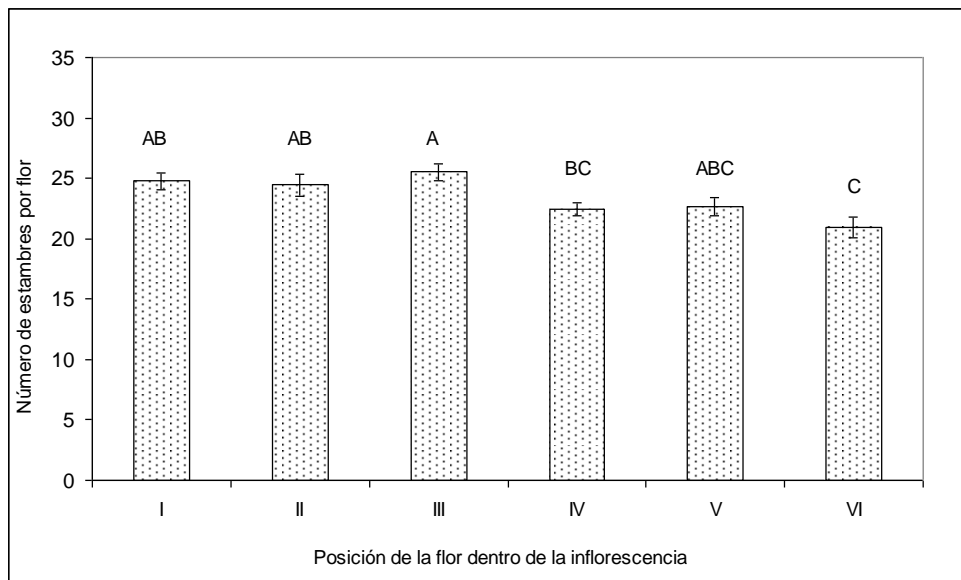
Posición de la flor dentro de la inflorescencia	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
Porcentaje de aborto floral o de frutos no desarrollados (%)	0	1	10	17	38	41	65	71	100	100	100

### 3.1.2 Número de estambres y pistilos

Tanto el número de órganos masculinos como femeninos en las flores de fresa 'Camarosa', varió significativamente de acuerdo a la jerarquía floral. El número de estambres fue diferente según la posición de la flor dentro de la inflorescencia ( $P > F 0.0002$ ), encontrando que las flores de posición I a III presentaron un mayor número de estambres frente a las demás. Para las de posición I se registraron en promedio 24.79 estambres, para las de II 24.47 y para las de III se

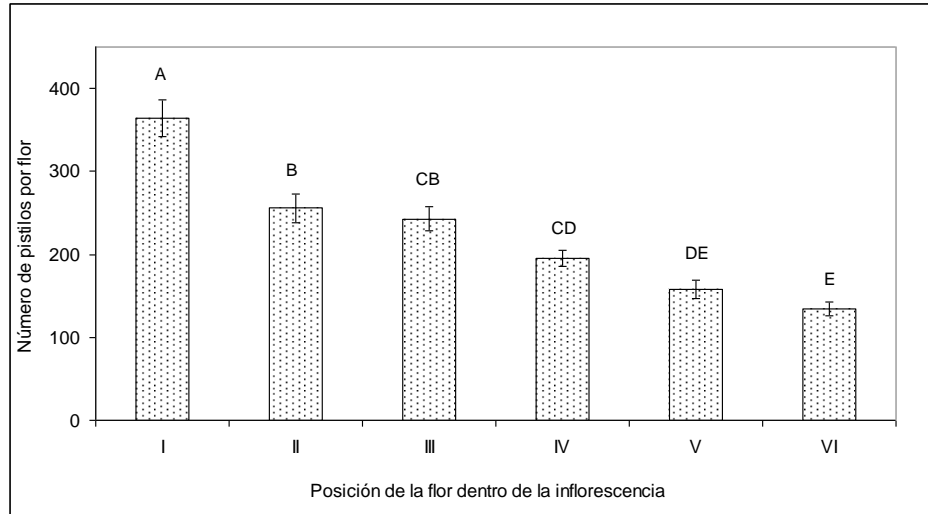
presentó la mayor cantidad de estambres con 25.5. Por su parte, para las de posición IV se contabilizaron 22.39, para las de V 22.69 y las de posición VI presentaron el menor número con 20.93 (Figura 3-5). La cantidad de estambres se mantuvo dentro de lo reportado para la especie por Branzanti (1989), quien menciona que su número fluctúa entre 5 y 40.

En cuanto a los pistilos, también se encontró que su número difirió notablemente y disminuyó conforme la jerarquía floral ( $P > F < 0.0001$ ). Las flores de posición I presentaron el mayor número de pistilos frente a las demás, con un promedio de 364.21. Le siguieron las de posición II y III con 255.47 y 242.44, respectivamente. Las flores de posición IV, V y VI fueron las que presentaron el menor número de pistilos con 194.94, 158 y 133.73 respectivamente (Figura 3-6). La variación que se encontró en el número de pistilos en función de la jerarquía floral, coincide con lo presentado por Darrow (1966), quien reportó que las flores primarias sostienen 350 pistilos, las secundarias alrededor de 260 y las terciarias 180.



**Figura 3-5 :** Número promedio de estambres por flor, según la jerarquía floral dentro de las inflorescencias de la fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia). Los números romanos representan la posición de las flores según su orden de apertura dentro las inflorescencias. Promedios con la misma letra no son significativamente diferentes ( $\alpha: 0.05$ ). Las barras del error corresponden al error estándar.





**Figura 3-6:** Número promedio de pistilos por flor, según la jerarquía floral dentro de las inflorescencias de la fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia). Los números romanos representan la posición de las flores según su orden de apertura dentro las inflorescencias. Promedios con la misma letra no son significativamente diferentes ( $\alpha$ : 0.05). Las barras del error corresponden al error estándar.

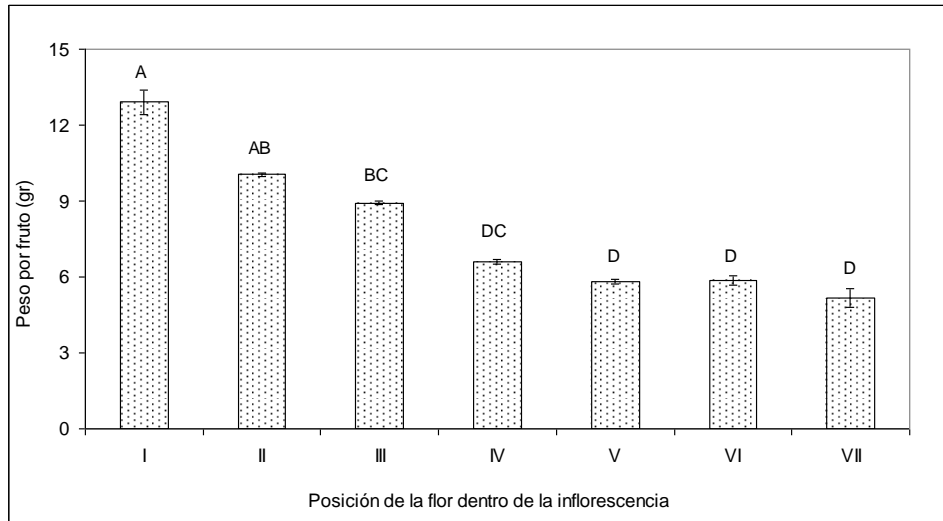
### 3.1.3 Características de los frutos con relación a su posición en la jerarquía floral

La posición de la flor dentro de la inflorescencia influyó en todas las características que presentaron los frutos provenientes de ellas: peso ( $Pr >F$  0.0001), longitud ( $Pr >F$  0.0001), calibre ( $Pr >F$  0.0001) y número de aquenios ( $Pr >F$  0.0001). El tamaño de los frutos, evaluado a través de su peso, longitud y calibre, fue superior en aquellos que se originaron a partir de las primeras flores que abrieron en las inflorescencias y fue disminuyendo de manera secuencial.

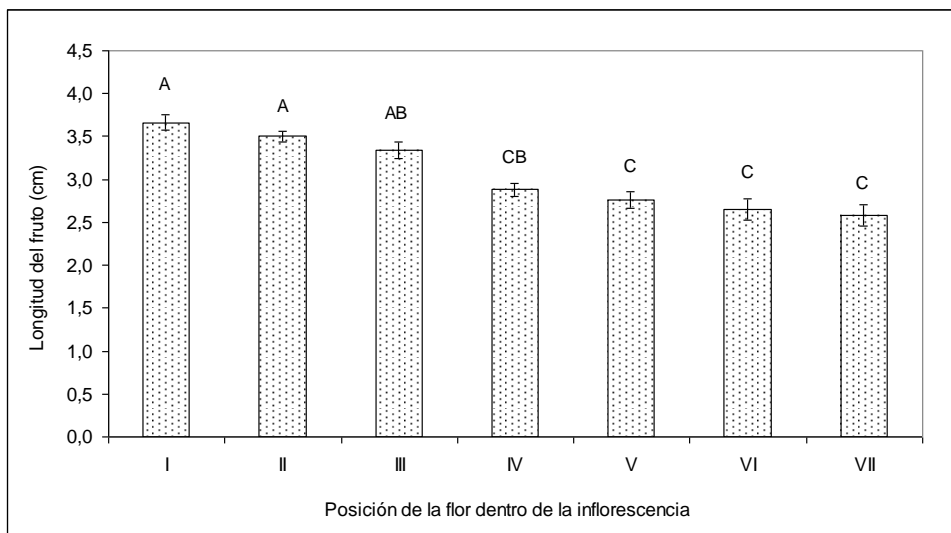
Los frutos de mayor peso correspondieron a los de posición I con un promedio de 12.91 g. Le siguieron en su orden los de posición II con 10.04 g y III con 8.93 g. Los frutos de menor peso se presentaron en las flores IV con 6.6 g, V con 5.83 g, VI con 5.86 g y VII con 5.15 g (Figura 3-7).

En cuanto a la longitud, los frutos más largos también correspondieron a los de las primeras posiciones: I con 3.66 cm, II con 3.5 cm y III con 3.34 cm. Aquellos desde la posición IV hasta la VII fueron más cortos: 2.88, 2.76, 2.65 y 2.68 cm respectivamente (Figura 3-8).

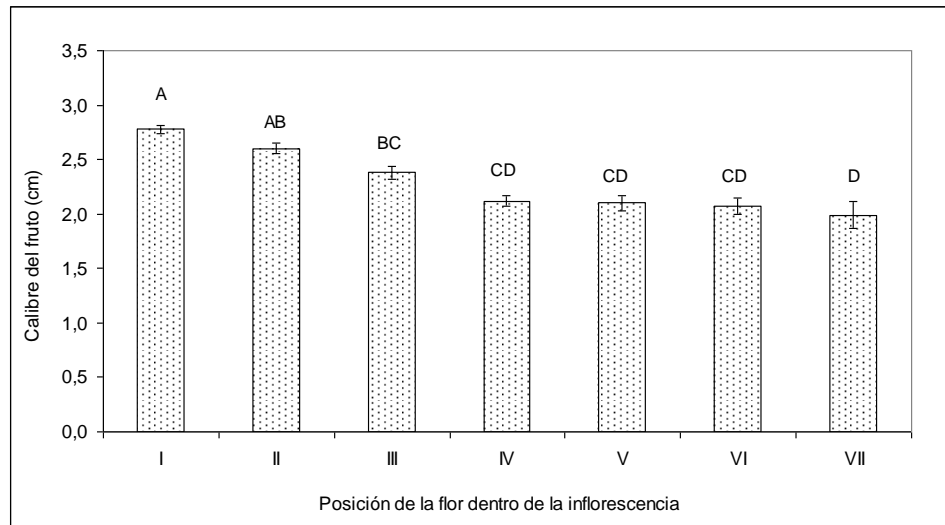
Para el calibre se encontró una tendencia similar, siendo los frutos de las dos primeras posiciones los de mayor diámetro: 2.78 cm y 2.6 cm, respectivamente. Les siguieron en orden descendente los frutos ubicados en las posiciones III a VI: 2.38, 2.12, 2.1, 2.07 cm, respectivamente. Los frutos de menor calibre fueron los de posición VII con 1.99 cm (Figura 3-9).



**Figura 3-7:** Peso promedio del fruto con relación a la jerarquía floral dentro de las inflorescencias en fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia). Los números romanos representan el orden de apertura de las flores de las que provinieron los frutos dentro las inflorescencias. Promedios con la misma letra no son significativamente diferentes ( $\alpha$ : 0.05). Las barras del error corresponden al error estándar.



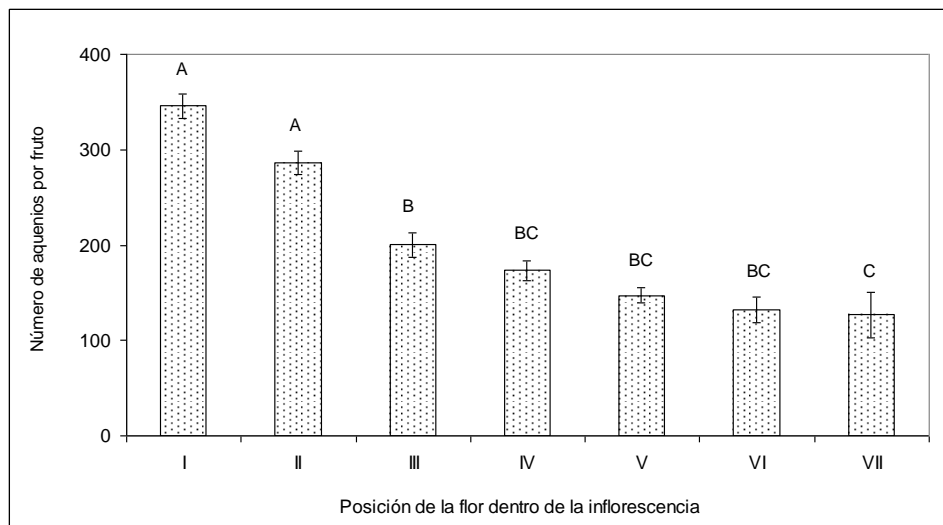
**Figura 3-8:** Longitud promedio del fruto, según la jerarquía floral dentro de las inflorescencias en fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia). Los números romanos representan la posición de las flores de las que provinieron los frutos, según su orden de apertura dentro de las inflorescencias. Promedios con la misma letra no son significativamente diferentes ( $\alpha$ : 0.05). Las barras del error corresponden al error estándar.



**Figura 3-9 :** Calibre promedio del fruto, según la jerarquía floral dentro de las inflorescencias en fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia). Los números romanos representan la posición de las flores de las que provinieron los frutos, según su orden de apertura dentro las inflorescencias. Promedios con la misma letra no son significativamente diferentes ( $\alpha$ : 0.05). Las barras del error corresponden al error estándar.

Respecto al número de achenios, también se encontró correspondencia con el orden de apertura de las flores, siendo aquellos de las dos primeras los que presentaron el mayor número de semillas: 345.85 y 286.17. Los frutos de posición III presentaron un número intermedio con 200.16 semillas. Los frutos en posición IV, V y VI presentaron un número bajo de achenios, siendo de 173.45, 147.11 y 132.19 respectivamente. La cantidad más baja de semillas se obtuvo para los frutos de posición VII con solo 126.67 (Figura 3-10).

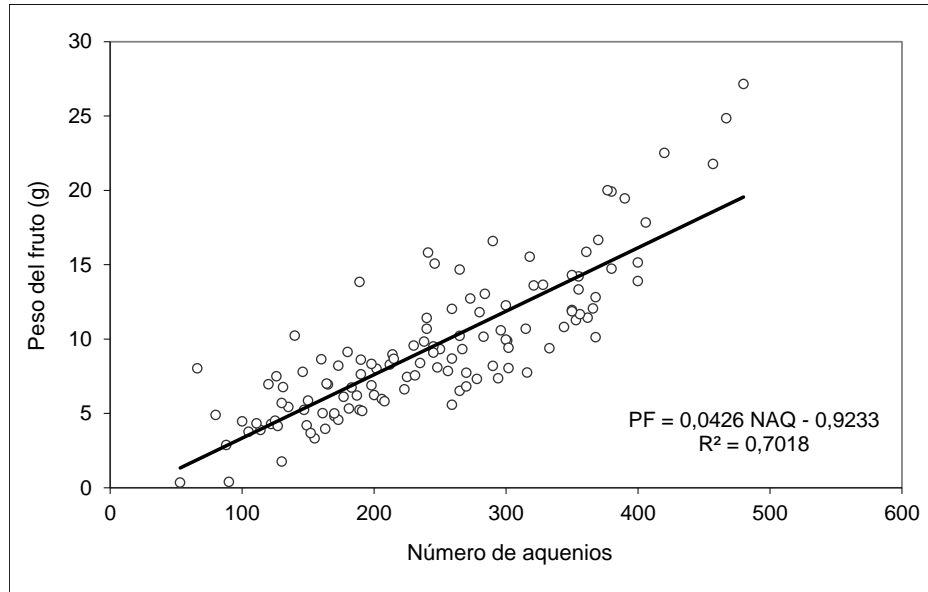
Los anteriores resultados confirman para el cultivar Camarosa lo afirmado por Shoemaker (1955) citado por Chagnon *et al.* (1989), Foster y Janick (1969) y Branzanti (1989), respecto a la particularidad de la fresa de producir flores con diferentes potenciales de fructificación dependiendo de su posición en la jerarquía floral, siendo la primera flor de la inflorescencia la que normalmente origina el fruto más desarrollado.



**Figura 3-10:** Número promedio de achenios por fruto, según la jerarquía floral dentro de las inflorescencias en fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia). Los números romanos representan el orden de apertura de las flores de las que provinieron los frutos, dentro las inflorescencias. Promedios con la misma letra no son significativamente diferentes ( $\alpha$ : 0.05). Las barras del error corresponden al error estándar.

### 3.1.4 Relación entre el peso de los frutos y el número de achenios

Se encontró una alta relación entre el número de semillas o achenios que presentaron los frutos del cultivar Camarosa con su tamaño, medido a través del peso individual. Esta relación se determinó mediante un buen ajuste de un modelo lineal entre el número de achenios y el peso de los frutos, que se presenta en la Figura 3-11. Estos resultados están de acuerdo a lo encontrado por Valleau (1923), Foster y Janick (1969), Moore (1969), Connor y Martin (1973), Chagnon *et al.* (1989) y particularmente por Albano *et al.* (2009b) para este mismo cultivar, respecto a que el tamaño de los frutos de fresa está asociado con el número de semillas o achenios bien formados.



**Figura 3-11:** Relación entre el número de aquenios (NAQ) y el peso fresco del fruto (PF) en fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia). ( $R^2=0.7018$ ;  $PF=0.0426NAQ-0.9233$ ;  $P>F <0.0001$ ;  $n=124$ ).

## 3.2 Fenología de la floración y fructificación

### 3.2.1 Duración de los estados de la flor y el fruto

La duración en días de las etapas descritas para la flor y el fruto de fresa 'Camarosa' se presentan en el Cuadro 3-4. Las etapas de floración y fructificación de la fresa, desde botón floral hasta la cosecha del fruto en el punto de madurez definido (100% de su superficie de color rojo), tuvo una duración total de  $46.9 \pm 5.4$  días ( $n=67$ ).

El periodo de floración, comprendido desde botón hasta la senescencia de la flor, determinada por el cuajamiento de los aquenios, duró  $14.3 \pm 2.6$  días ( $n=99$ ). Durante este periodo, la flor de la fresa permaneció abierta y expuesta a la visita de los polinizadores por  $5.9 \pm 1.5$  días ( $n=99$ ), comprendidos desde la apertura de la flor (FA) hasta la senescencia de la misma (FCA ATOx). Por su parte, la fructificación, que inició desde la aparición del fruto cuajado (CFr) hasta la cosecha del mismo (Fr), tuvo una duración de  $33.3 \pm 3.9$  días ( $n=67$ ).

**Cuadro 3-4:** Duración en días de cada una de las etapas que se definieron para la flor y el fruto de la fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca).

BC	BA	FA	FCA	FCA AIOx	FCA AOx	FCA ATOx	CFr	Fr
4.6±2	3.8±2	1.4±1	0.9±0.4	0.9±0.5	0.8±0.3	1.9±1	6.3±1	27±4
n=99	n=99	n=99	n=99	n=99	n=99	n=99	n=90	n=67

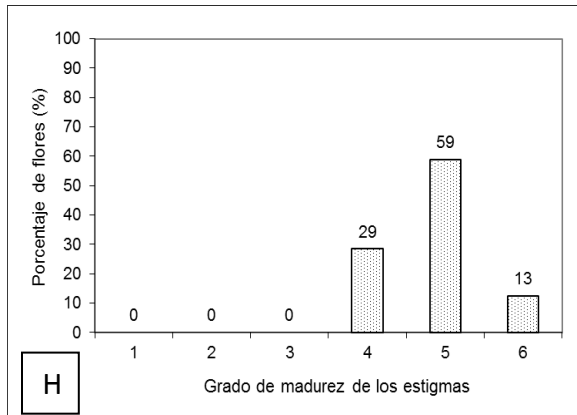
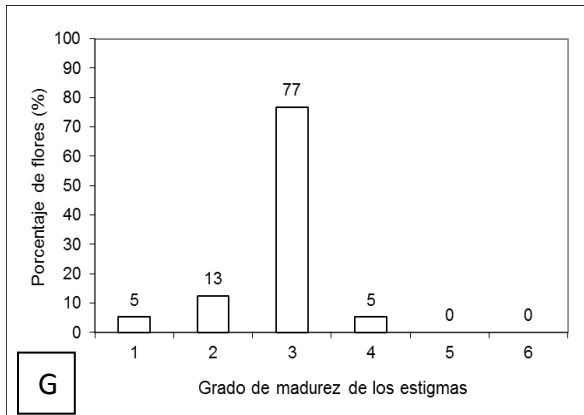
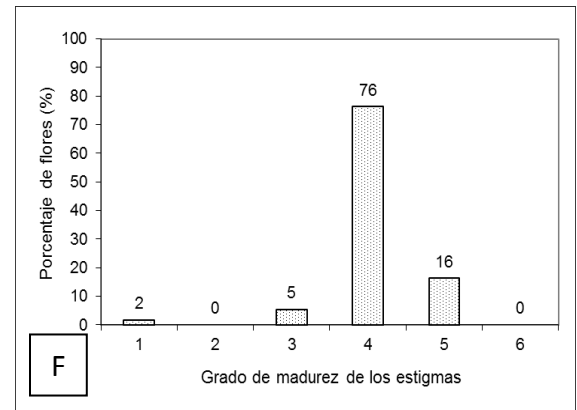
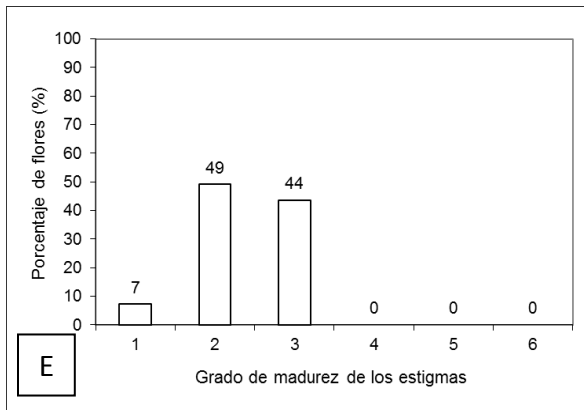
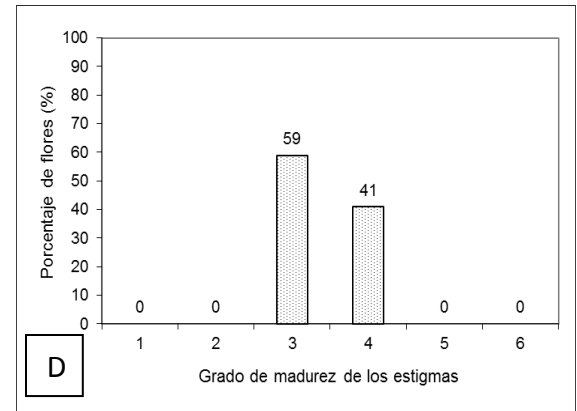
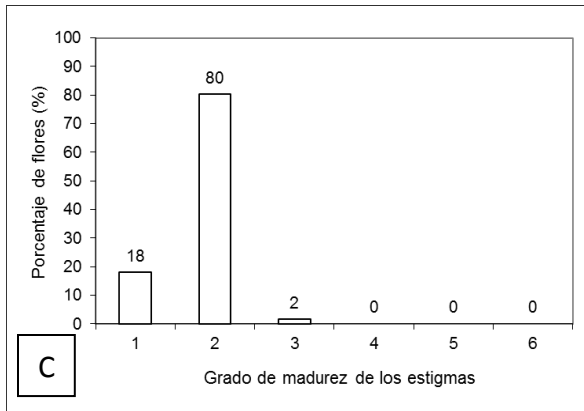
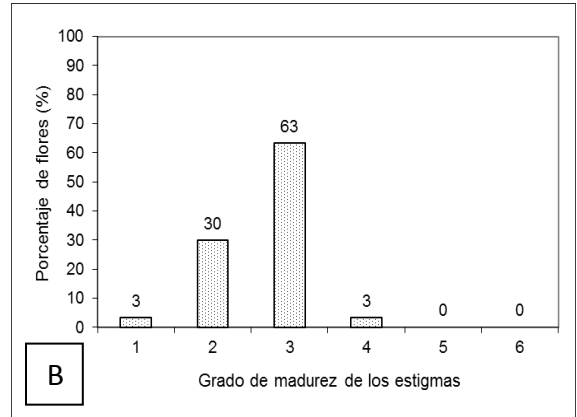
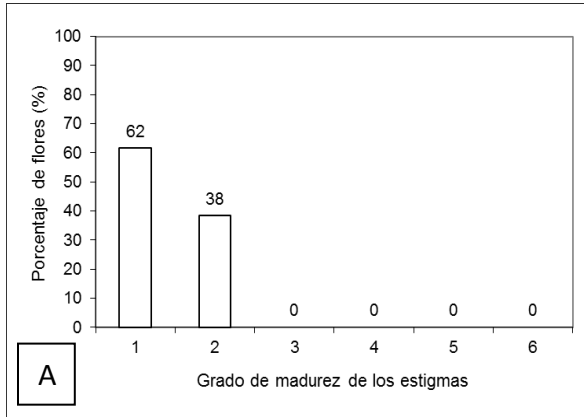
BC: botón cerrado; BA: botón abierto; FA: flor abierta; FCA: flor completamente abierta; FCA AIOx: flor completamente abierta con anteras iniciando oxidación; FCA AOx: flor completamente abierta con anteras oxidadas; FCA ATOx: flor completamente abierta con anteras totalmente oxidadas; CFr: cuajado de los aquenios; Fr: fructificación. Los datos corresponden al promedio  $\pm$  desviación estándar.

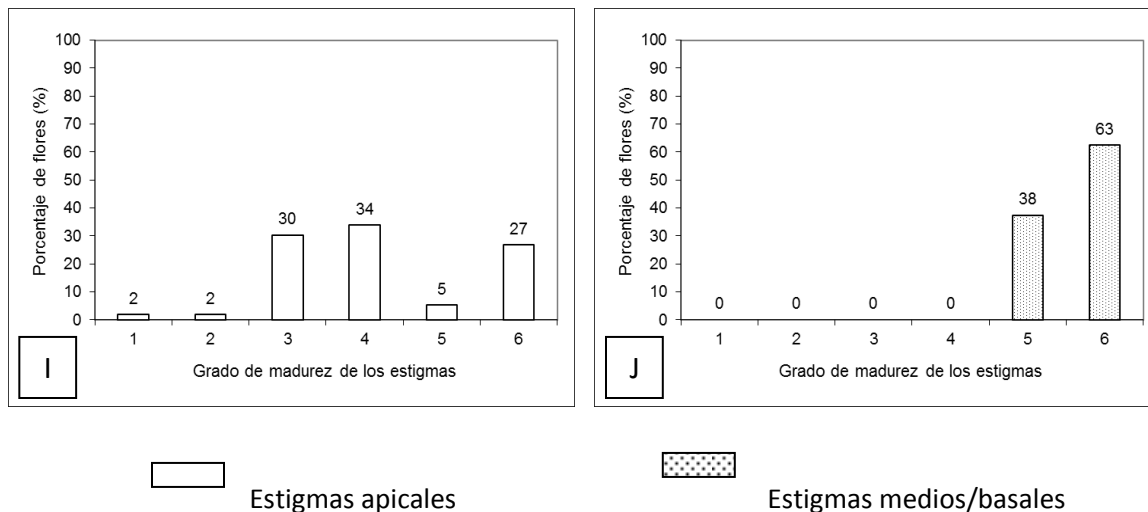
### 3.2.2 Madurez de los estigmas

A partir de las observaciones de la madurez de los estigmas en los diferentes estados de las flores de fresa, se apreció que aquellos ubicados en la porción apical del receptáculo no presentaron el mismo grado de madurez que los de la porción media y la basal. Por lo anterior, caracterización del grado de madurez predominante en los estigmas de las flores, se realizó por separado para los apicales y para los medios/basales.

Para cada estado fenológico de la flor de fresa, en la Figura 3-12, se presenta el porcentaje de flores muestreadas cuyos estigmas apicales y medios/basales, se encontraron en cada uno de los grados de madurez establecidos según la escala.

Cada estado de la flor difirió en el grado de madurez de sus estigmas, presentándose en general los más jóvenes y turgentes en las flores de menor edad y los maduros y senescentes en las flores de mayor edad. Los estigmas apicales en las flores FA se encontraron predominantemente en el estado 1 (62%), pasando luego al estado 2 en las FCA (80%). En las flores FCA AIOx se mantuvieron en los grados 2 (49%) y 3 (44%), mientras que en las FCA AOx mayoritariamente estuvieron en el grado 3 (77%). En las flores senescentes FCA ATOx, estos estigmas se encontraron en los grados de madurez 3 (30%), 4 (34%) y 6 (27%). En cuanto a los estigmas ubicados en la región media-basal, en las flores FA la mayoría se encontraron en el grado de madurez 3 (63%). En las FCA, predominaron los grados 3 (59%) y 4 (41%). El estado 4 fue mayoritario en las FCA AIOx con un 79%, mientras que en las flores FCA AOx predominó el estado 5 (59%). En las flores FCA ATOx la mayor parte de los estigmas se encontró en el grado 6 (63%) (Figura 3-12).





**Figura 3-12:** Grado de madurez de los estigmas ubicados en la parte apical y media-basal del receptáculo, de acuerdo al estado de la flor de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa'. Los datos corresponden al porcentaje de flores cuyos estigmas se encontraron en cada uno de los grados de madurez establecidos para ellos. A y B: Flor abierta (FA) (n=60); C y D: Flor completamente abierta (FCA) (n=61); E y F: Flor completamente abierta, anteras iniciando oxidación (FCA AIOx) (n=55); G y H: Flor completamente abierta, anteras oxidadas (FCA AOX) (n=56); I y J: Flor completamente abierta, anteras totalmente oxidadas (FCA ATOx) (n=56).

En todos los estados de la flor se presentaron diferencias en la maduración de los estigmas apicales frente a los medios/basales, ya que los apicales siempre maduraron después. En las flores FA los estigmas apicales se encontraron en grado 1, mientras que los medios/basales en grado 3. En las flores FCA predominaron los apicales en grado 2 y los medios/basales en 3 y 4. En las flores FCA AIOx, los apicales estuvieron en grado 2 y 3, mientras que los basales se encontraron en 4. En el siguiente estado, FCA AOX, para los apicales preponderó el grado 3 a diferencia de los medios y basales con el grado 5. Para las flores senescentes (FCA ATOx), los estigmas apicales estuvieron en los estados 3, 4 y 6 y los medios/basales en 5 y 6 (Figura 3-12).

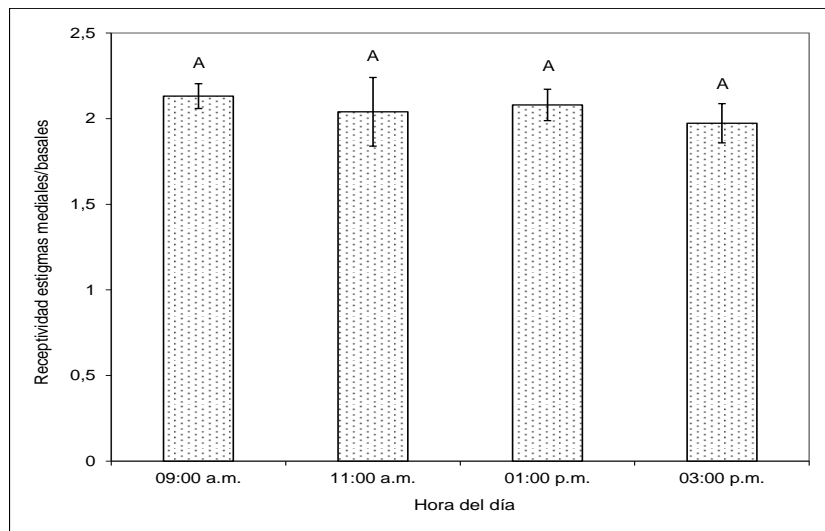
### 3.2.3 Receptividad de los estigmas

La receptividad de los estigmas tanto apicales como medios/basales, tuvo relación con su grado de madurez. De acuerdo con la prueba de las peroxididasas, los estigmas en grado 1 presentaron una reacción nula (0) según la escala de burbujeo, indicando que no son receptivos al polen. Aquellos en grado 2 mostraron una reacción de burbujeo leve (1), señalando que son poco

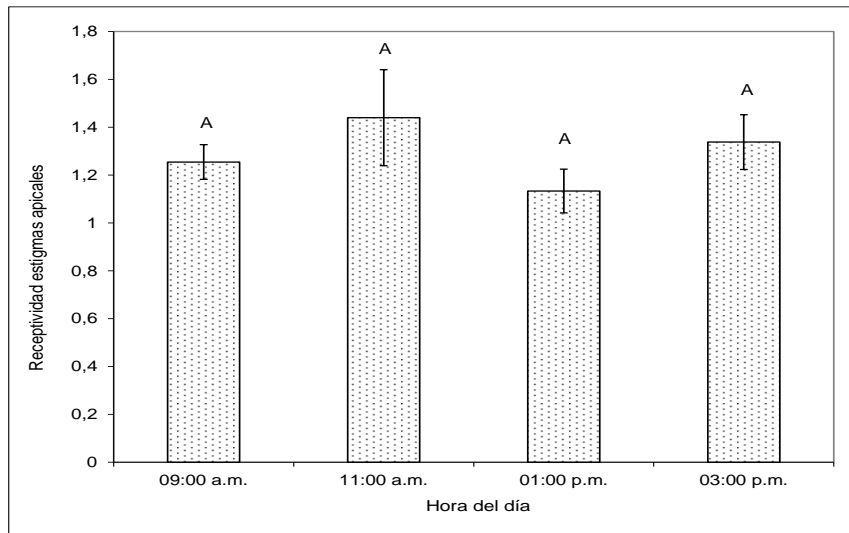


receptivos. Los estigmas en grado 3 exhibieron un fuerte burbujeo (2), catalogándose como receptivos, mientras que la reacción fue mucho más fuerte (3) en aquellos de grado 4, llegando a ser muy receptivos. La intensidad de la reacción en los grados 5 y 6, fue fuerte (2) y leve (1), calificándose como receptivos y poco receptivos, respectivamente.

Tanto para los estigmas medios/basales como para los apicales, se encontró que su receptividad no varió de manera importante en el transcurso del día ( $P > F$  0.2986 para medios/basales y  $P > F$  0.0618 para apicales). Los estigmas medios/basales presentaron un promedio de 2.06 en la calificación de su receptividad, valor cercano a 2 en la escala de intensidad del burbujeo, el cual corresponde a una intensidad fuerte, según la prueba de las peroxididasas (Figura 3-13). Por su parte, los estigmas apicales presentaron una receptividad calificada como leve, según el promedio obtenido para éstos que fue de 1.29 (Figura 3-14).



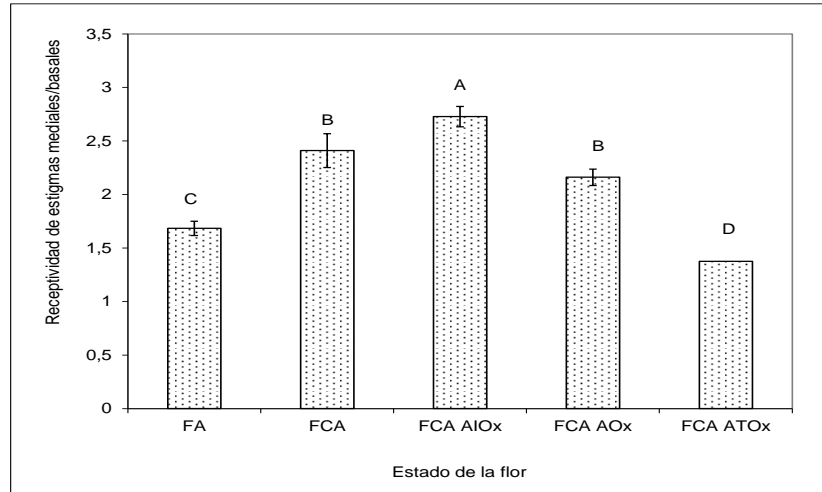
**Figura 3-13:** Receptividad de los estigmas mediales/basales en flores de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia), determinada según escala de evaluación que califica la intensidad de la reacción de burbujeo en una prueba de la reacción enzimática de las peroxididasas, efectuada en diferentes horas del día. Promedios con la misma letra no son significativamente diferentes ( $\alpha$ : 0.05). Las barras del error corresponden al error estándar.



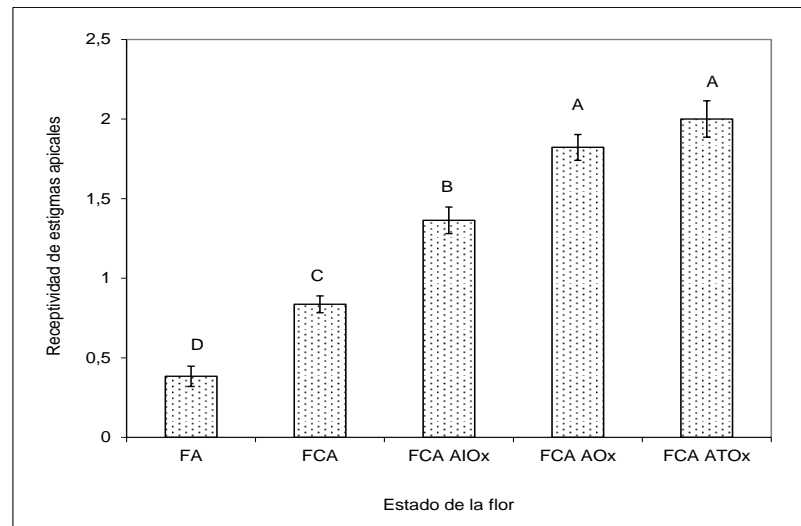
**Figura 3-14:** Receptividad de los estigmas apicales en flores de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia), determinada según escala de evaluación que califica la intensidad de la reacción de burbujeo en una prueba de la reacción enzimática de las peroxidasas, efectuada en diferentes horas del día. Promedios con la misma letra no son significativamente diferentes ( $\alpha$ : 0.05). Las barras del error corresponden al error estándar.

La receptividad de los estigmas mostró una importante variabilidad entre los diferentes estados fenológicos de las flores de fresa ( $P > F < 0.0001$  tanto para medios/basales como para apicales). En cuanto a la receptividad de los estigmas ubicados en la porción media y basal, se encontró que esta fue moderada en las flores más jóvenes (FA), aumentó en los siguientes estados (FCA), hasta ser máxima en las flores maduras (FCA AIOx), y posteriormente descendió (FCA AOx) hasta ser baja en las flores senescentes (FCA ATOx). La mayor receptividad estigmática se presentó en el estado de FCA AIOx, donde la reacción alcanzó un máximo de 2.73, y fue menor tanto en las flores muy jóvenes FA con 1.68, como en las flores senescentes FCA ATOx con una calificación de 1.34 (Figura 3-15).

Por su parte, la receptividad de los estigmas apicales incrementó a medida que las flores maduraron. Fue baja en las flores más jóvenes FA con una calificación de 0.38 y aumentó hasta alcanzar la máxima receptividad en las flores más maduras y senescentes, FCA AOx y FCA ATOx con 1.82 en y 2 respectivamente (Figura 3-16).



**Figura 3-15:** Receptividad de los estigmas ubicados en la región media-basal del receptáculo en flores de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia), determinada según escala de calificación de la intensidad del burbujeo en la prueba de las peroxididas, efectuada en flores de diferentes estados de desarrollo. Promedios con la misma letra no son significativamente diferentes ( $\alpha$ : 0.05). Las barras del error corresponden al error estándar. FA: flor abierta; FCA: flor completamente abierta; FCA AIOx: flor completamente abierta con anteras iniciando oxidación; FCA AOx: flor completamente abierta con anteras oxidadas; FCA ATOx: flor completamente abierta con anteras totalmente oxidadas.



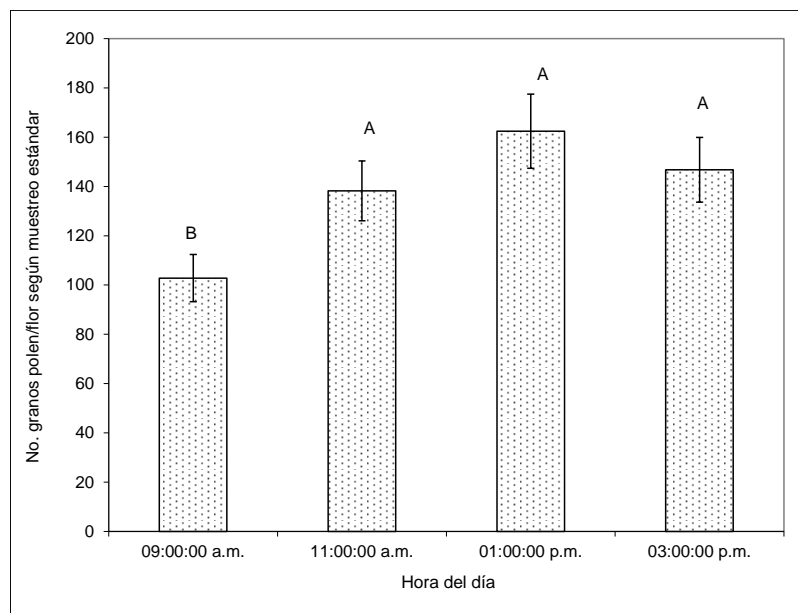
**Figura 3-16:** Receptividad de los estigmas apicales en flores de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia), determinada según escala de calificación de la intensidad del burbujeo en la prueba de las peroxididas, efectuada en flores de diferentes estados de desarrollo. Promedios con la misma letra no son significativamente diferentes ( $\alpha$ : 0.05). Las barras del error corresponden al error estándar. FA: flor abierta; FCA: flor completamente abierta; FCA AIOx: flor completamente abierta con anteras iniciando oxidación; FCA AOx: flor completamente abierta con anteras oxidadas; FCA ATOx: flor completamente abierta con anteras totalmente oxidadas.

### 3.3 Oferta de recursos florales para insectos polinizadores

#### 3.3.1 Disponibilidad de polen

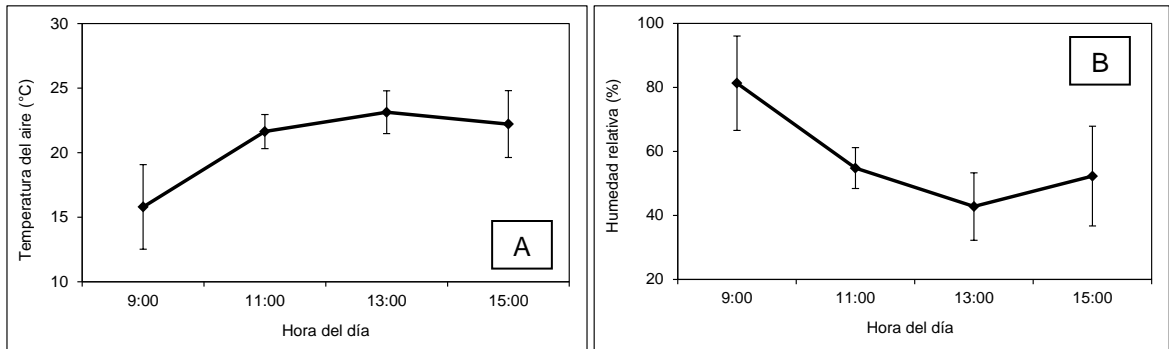
La disponibilidad de polen que presentaron las flores de fresa y que se estimó a través de su capacidad para adherirse al cuerpo de los insectos que las visitan, estuvo influenciada tanto por el estado de la flor ( $P > F < 0.0001$ ) como por la hora del día ( $P > F 0.0006$ ). No se presentó una interacción entre ambos factores ( $P > F 0.1925$ ), lo que sugiere que actuaron de manera independiente.

La menor disponibilidad de polen se dio en horas de la mañana hacia las 9:00 am con 102.82 granos de polen/flor, según el muestreo estándar. Posteriormente incrementó de manera significativa desde las 11:00 am (138.24 granos de polen/flor) y se mantuvo altamente disponible incluso en la tarde hasta las 3:00 pm (146.76 granos de polen/flor). La mayor oferta de polen se registró hacia el mediodía (1:00 pm) con 162.42 granos/flor, pero no difirió de la que se presentó a las 11:00 am y a las 3:00 pm (Figura 3-17).



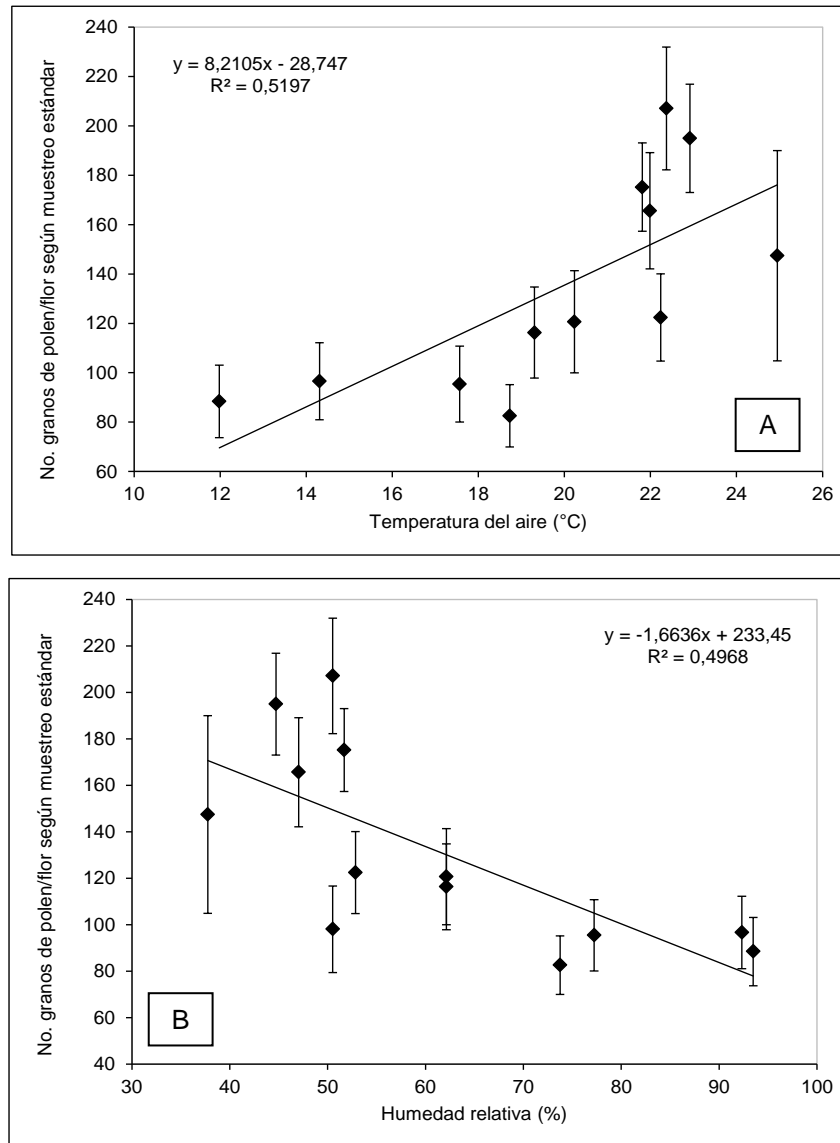
**Figura 3-17:** Número promedio de granos de polen por flor de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia), contabilizados según muestreo estándar mediante el barrido de las anteras, a diferentes horas del día. Promedios con la misma letra no son significativamente diferentes ( $\alpha: 0.05$ ). Las barras del error corresponden al error estándar.

Durante los horarios en que se realizó el muestreo de la disponibilidad del polen, se presentaron variaciones en las condiciones ambientales (Figura 3-18). Es de resaltar la menor temperatura y mayor humedad que se registró hacia las 9:00 am en relación a las 11:00 am, 1:00 pm y 3:00 pm, momentos entre los que no hubo diferencias tan marcadas. Se obtuvo correspondencia entre la oferta de polen y las variables meteorológicas medidas, encontrando que la cantidad de polen aumenta a medida que aumenta la temperatura y que baja la humedad relativa (Figura 3-19).

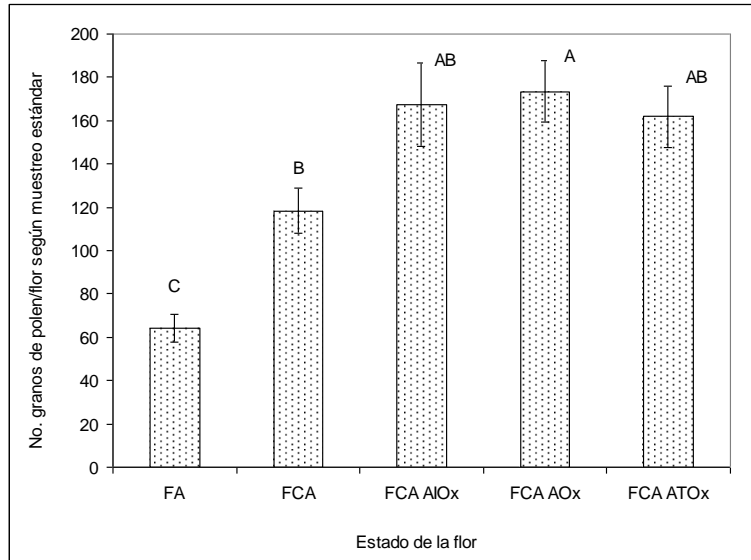


**Figura 3-18:** Condiciones ambientales promedio en el invernadero de cubierta plástica en Cajicá (Cundinamarca, Colombia), durante las horas del día en que se evaluó la disponibilidad del polen en fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa'. A. Temperatura del aire. B. Humedad relativa. Las barras del error corresponden a la desviación estándar.

En todos los estados de las flores de la fresa, desde su apertura hasta su senescencia, se registró la producción de polen, cuya disponibilidad fue incrementando con la maduración de las mismas. El estado que presentó la menor cantidad de polen fue el de las flores más jóvenes (FA), registrando 64.36 granos de polen/flor de acuerdo al muestreo estándar realizado. Le siguió el estado de la flor completamente abierta (FCA) con 118.45 granos de polen/flor. Las flores más maduras, correspondientes a los estados FCA AIOx y FCA ATOx mostraron la mayor liberación de polen con 167.42 y 161.90 respectivamente. La mayor producción de polen, 173.46 granos/flor, se obtuvo en las flores FCA AOx (Figura 3-20).



**Figura 3-19:** Relación entre la disponibilidad del polen en flores de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' y las condiciones ambientales en el invernadero de cubierta plástica en Cajicá (Cundinamarca, Colombia). A. Temperatura del aire ( $R^2=0.52$ ;  $y = 8.2105x - 28.747$ ;  $P>F 0.008$ ;  $n=12$ ). B. Humedad relativa ( $R^2=0.5$ ;  $y = -1.6636x + 233.45$ ;  $P>F 0.007$ ;  $n=13$ ).

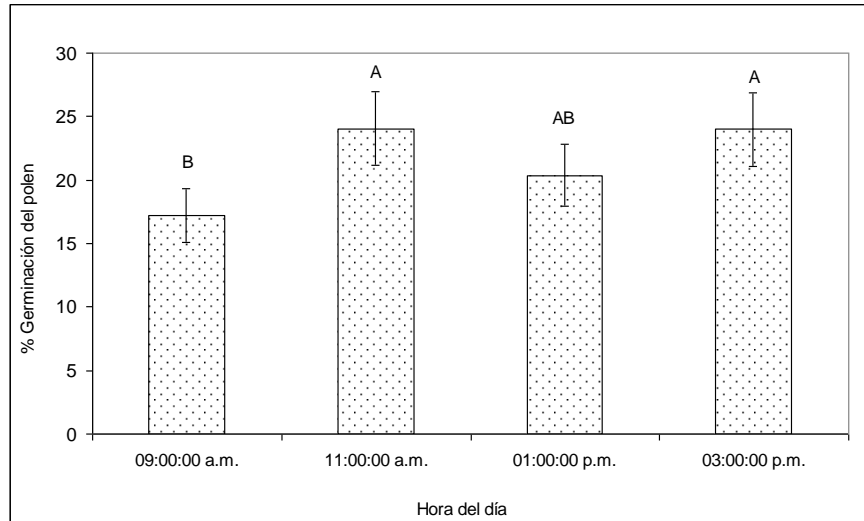


**Figura 3-20:** Número promedio de granos de polen según el estado de madurez de la flor en fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa', cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia), contabilizados según muestreo estándar mediante el barrido de las anteras. Promedios con la misma letra no son significativamente diferentes ( $\alpha$ : 0.05). Las barras del error corresponden al error estándar. FA: flor abierta; FCA: flor completamente abierta; FCA AIOx: flor completamente abierta con anteras iniciando oxidación; FCA AOX: flor completamente abierta con anteras oxidadas; FCA ATOx: flor completamente abierta con anteras totalmente oxidadas.

### 3.3.2 Viabilidad del polen

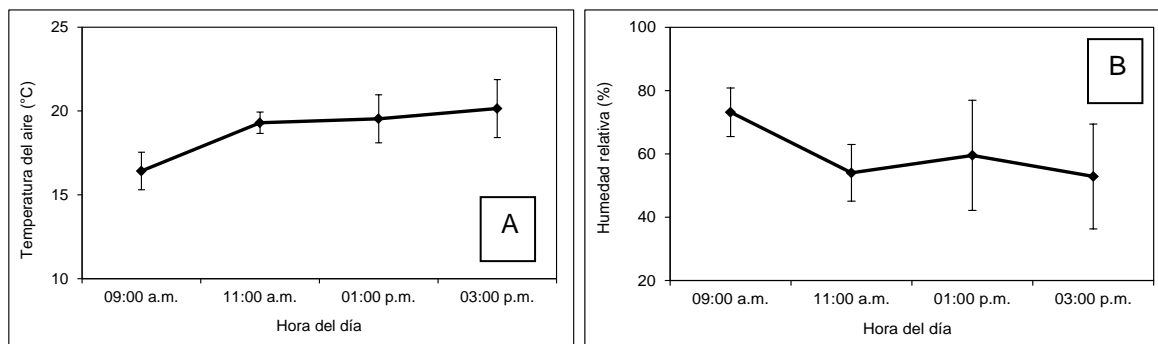
El porcentaje de granos de polen que presentaron emisión del tubo polínico resultó influenciado tanto por la hora del día ( $P > F$  0.0101), como por el estado de madurez de las flores de fresa ( $P > F$  <0.0001), no encontrando un efecto combinado de ambos factores ( $P > F$  0.5604).

La viabilidad más baja del polen se dio en horas de la mañana, hacia las 9:00 am, con un 17.22%. Posteriormente aumentó con el transcurso del día alcanzando los mayores valores hacia las 11:00 am y 3:00 pm, con 24.03% y 24% respectivamente. La germinación del polen declinó ligeramente hacia las 1:00 pm, obteniendo un 20.38% (Figura 3-21).



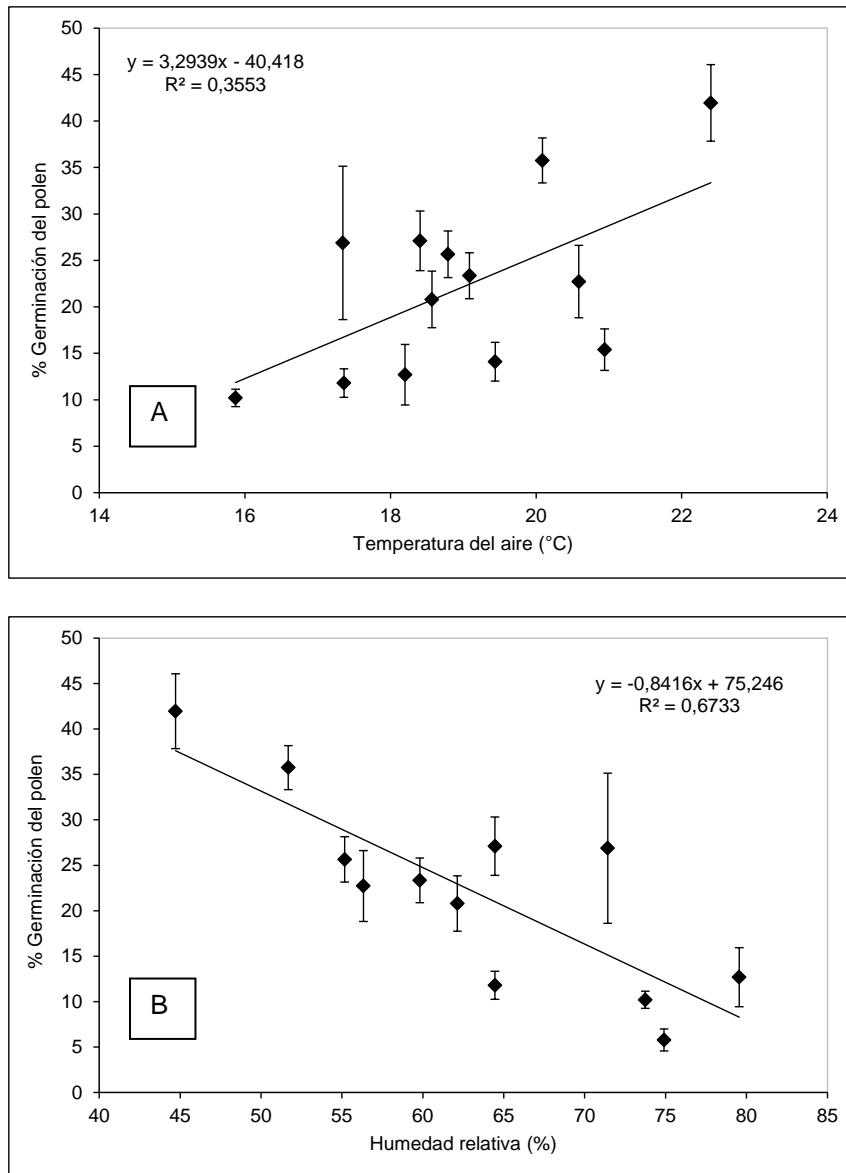
**Figura 3-21:** Viabilidad del polen de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa', cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca), estimada mediante el promedio del porcentaje de germinación de granos de polen a diferentes horas del día. Promedios con la misma letra no son significativamente diferentes ( $\alpha$ : 0.05). Las barras del error corresponden al error estándar.

Las condiciones meteorológicas que predominaron en los momentos en que se efectuó la toma de muestras del polen, para evaluar posteriormente su germinación, se presentan en la Figura 3-22. Se aprecia una temperatura más baja y una humedad relativa más alta hacia las 9:00 am que entre las 11:00 am y las 3:00 pm, momentos en los que se mantuvieron más constantes. Se encontró relación entre el porcentaje de germinación del polen durante el día y las condiciones ambientales, mostrando que la germinación aumenta en la medida que aumenta la temperatura y disminuye la humedad relativa (Figura 3-23).



**Figura 3-22:** Condiciones ambientales promedio en el invernadero de cubierta plástica en Cajicá (Cundinamarca, Colombia), durante las horas del día en que se tomaron las muestras para evaluar el porcentaje de germinación del polen en fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa'. A. Temperatura del aire. B. Humedad relativa. Las barras del error corresponden a la desviación estándar.

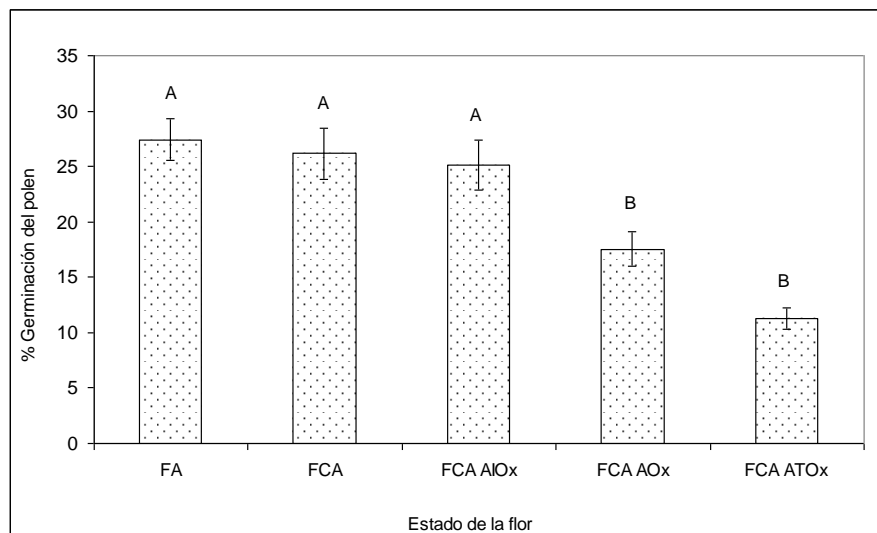




**Figura 3-23:** Relación entre el porcentaje de germinación del polen en flores de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' y las condiciones ambientales en el invernadero de cubierta plástica en Cajicá (Cundinamarca, Colombia). A. Temperatura del aire ( $R^2=0.36$ ;  $y = 3.2939x - 40.418$ ;  $P>F$  0.03;  $n=13$ ). B. Humedad relativa ( $R^2=0.67$ ;  $y = -0,8416x + 75,246$ ;  $P>F$  0.001;  $n=12$ ).

De acuerdo al estado de madurez de las flores de fresa, las más jóvenes fueron las que presentaron el polen más viable, siendo su porcentaje de germinación del 27.38, 26.16 y 25.12% para los estados FA, FCA y FCA AIOx, respectivamente. Las flores más maduras, FCA AOx y FCA ATOx, las cuales presentaron evidentes síntomas de oxidación de sus anteras, presentaron los

porcentajes de germinación más bajos, con valores de 17.51 y 11.27%, respectivamente (Figura 3-24).



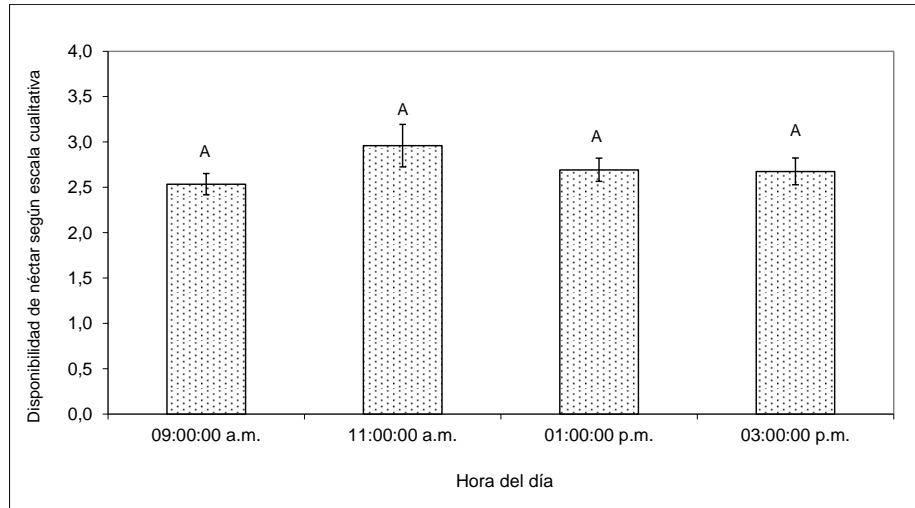
**Figura 3-24:** Viabilidad del polen según el estado de madurez de la flor en fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa', cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia), estimada mediante el promedio del porcentaje de germinación de granos de polen. Promedios con la misma letra no son significativamente diferentes ( $\alpha$ : 0.05). Las barras del error corresponden al error estándar. FA: flor abierta; FCA: flor completamente abierta; FCA AIOx: flor completamente abierta con anteras iniciando oxidación; FCA AOx: flor completamente abierta con anteras oxidadas; FCA ATOx: flor completamente abierta con anteras totalmente oxidadas.

En general, los porcentajes de germinación del polen de 'Camarosa' obtenidos en este estudio resultaron inferiores a lo reportado en la literatura para este mismo cultivar. Al respecto, Paydas *et al.* (2000b), encontraron valores de hasta el 63.84 %, empleando un método similar al utilizado en esta investigación que fue el de la gota suspendida, con una concentración de sacarosa entre el 15 y 20 %.

### 3.3.3 Disponibilidad del néctar

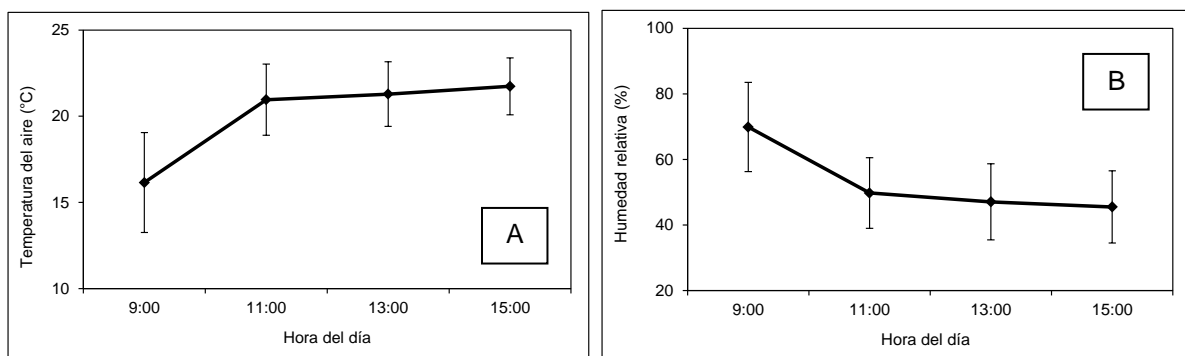
La oferta de néctar en las flores de fresa, que fue evaluada con la escala cualitativa, no varió de manera importante durante el día ( $P > F < 0.2404$ ), pero si dependió del estado de madurez de la flor ( $P > F < 0.0001$ ). No se encontró correspondencia alguna entre ambos factores ( $P < F 0.9043$ ).

Similar provisión de néctar se apreció en los nectarios de las flores en las diferentes horas del día, siendo en su orden de 2.96, 2.69, 2.68 y 2.53 a las 11:00 am, 1:00 pm, 3:00 pm y 9:00 am, respectivamente (Figura 3-25).

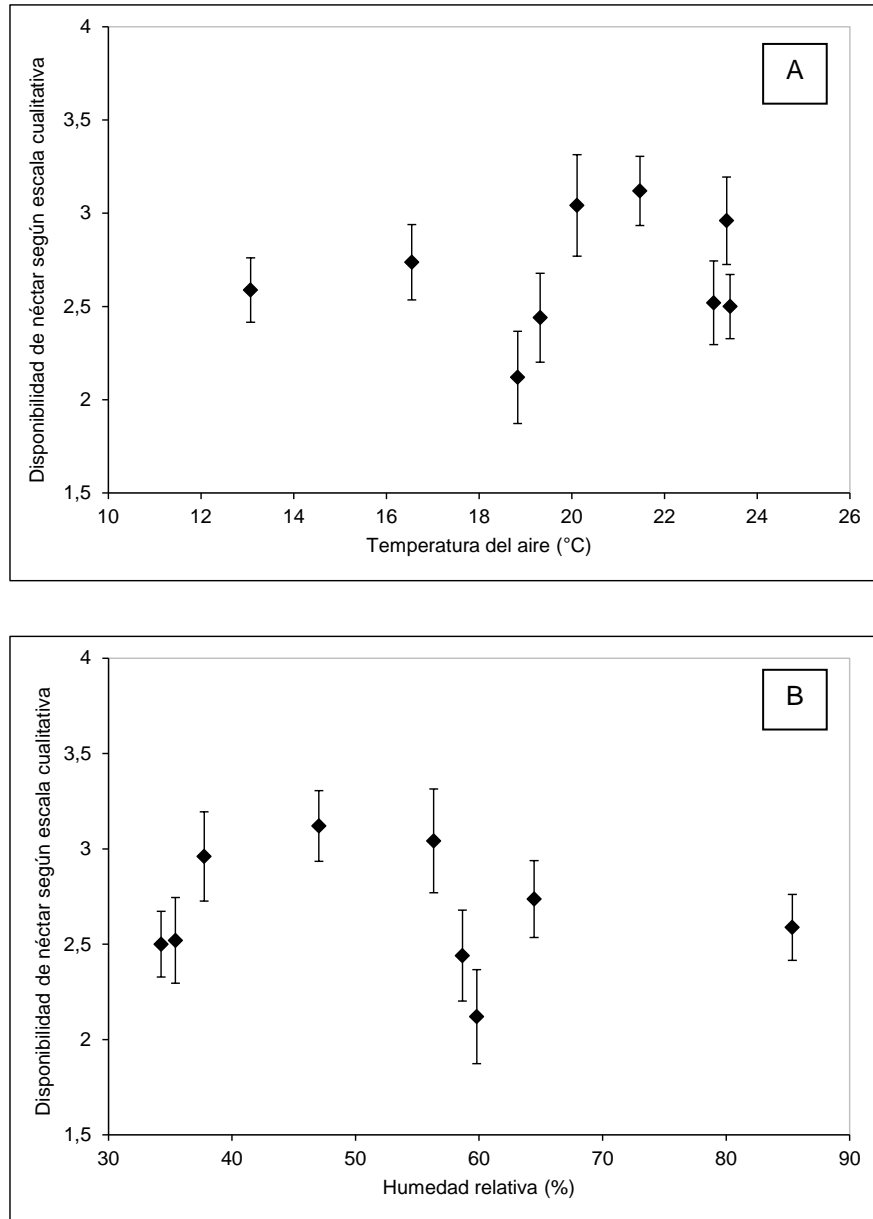


**Figura 3-25:** Disponibilidad del néctar en flores de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa', cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca), estimada mediante una escala cualitativa de la apariencia de los nectarios a diferentes horas del día. Promedios con la misma letra no son significativamente diferentes ( $\alpha$ : 0.05). Las barras del error corresponden al error estándar.

En la Figura 3-26 se muestran los promedios de temperatura del aire y humedad relativa que se presentaron durante los días que se efectuaron los muestreos de la disponibilidad del néctar en el cultivo de fresa bajo invernadero. Hacia las 9:00 am se aprecia una diferencia notoria en las condiciones ambientales con una temperatura más baja y una humedad más alta en comparación con los otros horarios de evaluación, en los que se mantuvieron más constantes. No se encontró ninguna relación entre la oferta de néctar que se presentó durante el día y las condiciones ambientales en los momentos de realizar las mediciones (Figura 3-27).

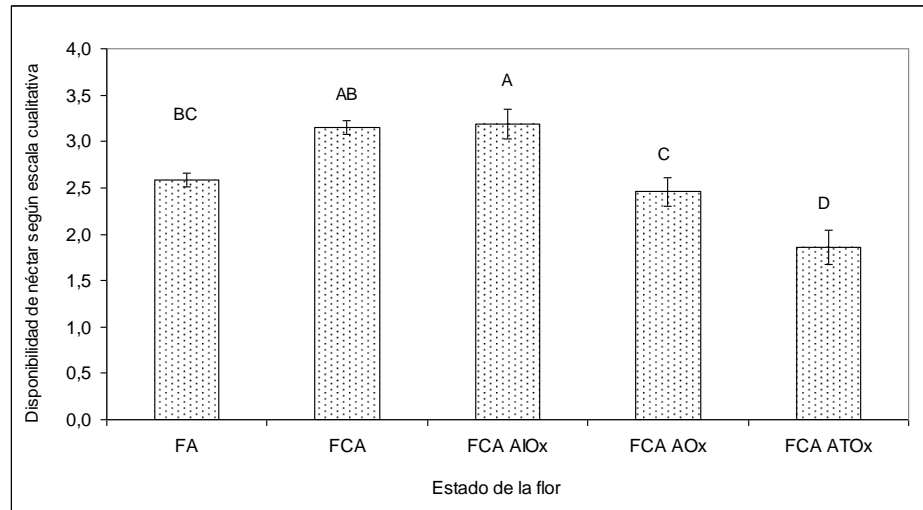


**Figura 3-26:** Condiciones ambientales promedio en el invernadero de cubierta plástica en Cajicá (Cundinamarca, Colombia), durante las horas del día en que se evaluó la disponibilidad del néctar en fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa'. A. Temperatura del aire. B. Humedad relativa. Las barras del error corresponden a la desviación estándar.



**Figura 3-27:** Relación entre la disponibilidad del néctar en flores de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' y las condiciones ambientales en el invernadero de cubierta plástica en Cajicá (Cundinamarca, Colombia). A. Temperatura del aire. B. Humedad relativa. Los datos corresponden al promedio obtenido en las flores muestreadas y las barras del error corresponden al error estándar.

En cuanto a la oferta de néctar en relación a los estados de la flor, aquellas jóvenes e iniciando su maduración fueron las que presentaron la mayor cantidad de néctar. La flor en estado FCA AIOx presentó la mayor provisión con una calificación de 3.18, seguida por el estado FCA con 3.15 y FA con 2.58. La disponibilidad disminuyó en las flores más maduras FCA AOX hasta llegar a ser mínima en las senescentes FCA ATOx, con 2.46 y 1.86 respectivamente (Figura 3-28).

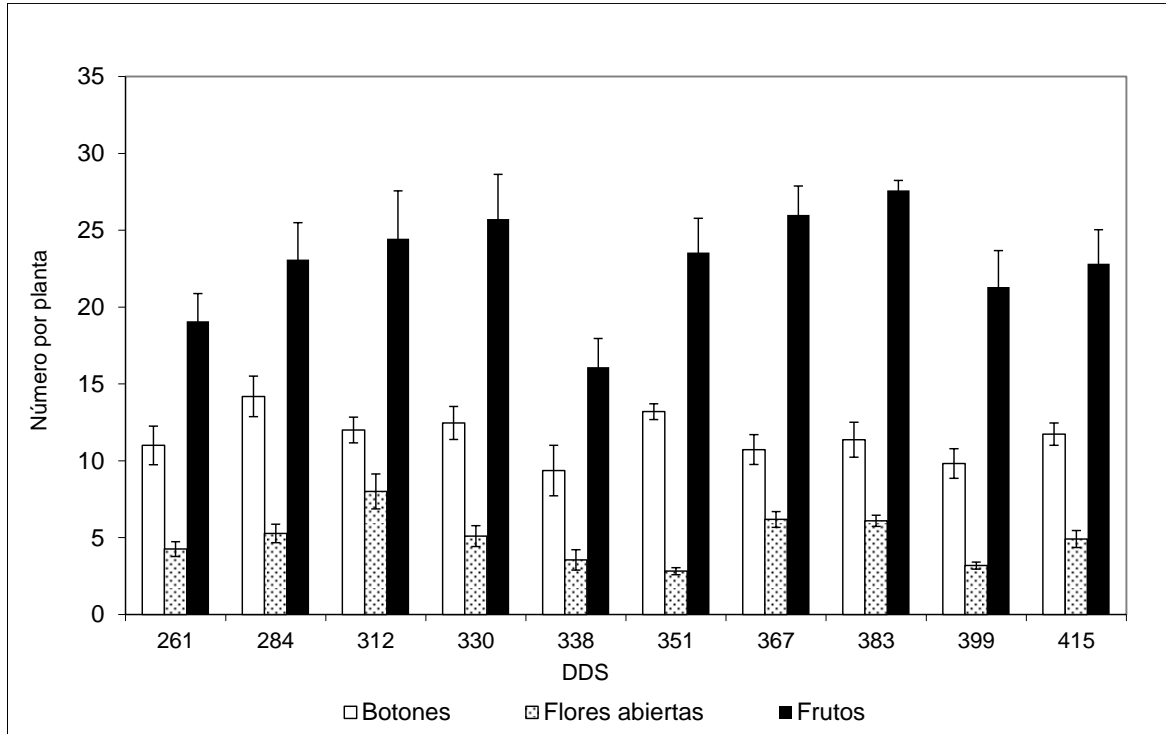


**Figura 3-28:** Disponibilidad de néctar según el estado de madurez de la flor en fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia), estimada mediante una escala cualitativa de la apariencia de los nectarios. Promedios con la misma letra no son significativamente diferentes ( $\alpha$ : 0.05). Las barras del error corresponden al error estándar. FA: flor abierta; FCA: flor completamente abierta; FCA AIOx: flor completamente abierta con anteras iniciando oxidación; FCA AOX: flor completamente abierta con anteras oxidadas; FCA ATOx: flor completamente abierta con anteras totalmente oxidadas.

### 3.3.4 Oferta floral en el cultivo

El periodo durante el que se efectuó el muestreo para determinar la oferta floral del cultivo, correspondió a la época en la que estuvo presente la colonia de los abejorros. Se realizó a partir de los 261 y hasta los 415 días después de la siembra del cultivo, iniciando así aproximadamente a los 9 meses, época en la que se encontraba en pleno periodo de floración y fructificación. Es de aclarar que para el caso de los cultivares de fresa plantados en el trópico a partir de material de propagación traído de zonas templadas, el periodo de floración y fructificación inicia entre los 6 y 7 meses luego del trasplante (Padilla *et al.*, 2012).

La producción de botones, flores y frutos por planta fue continua a través del tiempo (Figura 3-29). Sin embargo, según la tendencia esperada de la producción de botones y flores abiertas, se distinguieron dos picos de floración y fructificación durante el periodo evaluado. El primer pico se presentó de los 261 a los 338 DDS y el segundo desde los 351 y hasta los 415 DDS.



**Figura 3-29:** Número de botones, flores abiertas y frutos en diferentes grados de madurez por planta de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia). Las barras del error corresponden al error estándar. DDS: días después de la siembra de las plantas.

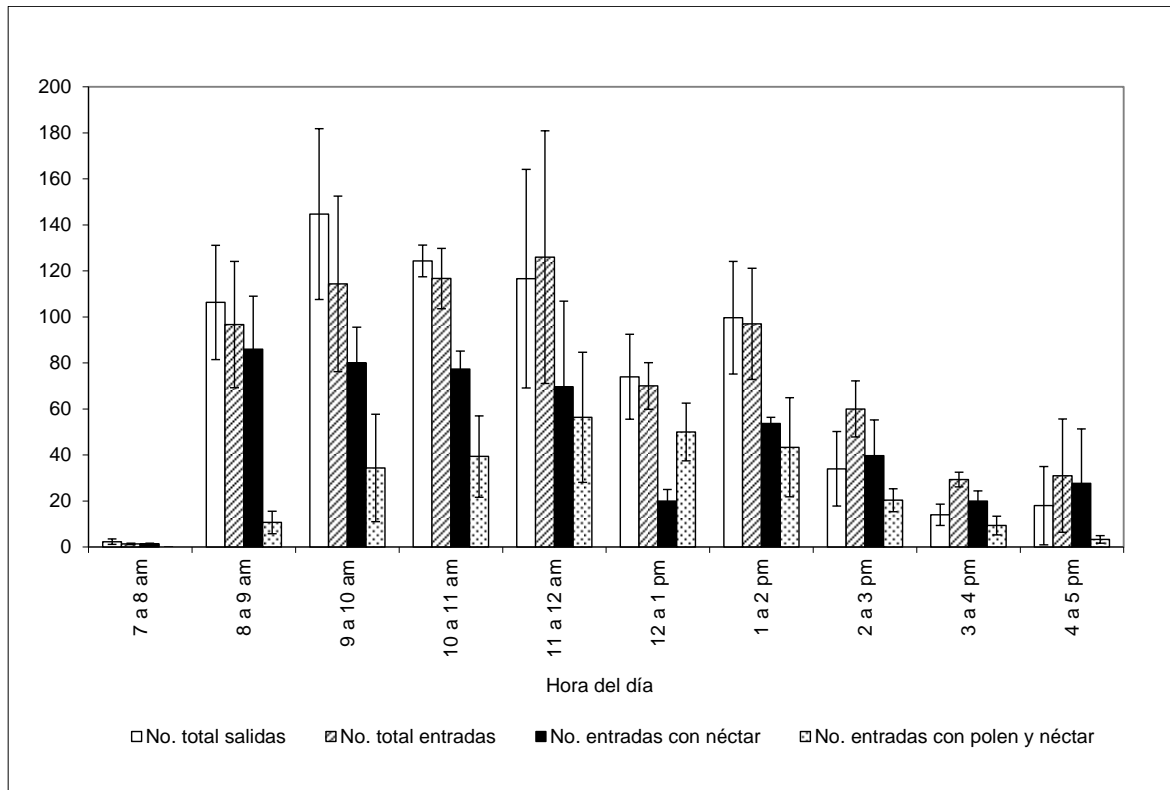
La cantidad promedio de botones florales que presentaron las plantas de fresa 'Camarosa' por día fue de  $11.58 \pm 1.47$ . La oferta diaria de flores abiertas por planta de fresa, susceptibles de ser frecuentadas por visitantes florales, fue de  $5.03 \pm 1.9$ , presentando un mínimo de 2.8 y un máximo de 8. El número de frutos de fresa en diferentes estados de maduración se mantuvo alrededor de los  $22.93 \pm 3.43$  por planta.

### 3.4. Comportamiento de forrajeo de *B. atratus* en el cultivo de fresa

#### 3.4.1. Salidas y entradas de las obreras al nido

La actividad de la colonia de *B. atratus* ubicada en el cultivo de fresa dentro del invernadero, inició desde las 7:00 am y cesó después de las 5:00 pm. En general, la mayor actividad de las obreras se registró entre las 8:00 am y las 2:00 pm. Tanto la cantidad de salidas como de

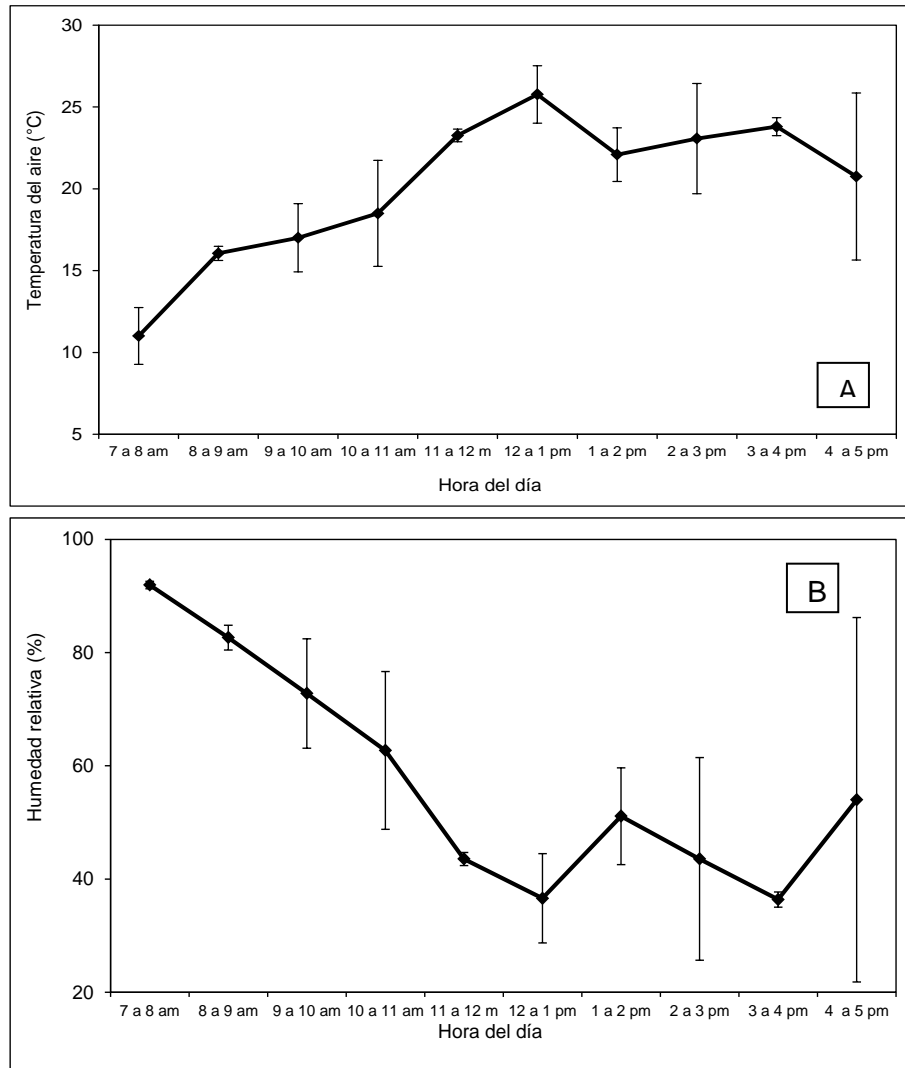
entradas fue mayor en horas de la mañana desde las 8:00 am hasta el mediodía. Se presentó luego una disminución de la actividad entre las 12:00 pm y la 1:00 pm. Posteriormente incrementó el flujo de obreras entre la 1:00 pm y 2:00 pm y a partir de esta hora en adelante la actividad disminuyó notablemente hasta finalizar la tarde (Figura 3-30).



**Figura 3-30:** Número promedio de salidas y entradas de obreras de *Bombus atratus* a su nido ubicado en un cultivo de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia), registradas a diferentes horas del día. Las barras del error corresponden al error estándar. Las entradas fueron discriminadas de acuerdo al tipo de recursos que las obreras ingresaban: néctar o polen y néctar.

Estos periodos de actividad coincidieron con lo reportado para esta misma especie en los trabajos de Rojas (2006), Almanza (2007) y Riaño y Veloza (2007). El comportamiento observado también tuvo correspondencia con lo encontrado por Paydas *et al.* (2000b), para una colonia de *B. terrestris* introducida en un invernadero cultivado con fresa en Turquía, ya que la mayor hora de actividad fue entre las 9:00 am y 10:00 am, disminuyendo hacia el mediodía, aunque ellos reportaron una reactivación en la tarde entre las 3:00 pm y las 5:00 pm. Por su parte, Dimou *et al.* (2008) en un invernadero de fresa en Grecia, con temperaturas entre los 11 y 15 °C, encontraron que los primeros vuelos de los insectos iniciaron a las 7:00 am y finalizaron a las 4:30 pm, con gran actividad entre las 9:00 am y las 10:00 am y entre las 12:00 m y la 1:00 pm.

Durante las fechas y horas de observación de la actividad de la colonia de *B. atratus* se registraron dentro del invernadero las condiciones de temperatura del aire y humedad relativa que se muestran en la Figura 3-31.



**Figura 3-31:** Condiciones ambientales promedio en el invernadero de cubierta plástica en Cajicá (Cundinamarca, Colombia), durante los intervalos horarios en los que se observó la actividad de la colonia de *Bombus atratus* introducida en el cultivo de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa'. A. Temperatura del aire. B. Humedad relativa. Las barras del error corresponden a la desviación estándar.

El movimiento de la colonia de *B. atratus* fue mínimo entre las 7:00 am y 8:00 am, momento de bajas temperaturas alrededor de los 10 °C. Al respecto, Guerra-Sanz (2008) menciona que los abejorros usualmente no forrajean a temperaturas por debajo de los 10 °C, según Heinrich (1979).



La mayor actividad se registró durante la mañana cuando se presentaron temperaturas entre los 15 y 25 °C. La notable disminución en el flujo de obreras que se registró hacia el mediodía, entre 12:00 pm y 1:00 pm, coincidió con el momento del día de mayor temperatura alcanzando los  $26 \pm 1.76$  °C. Guerra-Sanz (2008) señala que la actividad de los abejorros se ve afectada a temperaturas superiores a los 30 °C; con frecuencia en los invernaderos de plástico en la Sabana de Bogotá se alcanzan niveles hasta 38-40 °C hacia el mediodía (De Vis, 1999). A estas temperaturas, los abejorros permanecen inactivos para prevenir el sobrecalentamiento de sus cuerpos (Guerra-Sanz, 2008). Este mismo autor menciona que los *Bombus* son capaces de volar cuando la temperatura del aire está por encima de los 35 °C, pero prefieren permanecer en el nido para ventilarlo, y que arriba de los 32 °C las obreras cesan el forrajeo, inician la ventilación y detienen la alimentación de las larvas. Este comportamiento de ventilación del nido fue observado en las obreras de *B. atratus* de la colonia estudiada, donde una o dos de ellas se posaban sobre el tubo de PVC justo en el orificio de entrada y agitaban velozmente sus alas, haciéndolo simultáneamente o alternándose en la actividad. Este comportamiento de ventilación fue muy frecuente entre las 11:00 am y las 2:00 pm.

Haciendo un balance entre el total de salidas y de entradas de las obreras a la colonia, se observa que sus cantidades fueron similares durante intervalos de una hora y que esto se presentó en la mayoría de los horarios de muestreo que se efectuaron durante el día (Figura 3-30). Esto sugiere que durante una hora de observación, el mismo número de obreras que sale de la colonia a forrajear es el mismo que ingresa con recursos. El número acumulado de salidas de las obreras que se registraron por día en la colonia, desde las 7:00 am hasta las 5:00 pm, fue de 734.0 y el número de entradas fue de 742.33.

En cuanto a las entradas de las obreras con néctar, se apreció que fue mayor en las horas de la mañana entre las 8:00 am y las 12:00 pm, disminuyendo luego hacia el mediodía y la tarde. Por su parte, las entradas de las obreras al nido llevando polen y néctar, aumentaron progresivamente durante la mañana hasta alcanzar un máximo hacia el mediodía y posteriormente disminuyeron paulatinamente durante la tarde (Figura 3-30).

Durante todo el día, la cantidad de entradas de las obreras llevando solo néctar fue superior a aquellas que ingresaron tanto polen como néctar, ya que el 64% de las entradas observadas se efectuaron ingresando este recurso. Solo hacia el mediodía (12:00 pm a 1:00 pm), cuando se registró una notable disminución en la actividad, la relación se invirtió, ya que la cantidad de entradas con polen y néctar duplicó a las de solo néctar.

### **3.4.2. Reconocimiento y cuantificación del polen adherido al cuerpo de obreras que visitaron flores de fresa**

En las muestras obtenidas a través del barrido de los granos de polen adheridos al cuerpo de las obreras de *B. atratus* que fueron capturadas visitando las flores de fresa, fue posible confirmar la

presencia de polen correspondiente a esta especie, así como a las familias Rosaceae, Melastomataceae, Fabaceae, Myrtaceae, Scrophulariaceae, Asteraceae y Malvaceae (Anexo C).

La mayoría de los granos de polen adheridos al cuerpo de los abejorros capturados, pertenecieron a la fresa (60.2%). El polen de la familia Melastomataceae predominó en un 17.3%, seguido por el de Asteraceae, Rosaceae y Malvaceae con 8.4%, 6.3% y 5.6%, respectivamente. Con menor frecuencia se presentó el polen de Fabaceae, Myrtaceae y Scrophulariaceae, siendo en su orden de 2.1%, 0.7% y 0.3% (Cuadro 3-5).

Es de anotar que en ninguna de las obreras revisadas se encontraron sus corbículas llenas con las típicas cargas de polen.

**Cuadro 3-5:** Número de granos de polen de fresa y de otras familias botánicas, colectados mediante barrido del cuerpo de obreras de *Bombus atratus* capturadas durante su visita a flores de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca).

	Obrera No. 1	Obrera No. 2	Obrera No. 3
<i>Fragaria x ananassa</i>	216	217	1276
Rosaceae	113	9	58
Melastomataceae	73	2	417
Fabaceae	15		45
Myrtaceae	11	6	4
Scrophulariaceae	1		8
Asteraceae	1		248
Malvaceae	1		159

### 3.4.3. Comportamiento de las obreras en su visita a las flores de fresa

En total se realizaron 122 observaciones de obreras visitando las flores de fresa. En el 100% de las visitas registradas, las obreras colectaron néctar. En este comportamiento, cada obrera aterrizaba directamente sobre el receptáculo floral y estiraba la probosis insertándola en la zona de los nectarios, la cual consiste en un anillo carnoso que rodea al receptáculo en su parte basal y que está adyacente a las bases de los estambres. Luego procedía a extraer el néctar acumulado en los nectarios, para lo cual caminaba sobre el receptáculo hasta dar un giro completo, apoyando sobre él las patas y la parte ventral del tórax y abdomen. Cuando cada abejorro realizaba este giro, el receptáculo floral tapizado de pistilos quedaba prácticamente cubierto por el cuerpo de la abeja y en contacto directo con sus setas. En la búsqueda del néctar, con el giro del abejorro sobre el receptáculo, su cabeza tocaba directamente las anteras dispuestas alrededor del receptáculo y se llenaba accidentalmente de polen. Luego de colectar néctar, el

86% de las obreras emprendieron vuelo hacia otra flor, mientras que un 14% continuaron posadas sobre la misma, mostrando otros comportamientos. Las obreras que presentaron el comportamiento de colecta de néctar y que posteriormente emprendieron el vuelo, tardaron en su visita a la flor  $5.2 \pm 3.09$  s.

El 8.4% de las obreras, luego de colectar el néctar de la forma como se describió anteriormente, procedieron a su limpieza y posteriormente iniciaron vuelo. Para la limpieza, con su cuerpo aún apoyado sobre el receptáculo floral, cepillaron el polen de su cabeza, tórax y abdomen empleando las patas. Estas obreras tardaron  $6.3 \pm 4.85$  s en la colecta de néctar en la flor de fresa y  $12.3 \pm 5.64$  s en su proceso de limpieza.

El 4.2% de las obreras observadas presentaron el comportamiento de colecta de néctar, seguido de un periodo de reposo. Durante el reposo la obrera se quedaba casi inmóvil posada sobre el receptáculo floral y se ubicaba cerca de los pétalos (Figura 3-32). Este comportamiento de reposo se apreció especialmente hacia el mediodía, en momentos de alta temperatura. La colecta de néctar para estos abejorros tuvo una duración de 5 s/flor, mientras que el periodo de reposo fue de  $42.5 \pm 15$  s.

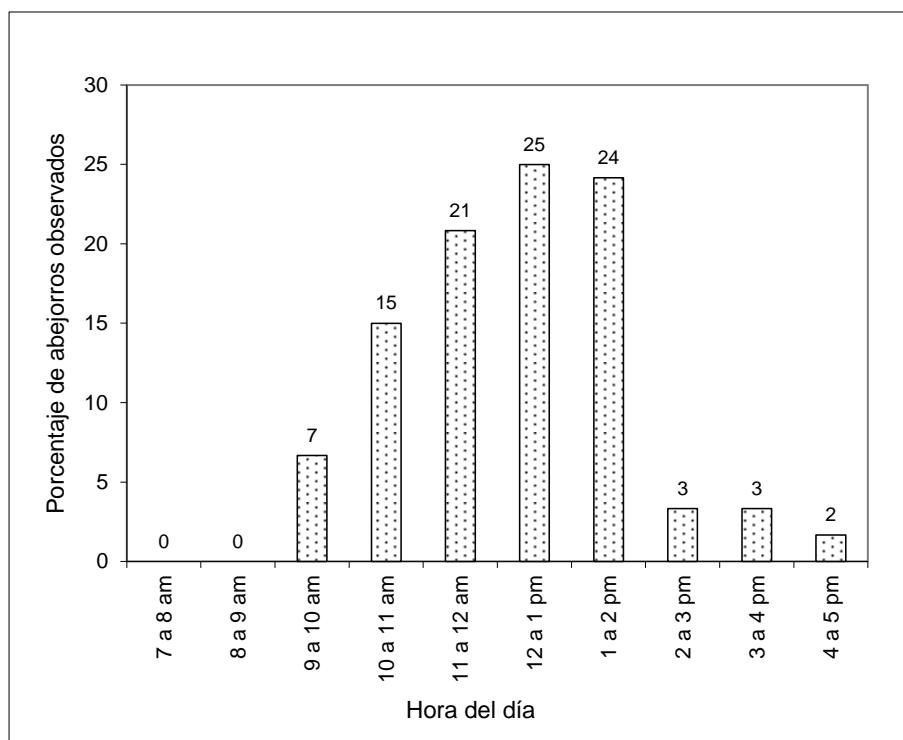


**Figura 3-32:** Obrera de *Bombus atratus* en reposo sobre una flor de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia).

En solo una de las visitas observadas (1.4%), una abeja colectó néctar, posteriormente procedió a limpiarse y luego se quedó en reposo sobre la flor, tardando 5, 60 y 1200 s en cada actividad respectivamente.

En ninguna de las observaciones realizadas se apreció que las obreras presentaran comportamiento de colecta de polen de manera intencional, acorde al patrón descrito por Free (1968). Este autor menciona que los abejorros *Bombus* que frecuentan las flores de fresa con el propósito de recolectar polen, caminan intencionalmente sobre el anillo de las anteras o también se posan sobre el receptáculo floral y mueven su cabeza y patas delanteras sobre las anteras.

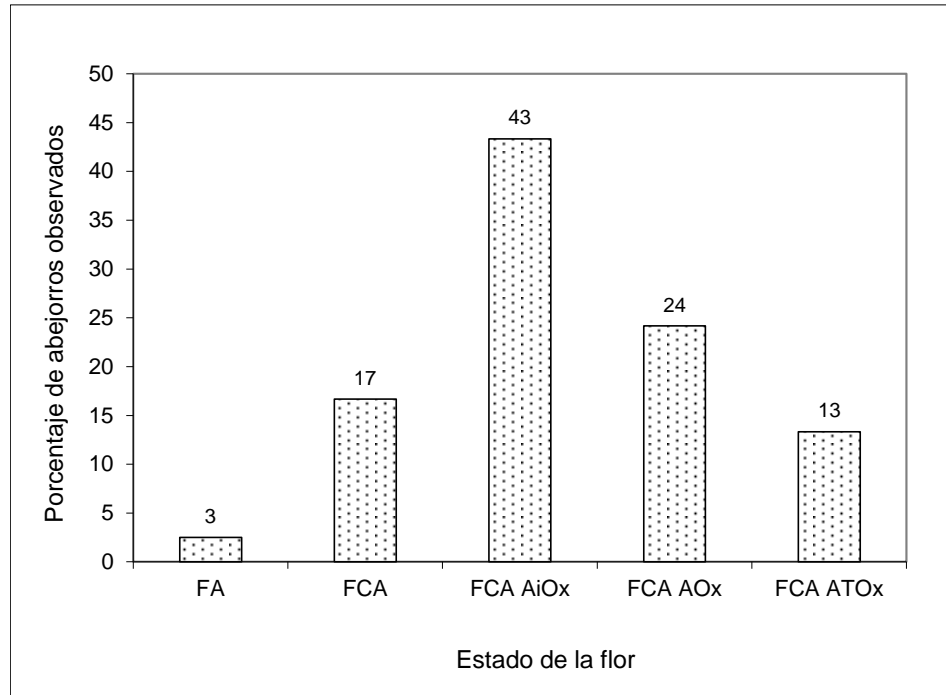
Los resultados relacionados con los horarios de visita de los abejorros *B. atratus* a las flores de fresa, se muestran en la Figura 3-33. Los abejorros frecuentaron las flores desde las 9:00 am y su actividad fue incrementándose durante la mañana hasta alcanzar un nivel máximo entre las 11:00 am y las 2:00 pm. En las horas de la tarde, de las 2:00 pm hasta las 5:00 pm, se registró una baja actividad. Estos periodos de intenso forrajeo de *B. atratus* sobre las flores de fresa, coincidieron con los reportados para fresa por Dimou *et al.* (2008) para una colonia de *B. terrestris* en invernadero, donde sus picos de actividad fueron entre las 9:00 am y las 10:00 am y entre las 12:00 pm y la 1:00 pm.



**Figura 3-33:** Porcentaje de abejorros *Bombus atratus* que fueron observados visitando flores de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa', en diferentes intervalos horarios durante el día.

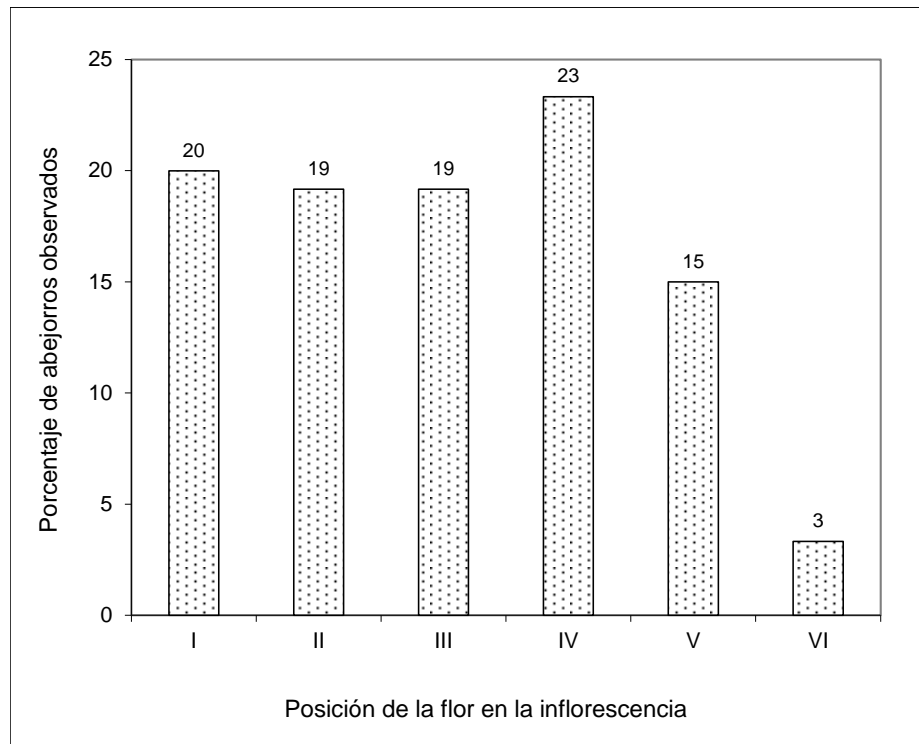
Las preferencias de *B. atratus* por visitar las flores de fresa según su estado de madurez, se presentan en la Figura 3-34. Los abejorros visitaron flores de todas las edades, pero mostraron una marcada preferencia por aquellas que se encontraban iniciando su madurez (FCA AIOx). No seleccionaron las flores muy jóvenes recién abiertas (FA), ni tampoco visitaron con tanta

frecuencia las senescentes (FCA ATOx). Dentro de las más jóvenes prefirieron a aquellas completamente abiertas (FCA); dentro de las más maduras eligieron con mayor frecuencia a las que presentaban anteras oxidadas (FCA AOx).



**Figura 3-34:** Porcentaje de abejorros *Bombus atratus* que fueron observados visitando flores de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa', en diferentes estados de madurez. FA: flor abierta; FCA: flor completamente abierta; FCA AiOx: flor completamente abierta con anteras iniciando oxidación; FCA AOx: flor completamente abierta con anteras oxidadas; FCA ATOx: flor completamente abierta con anteras totalmente oxidadas.

Los resultados de la frecuencia de visita de *B. atratus* a las flores de fresa Camarosa según la posición de éstas dentro de la jerarquía floral, se muestran en la Figura 3-35. Los abejorros frecuentaron indistintamente aquellas ubicadas en las posiciones I a IV. La menor cantidad de visitas se registró para las flores de posición V y fue mucho más baja las de VI.



**Figura 3-35 :** Porcentaje de los abejorros *Bombus atratus* que fueron observados visitando flores de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa', en relación a sus diferentes posiciones dentro de la jerarquía de las inflorescencias. Los números romanos representan la posición de las flores dentro de las inflorescencias, según su orden de apertura.

#### 3.4.4. Cantidad de flores de fresa visitadas por las obreras en sus viajes de forrajeo

La mayor cantidad de flores visitadas por los abejorros se presentó entre las 11:00 am y las 2:00 pm. En el periodo comprendido entre la 1:00 pm y las 2:00 pm, se registró el valor más alto, llegando a 6.3 flores visitadas/hora. El menor número de visitas se observó en las horas más frías, siendo de 2 flores/hora de 8:00 am a 9:00 am y de 3:00 pm a 4:00 pm, y tan solo de 1 flor/hora entre las 4:00 pm y 5:00 pm. A media mañana, las visitas se mantuvieron entre 2.4 y 2.9 flores/hora e iniciando la tarde en 3.5 flores/hora (Cuadro 3-6).

Durante este seguimiento, en dos ocasiones fue posible cuantificar el número de flores de fresa que una obrera de *B. atratus* visitó por viaje de forrajeo. Las obreras salieron del nido y visitaron 5 y 6 flores respectivamente y entraron nuevamente a la colonia; el tiempo del viaje de forrajeo fue de 37 y 40 s, respectivamente. Nunca se encontraron más de dos obreras a la vez visitando el cultivo, aún en las horas del día de mayor actividad. Estos resultados contrastan con lo hallado

por Dimou *et al.* (2008), donde cada viaje de forrajeo de una obrera de *B. terrestris* tardó entre media a una hora, tiempo en el que visitó en promedio  $106 \pm 12$  flores de fresa.

**Cuadro 3-6:** Número de flores visitadas por obreras del abejorro *Bombus atratus* en intervalos de una hora a diferentes momentos del día, en un cultivo de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca). Los datos corresponden al promedio  $\pm$  desviación estándar.

8 a 9 am	9 a 10 am	10 a 11 am	11 a 12 am	12 a 1 pm	1 a 2 pm	2 a 3 pm	3 a 4 pm	4 a 5 pm
2	2.9 $\pm$ 2.1	2.4 $\pm$ 1.14	5.3 $\pm$ 3.2	5.3 $\pm$ 3.2	6.3 $\pm$ 2.5	3.5 $\pm$ 2.1	2 $\pm$ 1.4	1

### 3.5. Efecto de las visitas de *B. atratus* a las flores de fresa sobre las características de los frutos producidos

Los resultados del primer experimento en el que se compararon las características de los frutos obtenidos de flores aisladas con bolsas de malla frente a aquellas que permanecieron libremente expuestas, se presentan en los cuadros 3-7 y 3-8. El aislamiento de las inflorescencias dentro de las bolsas de malla en comparación con aquellas libremente expuestas, no tuvo mayores efectos sobre las características de los frutos de las primeras posiciones. El efecto del embolsado de las flores sobre el peso de los frutos, solo se manifestó para las posiciones V y VI, resultando más pesados aquellos provenientes de flores libres que de flores embolsadas. Por su parte, la longitud de los frutos originados de flores libres ubicadas en las posiciones IV, V y VI, fue mayor que la de aquellos de flores embolsadas. Mientras tanto, el calibre no se vio afectado a raíz del embolsado de las flores en ninguna de las posiciones de la jerarquía floral. En cuanto al número de achenios y la tasa de polinización, solamente los frutos provenientes de flores de posición II que fueron embolsadas, presentaron mayores valores frente a aquellas que no fueron aisladas.

**Cuadro 3-7:** Peso, longitud, calibre, número de aquenios y tasa de polinización en frutos de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa', obtenidos de flores libremente expuestas y de flores aisladas con bolsas de velo, según su jerarquía floral. Los valores presentados corresponden al promedio  $\pm$  error estándar. Los números romanos representan la posición de las flores de las que provinieron los frutos, según su orden de apertura dentro las inflorescencias.

		Peso (g)	Longitud (cm)	Calibre (cm)	No. aquenios	Tasa de polinización
I	Embolsadas	12.43 $\pm$ 0.49	3.48 $\pm$ 0.09	2.78 $\pm$ 0.04	316.81 $\pm$ 16.65	0.85 $\pm$ 0.04
	Libres	12.49 $\pm$ 0.75	3.47 $\pm$ 0.12	2.81 $\pm$ 0.06	344.3 $\pm$ 17.28	0.92 $\pm$ 0.04
II	Embolsadas	10.04 $\pm$ 0.44	3.41 $\pm$ 0.07	2.6 $\pm$ 0.05	304.07 $\pm$ 19.96	0.97 $\pm$ 0.02
	Libres	9.24 $\pm$ 0.38	3.26 $\pm$ 0.06	2.48 $\pm$ 0.04	243.48 $\pm$ 9.56	0.86 $\pm$ 0.02
III	Embolsadas	8.83 $\pm$ 0.54	3.26 $\pm$ 0.11	2.38 $\pm$ 0.06	190.17 $\pm$ 18.26	0.73 $\pm$ 0.06
	Libres	8.91 $\pm$ 0.63	3.4 $\pm$ 0.13	2.43 $\pm$ 0.09	237.2 $\pm$ 25.73	0.87 $\pm$ 0.08
IV	Embolsadas	6.75 $\pm$ 0.42	2.82 $\pm$ 0.09	2.18 $\pm$ 0.06	182.22 $\pm$ 11.69	0.88 $\pm$ 0.04
	Libres	8.53 $\pm$ 1.19	3.32 $\pm$ 0.14	2.34 $\pm$ 0.14	207 $\pm$ 38.2	0.9 $\pm$ 0.1
V	Embolsadas	6.06 $\pm$ 0.42	2.75 $\pm$ 0.1	2.15 $\pm$ 0.06	131.9 $\pm$ 7.4	0.83 $\pm$ 0.04
	Libres	7.89 $\pm$ 0.82	3.18 $\pm$ 0.14	2.3 $\pm$ 0.12	-	-
VI	Embolsadas	5.52 $\pm$ 0.55	2.61 $\pm$ 0.13	2.02 $\pm$ 0.07	140 $\pm$ 18.09	0.91 $\pm$ 0.07
	Libres	9.3 $\pm$ 2.48	3.62 $\pm$ 0.5	2.28 $\pm$ 0.31	-	-



**Cuadro 3-8:** Comparación de algunas características de los frutos de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa', obtenidos de flores libremente expuestas y de flores aisladas con bolsas de velo. Los valores presentados para peso, longitud, calibre y número de achenios corresponden a la  $P > |t|$ , según los análisis efectuados de manera independiente para cada posición dentro de la jerarquía floral. Los valores presentados para la tasa de polinización corresponden a  $P > \chi^2$ . Los números romanos representan la posición de las flores de las que provinieron los frutos, según su orden de apertura dentro las inflorescencias.

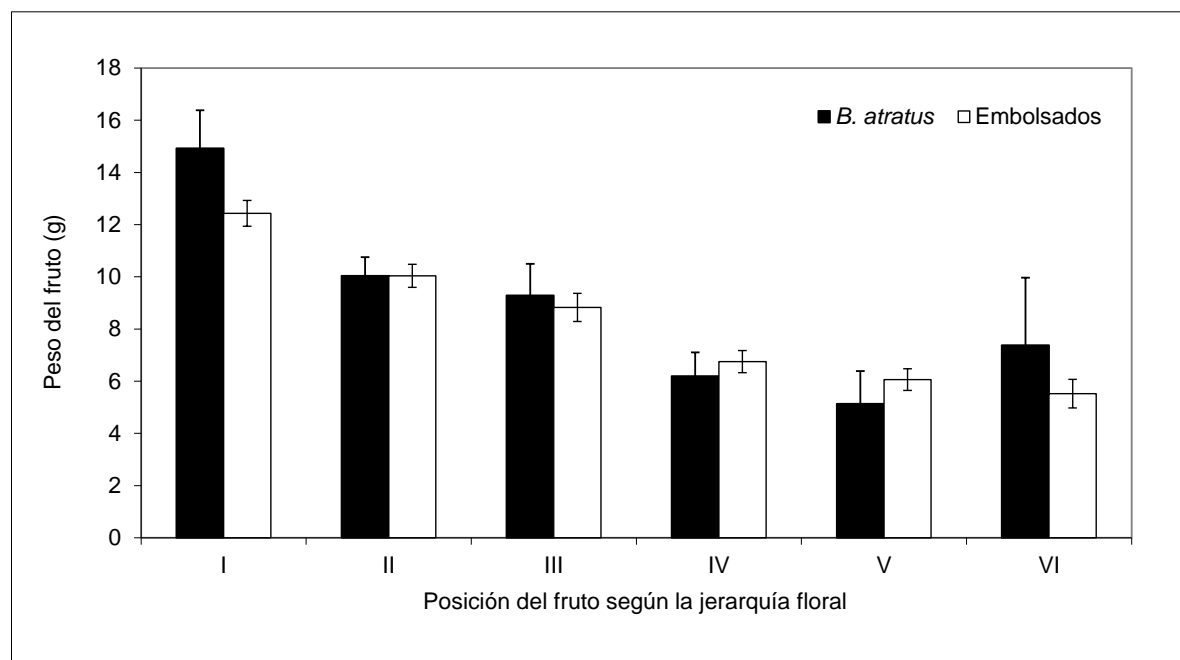
	I	II	III	IV	V	VI
<b>Peso (g)</b>	0.9406	0.1722	0.9313	0.0840	0.0480*	0.0315*
<b>Longitud (cm)</b>	0.9347	0.1175	0.4441	0.0105*	0.0474*	0.0109*
<b>Calibre (cm)</b>	0.6657	0.0885	0.6629	0.2153	0.2302	0.2106
<b>No. achenios</b>	0.3606	0.008**	0.1489	0.4505	-	-
<b>Tasa de polinización</b>	0.2048	0.0224*	0.1317	0.6705	-	-

En el segundo experimento, donde se compararon las características de los frutos provenientes de flores que fueron visitadas por *B. atratus* con aquellas aisladas con bolsas de velo, se encontró que algunas difirieron de manera importante. Además, las variaciones en el tamaño de los frutos, en el número de achenios y la tasa de polinización, se presentaron de manera diferencial entre las distintas posiciones según la jerarquía floral.

El peso fresco individual del fruto mostró diferencias en relación al tratamiento de polinización, únicamente en aquellos provenientes de flores de posición I (Cuadro 3-9). Estos frutos obtenidos de flores primarias que fueron visitadas al menos una vez por el abejorro *B. atratus*, presentaron un peso promedio de 14.92 g, resultando un 20% más pesados que aquellos originarios de las flores que fueron aisladas con bolsa de velo, cuyo peso alcanzó en promedio los 12.43 g (Figura 3-36).

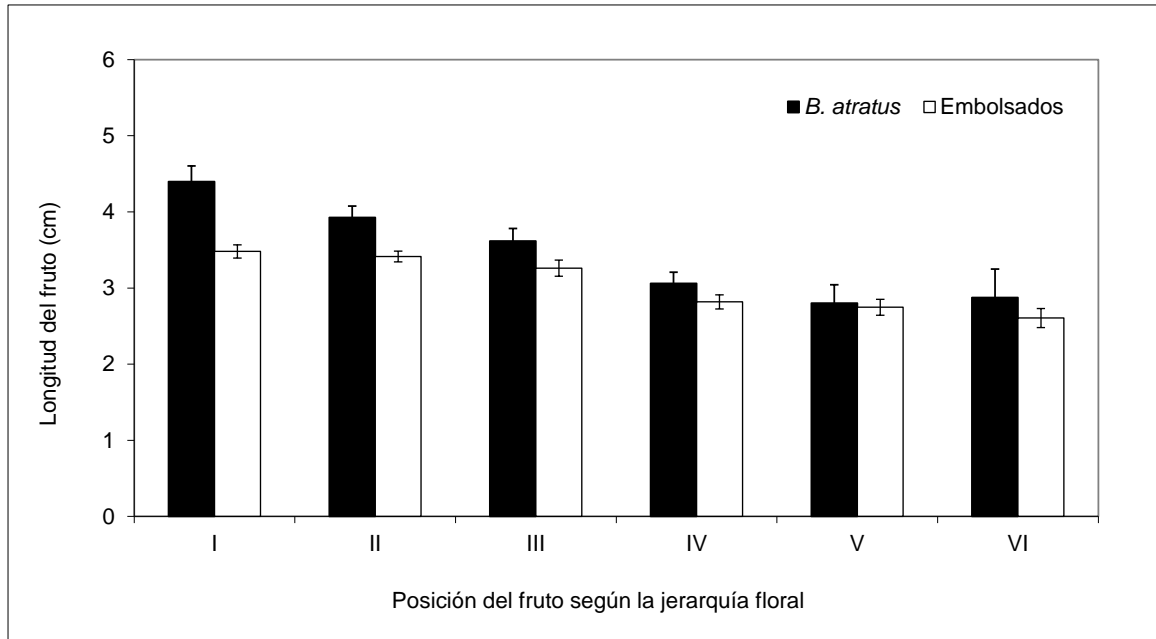
**Cuadro 3-9:** Comparación de algunas características de los frutos de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa', obtenidos de flores visitadas por el abejorro *Bombus atratus* y de flores aisladas con bolsas de velo. Los valores presentados para peso, longitud, calibre y número de achenios corresponden a la  $P>|t|$ , según los análisis efectuados de manera independiente para cada posición dentro de la jerarquía floral. Los valores presentados para la tasa de polinización corresponden a  $P>\chi^2$ . Los números romanos representan la posición de las flores de las que provinieron los frutos, según su orden de apertura dentro las inflorescencias.

	I	II	III	IV	V	VI
<b>Peso (g)</b>	0.0452*	0.9995	0.7082	0.5354	0.3649	0.2657
<b>Longitud (cm)</b>	<0.0001***	0.003**	0.1079	0.1796	0.8215	0.404
<b>Calibre (cm)</b>	0.7015	0.8811	0.8107	0.1077	0.2841	0.1463
<b>No. achenios</b>	0.0347*	0.1679	0.375	0.3233	0.965	0.4768
<b>Tasa de polinización</b>	0.0033**	0.3248	0.3675	0.0187*	0.6611	0.1674



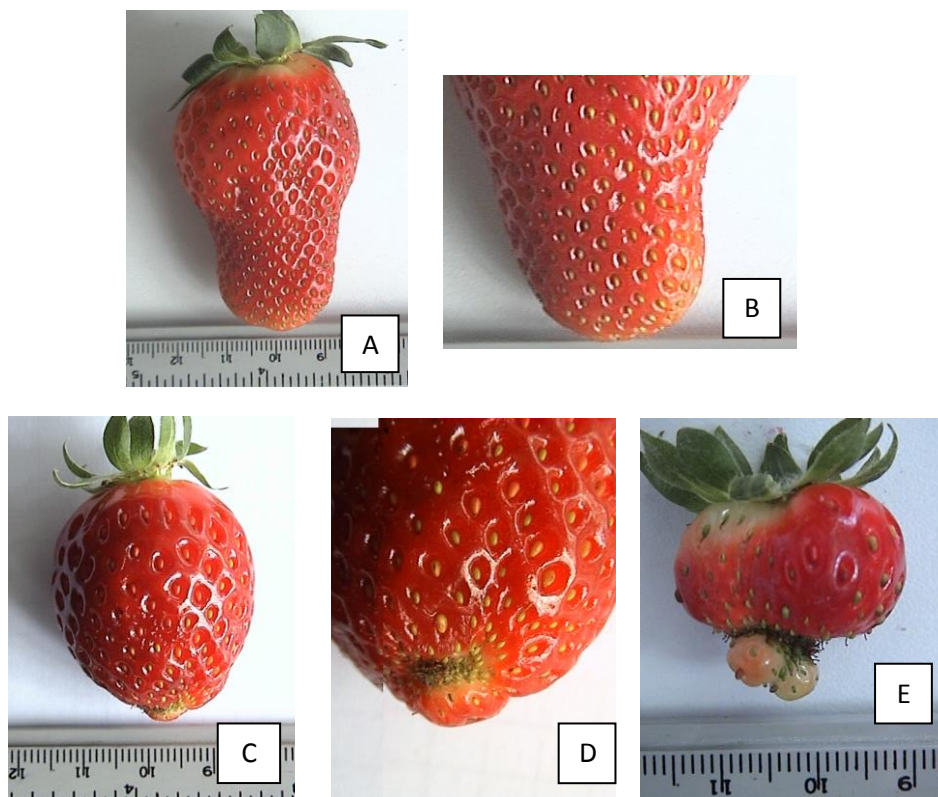
**Figura 3-36 :** Peso fresco promedio individual de frutos provenientes de flores tanto visitadas por *Bombus atratus* como aisladas en bolsas de velo, en un cultivo de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia). Las barras del error corresponden al error estándar. Los números romanos representan el orden de apertura de las flores de las que provinieron los frutos dentro las inflorescencias.

La longitud del fruto también se vio influenciada por el tratamiento de polinización, especialmente en aquellos de las posiciones I y II (Cuadro 3-9). Cuando las obreras de *B. atratus* visitaron flores de estas posiciones, los frutos que se obtuvieron fueron más alargados alcanzando los 4.4 y 3.93 cm, respectivamente, lo que representó un incremento del 26 y 15% respecto a los frutos provenientes de flores embolsadas (Figura 3-37).



**Figura 3-37** : Longitud promedio individual de frutos provenientes de flores tanto visitadas por *Bombus atratus* como aisladas en bolsas de velo, en un cultivo de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia). Las barras del error corresponden al error estándar. Los números romanos representan el orden de apertura de las flores de las que provinieron los frutos dentro las inflorescencias.

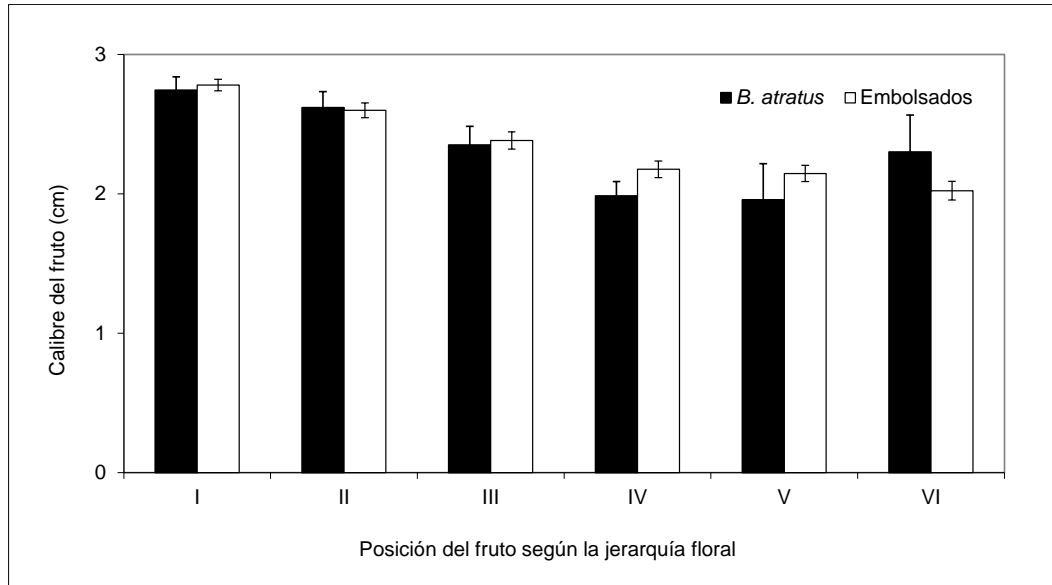
Las diferencias que presentaron los frutos de fresa en cuanto a su longitud, se asociaron con la forma que presentaron. El 29 % de los frutos provenientes de flores visitadas por los abejorros mostraron un ensanchamiento en la parte apical con la presencia de aquenios bien formados (Figura 3-38 A y B), mientras que aquellos originarios de las flores que fueron aisladas con bolsa de velo, casi siempre exhibieron un estrechamiento a manera de deformación del receptáculo en esta zona junto con la presencia de aquenios escasamente desarrollados (Figura 3-38 C y D), llegando en algunas ocasiones a ser tan severa que demeritó su calidad comercial (Figura 3-38 E). Al respecto, Moore (1969) señala que cuando un grupo de aquenios pequeños, producto de la polinización deficiente o incompleta, ocurre en una sección del falso fruto, se produce una notoria malformación que afecta su simetría y que puede incluso ocasionar el rechazo del fruto para su comercialización.



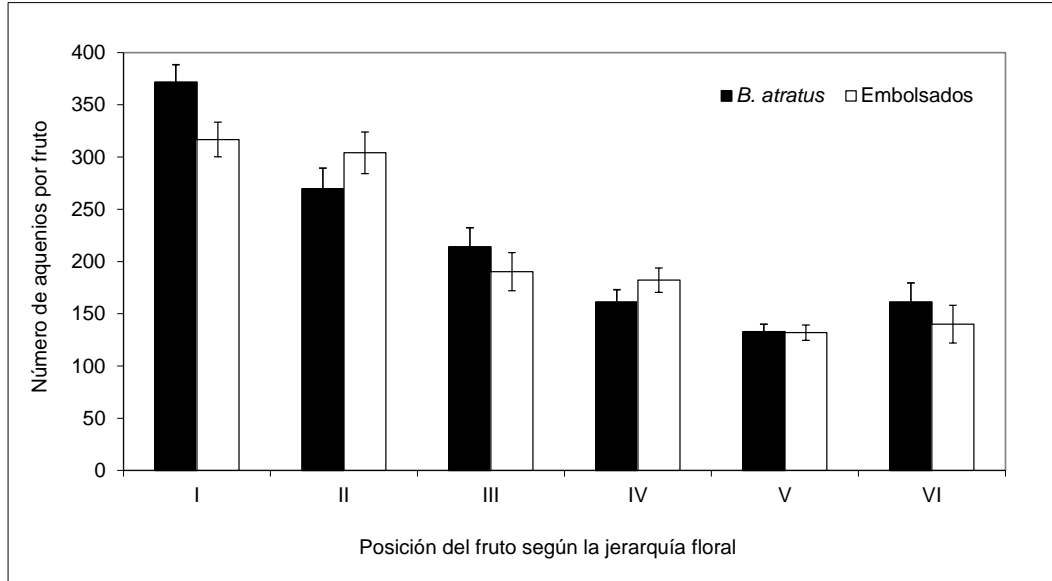
**Figura 3-38** : Comparación de la forma de los frutos de fresa *Fragaria x ananassa* ‘Camarosa’, provenientes de flores visitadas por abejorros *Bombus atratus* (A y B) y de flores que fueron aisladas en bolsas de velo para excluirlas de insectos polinizadores (C a E). A: fruto mostrando ensanchamiento en la región apical; B: detalle del ápice de un fruto de forma regular con achenios totalmente desarrollados; C: fruto mostrando una deformación ligera en la zona apical; D: detalle del ápice deforme de un fruto con achenios poco desarrollados; E: fruto mostrando una severa deformación en la zona apical que demerita su calidad comercial. Fotos: M. M. Pérez.

En cuanto al calibre, éste no exhibió diferencia alguna en frutos provenientes de flores visitadas por abejorros *B. atratus* de aquellos obtenidos de flores excluidas, para ninguna de las posiciones evaluadas (Cuadro 3-9 y Figura 3-39).

Respecto al número de achenios, se encontró que solamente en los frutos de posición I, éste varió de manera significativa entre ambas situaciones de polinización (Cuadro 3-9). Los frutos formados a partir de flores primarias visitadas por *B. atratus* tuvieron en promedio 371.7 achenios, que comparados con los 316.8 que presentaron las flores embolsadas, indican un incremento del 17% (Figura 3-40).

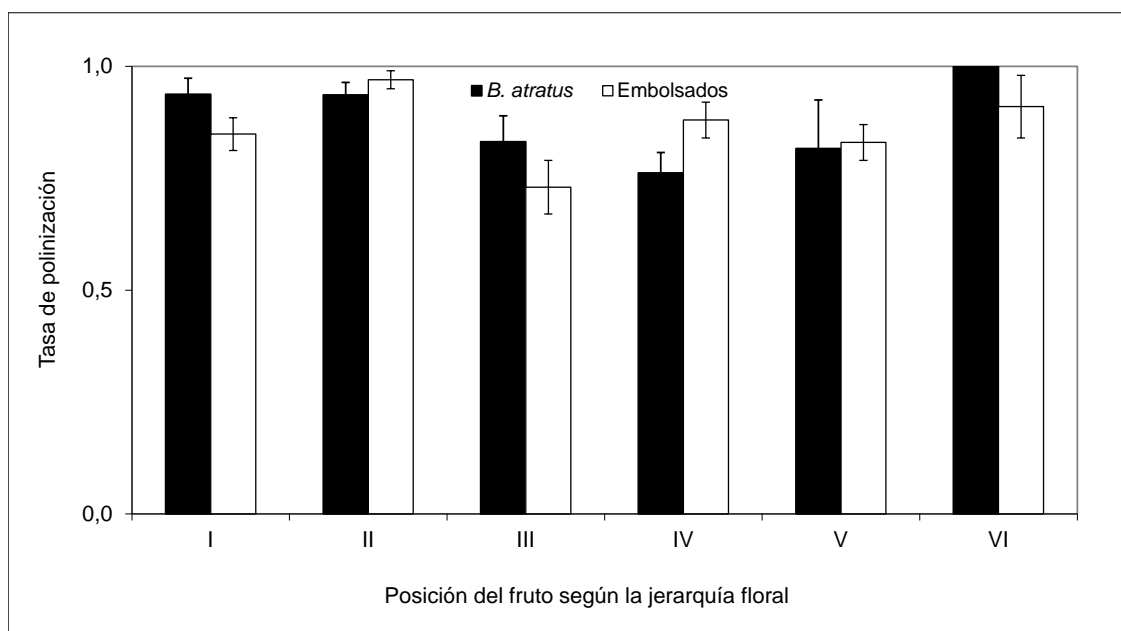


**Figura 3-39** : Calibre promedio (cm), de frutos provenientes de flores tanto visitadas por *Bombus atratus* como aisladas en bolsas de velo, en un cultivo de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia). Las barras del error corresponden al error estándar. Los números romanos representan el orden de apertura de las flores de las que provinieron los frutos dentro las inflorescencias.



**Figura 3-40**: Número promedio de achenios por fruto, en aquellos provenientes de flores tanto visitadas por *Bombus atratus* como excluidas de insectos polinizadores en bolsas de velo, en un cultivo de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia). Las barras del error corresponden al error estándar. Los números romanos representan el orden de apertura de las flores de las que provinieron los frutos dentro las inflorescencias.

Se obtuvo un efecto positivo de la visita de los abejorros a las flores sobre la tasa de polinización, evidenciándose principalmente en los frutos de primera posición. Estos presentaron un 94% de cuajamiento de los aquenios, mientras que para aquellos procedentes de flores embolsadas fue del 85%. En contraste, en los frutos de cuarta posición fue mayor la tasa de polinización en aquellos originados de flores que fueron aisladas con la bolsa de velo (88%), que para aquellas visitadas por los abejorros (76%). En el resto de los frutos no se encontraron diferencias importantes en cuanto a la tasa de polinización (Cuadro 3-9 y Figura 3-41).



**Figura 3-41** : Tasa de polinización en frutos provenientes de flores tanto visitadas por *Bombus atratus* como excluidas de insectos polinizadores en bolsas de velo, en un cultivo de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia). Las barras del error corresponden al error estándar. Los números romanos representan el orden de apertura de las flores de las que provinieron los frutos dentro las inflorescencias. La tasa de polinización fue calculada como la relación entre no. aquenios del fruto/no. de pistilos de la flor según su posición, ajustado a un máximo de 1.

Dentro de los parámetros de calidad que se manejan en Colombia para el mercado de la fresa destinada al consumo en fresco, el peso, el calibre y la forma, son determinantes. Respecto al peso individual del fruto, se trabajan tres niveles: categoría 1 ( $\geq 15$  g), categoría 2 ( $< 15$  y  $\geq 10$  g), y categoría 3 ( $< 10$  g). Es de resaltar que en la operación comercial de la fresa, existe un valor monetario diferencial en función del tamaño y la forma de la fruta, siendo los frutos de mayor peso y forma regular los que se comercializan a los mayores precios. En cuanto al calibre se tienen 5 calidades: A ( $\geq 34$  mm), B (30-33 mm), C (25-29 mm), D (21-24 mm) y E ( $\leq 20$  mm). Con relación a forma, se han establecido tres categorías: Extra, donde el fruto debe estar exento de cualquier defecto que demerite su calidad; Primera, donde se admite que presente una leve deformación causada por la mala polinización así como cicatrices superficiales ocasionadas por

insectos y/o ácaros, que no exceden el 10% del área total del fruto; y Segunda, donde se admite que presente deformación en el ápice del fruto y cicatrices ocasionadas por ácaros y manchas causadas por deficiencia de boro, defectos que no deben exceder el 20% del área total del fruto (Icontec, 2002).

En los cuadros 3-10 y 3-11, se presentan las características de los frutos de fresa obtenidos bajo los diferentes tratamientos de polinización, en relación a los parámetros comerciales que se manejan para el peso individual de la fruta y para el calibre. Se aprecia que un mayor porcentaje de los frutos obtenidos de flores frecuentadas por *B. atratus*, fue clasificado en la categoría de mayor peso, siendo un 6 y 7 % superior frente a las flores embolsadas y a las libremente expuestas. Se presentó una situación contraria para el calibre, ya que un mayor porcentaje de aquellos frutos provenientes de flores visitadas por los abejorros fueron clasificados en las categorías de menor calibre.

**Cuadro 3-10:** Clasificación de los frutos obtenidos bajo los diferentes tratamientos de polinización, en las categorías comerciales del peso individual según Icontec (2002), para fresa *Fragaria x ananassa* ‘Camarosa’ bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia). Las cifras corresponden al porcentaje del número de frutos obtenidos.

	Flores visitadas por <i>Bombus atratus</i>	Flores excluidas en bolsas de malla	Flores libremente expuestas
<b>Categoría 1</b> (≥ 15 g)	18%	12%	11%
<b>Categoría 2</b> (< 15 y ≥ 10 g)	24%	29%	28%
<b>Categoría 3</b> (< 10 g)	58%	60%	60%

**Cuadro 3-11:** Clasificación de los frutos obtenidos bajo los diferentes tratamientos de polinización, en las categorías comerciales de calibre según Icontec (2002), para fresa *Fragaria x ananassa* ‘Camarosa’ bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia). Las cifras corresponden al porcentaje del número de frutos obtenidos.

	Flores visitadas por <i>Bombus atratus</i>	Flores excluidas en bolsas de malla	Flores libremente expuestas
<b>Calibre A (≥ 34 mm)</b>	4%	1%	4%
<b>Calibre B (30-33 mm)</b>	9%	14%	13%
<b>Calibre C (25-29 mm)</b>	36%	34%	41%
<b>Calibre D (21-24 mm)</b>	25%	31%	30%
<b>Calibre E (≤ 20 mm)</b>	26%	19%	12%

Con relación a la forma de la fresa, se encontró que el porcentaje total de frutos que presentaron algún tipo de deformación, debida probablemente a una polinización deficiente o incompleta, fue del 30% en los frutos que se originaron a partir de flores aisladas con bolsas de velo, mientras que para aquellos procedentes de flores visitadas por *B. atratus*, al igual que flores libremente expuestas, fue del 26%.

A través de las observaciones de la maduración de las flores visitadas por *B. atratus* y del desarrollo de los frutos, se hizo seguimiento al aborto floral, entendido como la ausencia del desarrollo del fruto. Del total de flores visitadas, que correspondieron a las posiciones I a VI dentro de la jerarquía floral, en tan solo el 4% (5 de las 122 flores marcadas), no se desarrollaron los frutos, presentándose las mayores pérdidas en las flores de sexta posición (Cuadro 3-12).

**Cuadro 3-12:** Porcentaje de flores visitadas por *Bombus atratus* que fueron abortadas, en relación a su jerarquía dentro de las inflorescencias, en fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa' cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia).

Posición de la flor dentro de la inflorescencia	I	II	III	IV	V	VI
Porcentaje de aborto floral o de frutos no desarrollados (%)	0	4	0	0	11	33



## 4. Discusión

### 4.1. Sobre la arquitectura de las inflorescencias y las características morfológicas de las flores

No se puede hablar de un patrón de inflorescencia típico para el cultivar de fresa 'Camarosa', ya que las inflorescencias variaron ampliamente en su arquitectura. Se presentaron diferentes patrones de ramificación, originados por la ausencia total o parcial del eje primario y/o de los ejes pareados secundarios, terciarios y/o cuaternarios. En consecuencia, estos patrones también variaron en cuanto al número de flores y al orden de su secuencia de apertura.

Lo más común fue encontrar inflorescencias de fresa 'Camarosa' conformadas por 6 u 8 flores y por 3 o 5, sin embargo, el porcentaje de frutos no desarrollados fue muy alto desde la posición IV en adelante. Lo anterior, sugiere que a pesar que 'Camarosa' pueda tener una alta oferta en cuanto a número de flores por inflorescencia, solo las tres primeras (I a III), son las que tienen mayor probabilidad de un cuajamiento exitoso de los frutos. Adicionalmente, los frutos provenientes de éstas fueron los que presentaron las mejores características de tamaño.

Llama la atención el comportamiento que presentaron las obreras de *B. atratus* al visitar preferentemente las flores ubicadas en las posiciones I a IV. A partir del hecho que las flores de posición IV en adelante tuvieron la menor cantidad de estambres y de pistilos en el receptáculo, se podría decir que su inferioridad en tamaño cause consecuentemente una provisión más baja de recursos como polen y néctar, lo que las haría menos atractivas para los polinizadores frente a las flores más conspicuas de las primeras posiciones. Sin embargo, esta preferencia de *B. atratus* también podría ser consecuencia de la abundancia de este tipo de flores, ya que el 61 % del total de las flores presentes en el cultivo correspondieron a aquellas de posiciones I a IV, lo que aumenta su probabilidad de que sean frecuentadas por los abejorros.

Lo anterior sugiere que un criterio que puede ser interesante para la selección de los cultivares de fresa en relación a una óptima polinización, sería escoger materiales genéticos que tuvieran un bajo número de flores por inflorescencia, compensado con un adecuado número de inflorescencias por planta, que sumado a la actividad de insectos polinizadores, contribuiría a la obtención de frutos de buena calidad, gran tamaño y forma regular.

Debido a la morfología que presentaron las flores de fresa 'Camarosa', su número de pistilos puede considerarse como un indicador confiable de su potencial para la formación de aquenios y se puede relacionar con el tamaño esperado de los frutos. Para este cultivar se comprobó que existe una relación directa entre el número de aquenios bien formados y el peso de los frutos obtenidos, condición que concuerda con lo demostrado en los trabajos de Nitsch (1950) citado por Chagnon *et al.* (1989), Foster y Janick (1969) y sobre este mismo cultivar por Albano *et al.* (2009b). Teniendo en cuenta lo anterior, para 'Camarosa' serían las flores de posición I las que tendrían el potencial de producir los frutos con las mejores características, ya que poseen el mayor número de pistilos. Esto se corroboró con los resultados obtenidos, ya que este tipo de frutos fueron los que presentaron el mayor tamaño representado en el peso, longitud y calibre, lo cual coincide con lo planteado por Valteau (1923) y Zebrowsca (1998), para otros cultivares.

Dentro de las diferencias morfológicas que se presentaron en las flores de 'Camarosa' de acuerdo a su ubicación, es de resaltar la relación entre el número de pistilos y el número de estambres. En las flores de posición I a VI, esta relación fue en su orden de 14.7, 10.4, 9.5, 8.7, 7 y 6.4 pistilos/estambre. Esto sugiere que los requerimientos de polinización que presentan las flores de este cultivar, son diferentes según su jerarquía. Esta condición guarda relación con lo obtenido por Zebrowska (1998), quien al evaluar varios genotipos de fresa, halló una respuesta diferencial de cada una de las posiciones florales ante distintos escenarios de polinización (autopolinización, anemofilia y entomofilia), reflejada en el porcentaje de desarrollo de los frutos y su peso individual. La presente investigación confirma que las flores de 'Camarosa' de posición I serían las más exigentes en cuanto a polinización, dado su alto número de pistilos en relación al número de anteras y a su consecuente oferta de polen.

## **4.2. Sobre la oferta de recursos en las flores y su relación con el comportamiento de *B. atratus***

Acerca de la oferta de recursos para los polinizadores en las flores de 'Camarosa', se encontró que la mayor cantidad de polen se presentó en flores iniciando su maduración, maduras e incluso senescentes (FCA AIOx, FCA AOx y FCA ATOx), mientras que su viabilidad, estimada a través del porcentaje de germinación, fue mayor en flores jóvenes e iniciando su madurez (FA, FCA y FCA AIOx). El estado que resulta más interesante por combinar una alta oferta de polen con alta viabilidad, es el de la flor completamente abierta con las anteras iniciando procesos oxidativos (FCA AIOx). Precisamente, este fue el estado de la flor que las obreras de *B. atratus* eligieron visitar con mayor frecuencia.

Según Free (1970), la oferta de polen en las plantas es menos variable que la oferta de néctar, pero también está ligada a las variaciones de las condiciones ambientales. En el presente estudio la provisión de polen y su viabilidad fluctuó durante el día en relación con la temperatura del aire y la humedad relativa, siendo más disponible y viable en las horas más cálidas y de humedad más baja. Al respecto, Thompson (1971) y Risser (1997) citados por Albano *et al.* (2009b) argumentan

que la baja temperatura limita la producción y la germinación del polen, así como una alta humedad relativa su transporte. Paydas *et al.* (2000 b), también encontraron para 'Camarosa' y otros cultivares de fresa, que tanto la producción de polen como su viabilidad y tasa de germinación, fueron bajas durante las épocas más frías aumentando de manera importante en los periodos más cálidos.

Es de resaltar que la actividad de forrajeo de *B. atratus* sobre las flores de fresa, tuvo correspondencia con el patrón horario de mayor oferta y porcentaje de germinación del polen, mostrando su mayor actividad entre las 11:00 am y las 2:00 pm. Adicionalmente, se comprobó que en sus visitas a las flores de 'Camarosa', el polen de este cultivar queda efectivamente adherido a sus setas, ya que cerca del 60% de los granos de polen que fueron barridos del cuerpo de las obreras, correspondió a esta especie.

Los estados de la flor de fresa 'Camarosa' que comparativamente tuvieron la mayor cantidad de néctar correspondieron a flores jóvenes, desde recién abiertas (FA y FCA), hasta aquellas iniciando su maduración (FCA AIOx). Estos resultados coinciden con lo encontrado en otros reportes donde señalan que la secreción del néctar está influenciada por la edad y la madurez de la flor, siendo mayor en las más jóvenes (Free, 1970; Willmer *et al.*, 1994). Las obreras de *B. atratus* tuvieron una marcada preferencia al visitar precisamente los estados jóvenes de la flor que presentaron la mayor oferta de este recurso, FCA y FCA AIOx, con una especial predilección por el segundo el cual ofreció la mayor provisión de néctar.

El recurso néctar disminuyó de manera importante en las flores maduras y senescentes, situación que tiene correspondencia con lo hallado para otras especies de Rosaceae. Los cambios morfológicos entre las flores jóvenes y maduras respecto a su apertura, podrían incrementar la exposición del néctar a la evaporación conforme aumenta la edad de la flor (Willmer *et al.*, 1994). Sin embargo, a pesar de la mayor exposición de los nectarios, la restitución del néctar en relación al microclima prevalente, puede actuar más lentamente en las flores de mayor edad (Corbet *et al.*, 1979, citado por Willmer *et al.*, 1994).

Otro aspecto que influye en la oferta de néctar de una flor, es la relación entre su extracción por parte de los visitantes florales, su tasa de secreción o restitución y su acumulación. La extracción del néctar estimula la secreción del mismo, pero su tasa de producción generalmente disminuye ante su acumulación en la flor, ya que cada una tiene una capacidad máxima para sostener el fluido, así como una vida limitada en el tiempo (Percival, 1965 y Proctor y Yeo, 1972, citados en Shaffer *et al.*, 1979). En el caso de esta investigación, quizás en las flores jóvenes pudo presentarse una mayor acumulación del néctar debido a una mayor secreción del mismo, producto de la extracción efectuada por los abejorros que prefirieron visitar justamente las flores de fresa en estos estados.

La oferta de néctar en la fresa 'Camarosa' no varió durante el día ni se vio influenciada por las condiciones ambientales, de acuerdo a lo obtenido en este experimento. Estos resultados concuerdan con Kakutani *et al.* (1993), quienes no encontraron que la secreción del néctar ni su

concentración de azúcares tuvieron variación entre las fechas de muestreo ni entre las horas del día, en flores de fresa 'Houkou-wase' bajo invernadero. Sin embargo, estas situaciones son contrarias a lo esperado según lo reportado en otros trabajos que indican que las recompensas de néctar son altamente variables con el clima, siendo en general mayor en días soleados que en días muy nublados debido a que la actividad fotosintética de las plantas es mayor (Free, 1970). Por su parte, Willmer *et al.* (1994) obtuvieron que la cantidad de néctar en plantas de frambuesa varió mucho entre los diferentes días y que la hora del día en sí misma no fue un buen indicador del volumen del néctar y de su concentración. Estos mismos autores enfatizan en que las condiciones ambientales locales son mucho más importantes, ya que tanto el volumen como la concentración del néctar están claramente correlacionados con la temperatura ambiental y aún más con la humedad relativa. Esto probablemente pudo originarse en el hecho que el método de evaluación empleado en el presente estudio, que correspondió a una escala cualitativa dada la imposibilidad que se presentó de extraerlo con microcapilares, no fue lo suficientemente sensible para detectar las diferencias que durante el día se pudieran presentar por efecto del metabolismo de la planta y de las condiciones ambientales.

De acuerdo al comportamiento observado en las obreras de *B. atratus*, se estableció que frecuentaron las flores de fresa 'Camarosa' principalmente para coleccionar néctar. No se observó el comportamiento de coleccionar polen de manera intencional, aunque en el 12.5 % de las visitas si se apreció que luego de la colecta de néctar procedieron a la limpieza de su cuerpo. Este comportamiento contrasta con lo encontrado por varios autores como Free (1968), quien observó que el 60% de los abejorros nativos coleccionó néctar y el 39% polen caminando a propósito sobre las anteras de las flores de fresa. Así mismo, Paydas *et al.* (2000b) encontraron que *B. terrestris* coleccionó principalmente polen sobre las flores de fresa entre las 9:00 am y las 10:00 am, y que dicho comportamiento se fue haciendo más frecuente, pasando de un 62% a finales del invierno a un 97% en plena primavera. Por su parte, Dimou *et al.* (2008) reportan que las obreras de *B. terrestris* visitaron las flores de fresa para coleccionar polen o néctar.

El tiempo de visita de las obreras de *B. atratus* para coleccionar néctar en las flores de fresa estuvo alrededor de los  $5.2 \pm 3.09$  s/flor. Este tiempo resultó cercano al reportado para esta misma especie de abejorro por Poveda *et al.* (2012b) al visitar flores de 'Ventana', el cual fue de  $7.66 \pm 2.24$  s/flor. También estuvo dentro del rango de 5 a 30 s/flor registrado por Dimou *et al.* (2008) para *B. terrestris* en condiciones de invernadero y por Paydas *et al.* (2000 b) para esta misma especie, quienes cuantificaron 4.2 s/flor en los meses más fríos cuando las flores de fresa tuvieron una baja oferta de polen y néctar, y 7.2 s/flor en la primavera. Sin embargo, los anteriores autores no discriminaron los tiempos de visita de los abejorros en función de los recursos que coleccionaron. En contraste, Free (1968) si determinó un tiempo de visita de 10.8 s/flor para obreras de *Bombus* spp. que solo coleccionaron néctar y de 5.7 s/flor para aquellas que solo coleccionaron polen, forrajeando en un cultivo de fresa a campo abierto.

En cuanto a la receptividad estigmática, se comprobó que los estigmas ubicados en la región media-basal del receptáculo floral en fresa 'Camarosa', maduraron primero que los de la porción

apical, y que la receptividad de ambos estuvo en función de su madurez. Por lo anterior, se presentaron diferencias importantes en la receptividad de los estigmas entre los estados de la flor. La afinidad de los estigmas medios-basales por el polen, fue moderada en las flores más jóvenes (FA), aumentó considerablemente en las flores completamente abiertas, hasta ser máxima en aquellas FCA AIOx, descendiendo posteriormente en las más maduras (FCA AOx), hasta ser baja en las flores senescentes (FCA ATOx). Por su parte, la receptividad de los estigmas apicales aumentó conforme la edad de las flores, siendo baja en las más jóvenes (FA), aumentando a moderada en las que iniciaron su maduración (FCA AIOx) y llegando a alcanzar la máxima receptividad en las flores más maduras y senescentes (FCA AOx y FCA ATOx). Al hacer un balance de la receptividad de la flor en general, se observa que en los estados FCA AIOx y FCA AOx, se presenta la mayor receptividad estigmática. Relacionado con el comportamiento de *B. atratus*, se encontró que justamente los abejorros prefirieron visitar este tipo de flores, en cerca del 70% de los casos observados.

Sobre la madurez y receptividad que presentaron los estigmas de la fresa 'Camarosa' en relación a la edad de la flor, se observó que desde el momento mismo de su apertura (FA), ya se tenían estigmas con una receptividad moderada, como fue el caso de los medios-basales, y que incluso, aún hasta la senescencia de las mismas (FCA ATOx), se presentaron estigmas muy receptivos, como fue el caso de los apicales. Es decir, desde la anthesis hasta la senescencia de la flor, hubo afinidad estigmática por el polen, primero en los medios-basales y luego en los apicales. En relación a ello, Moore (1964) citado por McGregor (1976) y por Albano *et al.* (2009b), encontró que la receptividad estigmática en fresa se presentó hasta siete días después de la apertura floral, lo que concuerda con lo encontrado en este estudio ya que, en general y de acuerdo a la duración de sus estados, la receptividad estigmática en la flor de 'Camarosa' bajo invernadero duraría  $5.9 \pm 1.5$  días.

La receptividad diferencial que se encontró en los estigmas, podría favorecer tanto la autopolinización como la polinización cruzada en ciertos momentos de la floración. En las flores jóvenes hay una baja oferta de polen pero este es altamente viable y justamente en ese momento son más receptivos los estigmas que quedan más cerca de las anteras, lo cual podría propiciar más la autopolinización. Al respecto Darrow (1925), citado por Moore (1969), Connor y Martin (1973) y McGregor (1976), señalan que una parte de la autopolinización en fresa ocurre cuando el polen maduro es liberado por las aberturas laterales de las anteras, algunas veces bajo presión por el desecamiento de éstas, y que probablemente es arrojado directamente sobre los estigmas, algunos de los cuales se ubican muy cerca de las anteras o quedan en contacto directo con ellas.

Por su parte, en las flores más maduras hay una alta oferta de polen pero con baja viabilidad; los estigmas ubicados en la región media-basal del receptáculo cercanos a las anteras ya están menos receptivos pero los estigmas apicales están en su máximo de afinidad por el polen. Lo anterior podría propiciar un efecto positivo en la fertilización si se diera la polinización cruzada a través de un agente que fuera capaz de transportar polen viable hacia esa zona. En relación a

ello, Valleau (1923), Moore (1969), Free (1970) y McGregor (1976), señalan que el hecho de que los estigmas de las flores de fresa estén receptivos antes de la dehiscencia de las anteras e incluso más tiempo después la misma, es evidencia de que la polinización cruzada puede verse favorecida por los insectos. Así mismo, si el polen permanece viable por varios días, aunque la flor empiece a fenecer (Connor 1970), y éste ya no sea de valor para la propia flor, si puede ser recolectado por los visitantes florales y depositado en otras flores en estados más receptivos.

Entendiendo la polinización como el acto de depositar una cantidad adecuada de polen viable sobre un estigma receptivo en el momento justo para la fertilización (Guerra-Sanz, 2008), a partir de los resultados encontrados en este trabajo en cuanto a la disponibilidad y viabilidad del polen y la receptividad estigmática para fresa 'Camarosa', podría inferirse que el momento de mayor probabilidad para que se dé la polinización exitosa sería cuando las flores se encuentran en el estado de FCA AIOx, el cual se alcanzó aproximadamente de 2 a 3 días luego de la apertura floral. Lo anterior, concuerda con McGregor (1976), quien señala que el mejor momento para que se dé la polinización en las flores de fresa es entre el primero y el cuarto día después de su apertura.

Al relacionar estos aspectos, tanto de la biología floral de la fresa 'Camarosa' como del comportamiento de *B. atratus*, podría afirmarse que esta especie de abejorro tiene potencial como polinizador para este cultivar, ya que elige visitar mayoritariamente las flores justo en el momento que éstas tienen mayor provisión de polen, mayor viabilidad del mismo y sus estigmas están más receptivos: estado FCA AIOx.

### **4.3. Sobre los diferentes escenarios de polinización evaluados**

El escenario de las flores de 'Camarosa' embolsadas dio información acerca de la autopolinización, el de las flores libremente expuestas reflejó una situación de autopolinización más polinización cruzada asistida por el viento, y el de las flores visitadas por *B. atratus* reunió las tres: autopolinización y polinización cruzada mediada por el viento y por los abejorros. Las características de peso, longitud, número de achenios y tasa de polinización, resultaron superiores solo en los frutos situados en la posición I originados a partir de flores que fueron visitadas al menos una vez por *B. atratus*, en comparación con los procedentes de flores embolsadas. A su vez, no se encontraron diferencias entre los frutos de flores de posición I aisladas con las bolsas de velo y aquellas libremente expuestas. Lo anterior sugiere que para producir frutos de 'Camarosa' que se acerquen al máximo potencial productivo que se pueda obtener de este tipo de flores -que como se mencionó anteriormente son las que tienen los mayores requerimientos de polinización-, no basta solamente con la autopolinización ni la polinización cruzada mediada por el viento que se consigue en un cultivo bajo invernadero, sino que requieren ser frecuentadas por visitantes florales como *B. atratus*.

Esto coincide con lo reportado por Connor y Martin (1973), quienes encontraron en los cultivares de fresa que estudiaron, que la autopolinización y la polinización mediada por el viento rara vez proveyó la polinización completa de todos los pistilos de la flor. De acuerdo con lo planteado por

Valleau (1923), las flores primarias de las inflorescencias son las que producen los frutos más grandes y para éstas la polinización cruzada es más necesaria para maximizar el tamaño de la fruta, que la requerida para otras posiciones florales, por lo tanto, las pérdidas económicas como resultado de la polinización incompleta de las flores primarias deben ser consideradas. Zebrowska (1998), reafirma el valor que tiene la producción de fruta en las flores primarias, ya que a través de su investigación comprobó que la diferencia cuantitativa entre la productividad de los cultivares de fresa bajo diferentes tratamientos de polinización, resulta principalmente de la pérdida de los frutos de mayor tamaño que se desarrollan de las flores situadas en la posición I de las inflorescencias y que mostraron que deben ser polinizadas de manera cruzada bien sea por el viento o por insectos visitantes para desarrollar frutos de alta calidad. Chagnon *et al.* (1989), resalta que en ausencia de insectos polinizadores, las flores primarias tuvieron las tasas de polinización más bajas frente a las secundarias y terciarias.

Los efectos de la autogamia varían entre cultivares de fresa y más aún, entre las posiciones dentro de la jerarquía floral, de ahí que algunos muestren el gran efecto que tiene en ellos la entomofilia, mientras que en otros resulta más beneficioso para el rendimiento y la producción de achenios la anemofilia (Zebrowska, 1998). Al comparar las características de los frutos obtenidos en los tres escenarios estudiados para otras posiciones florales diferentes a la primaria, se encontró que la autopolinización al parecer fue suficiente para un adecuado desarrollo de los frutos de la posición III, mientras que para aquellos provenientes de las flores IV a VI, ésta fue insuficiente, ya que su longitud y/o peso disminuyó frente a los originados de flores libremente expuestas a la polinización cruzada por el viento. En estas cuatro posiciones florales (III a VI), no hubo un efecto favorable sobre las cualidades de los frutos que pueda atribuirse a la polinización cruzada efectuada por los abejorros.

#### **4.4. Sobre las características de los frutos obtenidos bajo los diferentes tratamientos de polinización**

Los mayores requerimientos de polinización que presentaron las flores de posición I de 'Camarosa', ofrecen una explicación al importante incremento que se obtuvo en el tamaño de los frutos originados de éstas cuando fueron visitadas por *B. atratus*. En este tipo de flores, se puede inferir que la autopolinización fue responsable del 85% del cuajamiento de los achenios, de acuerdo a la tasa de polinización obtenida para flores embolsadas. Esta, sumada a la polinización cruzada que derivó principalmente de la visita de los abejorros, incrementó hasta alcanzar el 94%. Este aumento en la tasa de polinización y en el cuajamiento de los achenios en flores de posición I visitadas al menos una vez por *B. atratus*, condujo a la obtención de frutos 20% más pesados, 26% más largos y con un 17% más de achenios.

Un aspecto interesante de los frutos obtenidos a partir de flores que fueron visitadas por *B. atratus*, especialmente las de posición I y II, fue el incremento significativo en su longitud, siendo 26 y 15% superior a la de frutos provenientes de flores que fueron excluidas en las bolsas de velo.

Estos frutos fueron más largos porque presentaron un mejor crecimiento de la zona apical del receptáculo con presencia de aquenios bien formados. Si se tiene en cuenta que *B. atratus* prefirió visitar flores iniciando su madurez (FCA AIOx), y que en este estado la receptividad de los estigmas medios/basales fue máxima y la de los apicales fue moderada, podría inferirse que el efecto de la visita de los abejorros a las flores maduras de posición I y II –que tienen grandes requerimientos de polinización–, favoreció la transferencia del polen, especialmente hacia los estigmas ubicados en la región apical del receptáculo floral los cuales están más alejados de las anteras, de ahí el alargamiento y ensanchamiento de estos frutos en la punta.

En correspondencia con lo anterior, Albano *et al.* (2009b), en un estudio del efecto de diferentes polinizadores en fresa ‘Camarosa’ cultivada en campo abierto en Portugal, evaluaron la tasa de polinización, estimada a través de la formación de los aquenios y dividieron las frutas cosechadas horizontalmente en dos mitades: la basal (del lado del pedúnculo) y la apical. Encontraron que la tasa de polinización de los aquenios en la parte apical de los frutos originados de flores primarias que fueron excluidas de la visita de los polinizadores, fue significativamente menor que la obtenida en los frutos provenientes de flores que fueron visitadas una vez por *A. mellifera*, Halictidae o Syrphidae. Por su parte, la tasa de polinización de los aquenios ubicados en la región basal del receptáculo no difirió de si las flores eran excluidas o visitadas por estas especies. Estos autores mencionan que dichos resultados pueden indicar que los pistilos apicales están localizados en una región en la que la acción individual del viento o de la gravedad no es suficiente para promover una adecuada polinización de la flor, de ahí que incluso una sola visita de los polinizadores beneficia significativamente la formación de los aquenios en esta zona.

Los efectos favorables del abejorro *B. atratus* en cuanto a la calidad de la cosecha, también se apreciaron a través de un aumento en el porcentaje de los frutos que fueron clasificados en la categoría comercial de mayor peso (> a 15 g/fruta), siendo un 6 y 7% superior frente a lo obtenido en las flores embolsadas y las libremente expuestas.

A diferencia de otros trabajos con abejorros, el efecto de *B. atratus* no se vio reflejado de manera contundente en la reducción de la deformación de los frutos. No se obtuvo una disminución importante en el porcentaje de fruta deforme por polinización deficiente, siendo del 26% tanto en el escenario de flores libremente expuestas como visitadas al menos una vez por el abejorro, valores que fueron inferiores en tan solo un 3% frente a lo obtenido en el tratamiento de exclusión de las inflorescencias en las bolsas de velo. En contraste, Zaitoun *et al.* (2006) registraron que el 25% de las frutas producidas en el tratamiento control sin insectos polinizadores presentaron deformación, valor que resultó superior al obtenido en parcelas con *A. mellifera* (6%) y con *Bombus* (13%). Dimou *et al.* (2008), encontraron que el 30% de los frutos producidos en la parcela aislada de las visitas de *B. terrestris* tuvo deformaciones, mientras que en la parcela con los abejorros fue del 10%. Díaz *et al.* (2013), registraron que al combinar *B. atratus* con *A. mellifera*, el porcentaje de fruta con deformaciones tan solo fue del 9.5% en comparación al 45.5% que se presentó en ausencia de visitantes florales.



Al comparar el porcentaje de frutos no desarrollados o aborto floral de las flores libremente expuestas, con el obtenido en aquellas visitadas por *B. atratus* –tomando únicamente las de posición I a VI-, se encontró que, respectivamente, la pérdida de flores fue del 13% en contraste con el 4%. Esto podría indicar un efecto favorable del abejorro para la polinización de las flores de fresa y el cuajamiento de los frutos, evitando su pérdida. En relación a ello, Zaitoun *et al.* (2006) encontraron en fresa ‘Camarosa’ que los abejorros *Bombus* contribuyeron con la formación de un 60% más de frutos comparado con el tratamiento control con plantas excluidas de la visita de insectos polinizadores. Dimou *et al.* (2008), encontraron un efecto similar al evaluar a *B. terrestris* en fresa ‘Selva’ bajo invernadero, ya que el número de frutos cosechados en la parcela que estuvo aislada de los abejorros fue inferior en un 35% a los obtenidos en la que contenía la colonia. Por su parte, Zebrowska (1998), obtuvo el valor más alto de frutos no desarrollados en los genotipos de fresa evaluados que fueron sometidos al tratamiento de autopolinización siendo del 43.03% y el más bajo (13.65%), en los tratamientos de polinización abierta con flores libremente expuestas tanto a la acción del viento como de visitantes florales.

Como consecuencia de los aumentos en el desarrollo o cuajamiento de los frutos, en el tamaño de los de posición I y en la cantidad de fruta clasificada en la categoría de mayor peso, podría inferirse que *B. atratus* si tendría un efecto de aumento en el rendimiento del cultivo, aunque en este estudio no fue posible medirlo directamente. En relación a ello, Zaitoun *et al.* (2006) encontraron un incremento del 29.6% en el rendimiento obtenido en una parcela de ‘Camarosa’ bajo invernadero donde se introdujo una colonia de abejorros. Por su parte, Dimou *et al.* (2008) encontraron en un cultivo de fresa hidropónica bajo invernadero en Grecia, el doble de productividad en la parcela que fue visitada por *B. terrestris* frente al control con exclusión de visitantes florales. Paydas *et al.* (2000a y 2000b), demostraron en Turquía que el rendimiento acumulado por planta y el tamaño de la fruta de fresa bajo invernadero en general fue mayor para todos los cultivares en las parcelas polinizadas por *B. terrestris* en combinación con *A. mellifera*, que en aquellas con restricción de la visita de insectos polinizadores.

Pese a que Albano *et al.* (2009b) encontraron una tasa de polinización del 53% en frutos de ‘Camarosa’ originados de flores aisladas con bolsa de velo, la cual alcanzó en promedio el 84% con la visita de los polinizadores, estos autores lo catalogan como un cultivar menos dependiente de las visitas de los insectos polinizadores para la obtención de los frutos, en comparación a otros materiales de fresa utilizados en otros estudios de polinización, donde los resultados del efecto de las visitas sobre las características de los frutos fueron más contundentes. Esta misma apreciación la tiene Zebrowska (1998), quien menciona que la polinización por insectos no es tan esencial para los cultivares de fresa autocompatibles ya que en ellos la productividad obtenida por anemofilia es tan buena como la obtenida con la entomofilia. Estas observaciones apoyan en cierta medida lo encontrado en esta investigación, ya que las tasas de polinización obtenidas en los frutos cosechados en los diferentes escenarios de polinización, en su mayoría no difirieron significativamente -con excepción de los frutos provenientes de flores de posición I-, alcanzando un promedio general de 88% en flores visitadas por *B. atratus* y de 86% en flores aisladas en bolsas.

## 4.5. Sobre la actividad de forrajeo de *B. atratus* en el cultivo de fresa

Durante el periodo en que la colonia de *B. atratus* estuvo en el cultivo, pasó de ser de tamaño pequeño, por su número de obreras entre 35 y 50, a una colonia de tamaño grande con más de 200 obreras, cantidad que se mantuvo entre los 25 a 90 días después de introducida en el invernadero. Las obreras mostraron una buena actividad de forrajeo determinada por el número de salidas y entradas de la colonia, que estuvo alrededor de los 1500 eventos diarios.

Por su parte, el cultivo de fresa 'Camarosa' contó con una buena oferta floral durante todo el periodo en que la colonia estuvo presente. La oferta de flores abiertas de todos los estados, desde FA hasta FCA ATOx, fue relativamente constante, siendo en promedio de  $5.03 \pm 1.9$  flores/planta por día. A su vez, cada flor permaneció abierta con polen y néctar disponible y expuesta a la visita de los polinizadores por  $5.9 \pm 1.5$  días. También es de resaltar que cerca del 60% de las flores presentes en el cultivo correspondieron a posiciones que resultaron ser preferidas por los abejorros (I a IV).

Si se relaciona la oferta floral de cada planta con el número de plantas sembradas en el cultivo, se tendría una oferta diaria de 4300 flores, que potencialmente ofrecerían recursos para los abejorros y que podrían ser visitadas por ellos. Sin embargo, se observó un muy bajo número de obreras forrajeando en el cultivo y un muy bajo porcentaje de flores visitadas, ya que en 50 horas de observación solo se pudieron registrar 122 visitas y durante las horas del día de mayor actividad de las obreras sobre el cultivo (11:00 am a 2:00 pm), lo máximo que se llegó a encontrar fue  $6.3 \pm 2.5$  flores visitadas/h. Estos resultados difieren ampliamente con lo reportado para otras especies como *B. terrestris* en fresa por Dimou *et al.* (2008), quienes determinaron que en cada viaje de forrajeo, cuya duración estuvo entre media a una hora, una obrera visitó en promedio  $106 \pm 12$  flores de fresa, o por Paydas *et al.* (2000b) con 10.5 flores visitadas/min en los meses más fríos o 7.2 en la primavera.

Sin embargo, Skrebtsova (1957), citada por Chagnon *et al.* (1989) y por Dimou *et al.* (2008), así como McGregor (1976), mencionan que las abejas generalmente tienen preferencias por algunos cultivares de fresa sobre otros y que existen algunos por los que no son fuertemente atraídas. Al respecto, Free (1968), cuando realizó un estudio sobre el comportamiento de forrajeo de las abejas de la miel en comparación con los *Bombus* que se encontraban naturalmente presentes en cultivos de fresa al aire libre, encontró que muy pocos abejorros nativos visitaron las flores frente a lo numerosas que fueron las *A. mellifera* y que tan solo frecuentaron el 13.6% de las flores abiertas por planta. Sin embargo, McGregor (1976), señala que en comparación con otras especies de plantas cultivadas, incluso las abejas de la miel no son fuertemente atraídas hacia las flores de fresa, aunque éstas sean fuente de néctar y usualmente de polen.

En su investigación, Albano *et al.* (2009a), encontraron dificultades para el uso de *A. mellifera* en fresa ya que fueron más activas solamente después de que las colonias fueron instaladas y

gradualmente fueron forrajeando hacia otros recursos florales que les eran más atractivos. Para resolver este inconveniente, plantean que para incrementar el número de abejas de la miel que visiten el cultivo objetivo se deben hacer introducciones secuenciales de las colonias durante el periodo de floración para poder mantener e incrementar el número de obreras forrajeras sobre el cultivo de interés (Currie, 1997; Ohishi, 1999 y Stern *et al.*, 2004, citados en Albano *et al.*, 2009a), especialmente en el caso de cultivos no tan atractivos como la fresa (Darrow, 1966; McGregor, 1976).

Dentro de los aspectos que podrían ofrecer una explicación a este comportamiento de baja preferencia de las obreras de *B. atratus* por las flores de fresa, está la influencia de las condiciones en las que se instaló el cultivo y se introdujo la colonia. El cultivo fue plantado en una sección de un invernadero colindante con una cortina de ventilación lateral que durante el día se mantenía abierta; adicionalmente, el cerramiento perimetral de 4 m de altura que se efectuó para aislar el área con polisombra blanca, tuvo el techo descubierta. Estas condiciones tuvieron el propósito de semejar la situación real de un cultivo de fresa bajo invernadero en la Sabana de Bogotá y se apartaron de lo que usualmente se ha trabajado en otros estudios de polinización en fresa bajo invernadero con abejorros, como los Paydas *et al.* (2000a y 2000b), Zaitoun *et al.* (2006) y Dimou *et al.* (2008), donde se confinan las colonias en secciones dentro de invernaderos de plástico totalmente cerrados, especialmente por el frío invernal, que no permiten su salida y que los obligan necesariamente a visitar las flores de las plantas en los recintos donde son aislados. En esta investigación se observó que la mayoría de las obreras salían al exterior del invernadero y regresaban al nido con recursos colectados de otras especies de plantas, ingresando por la cortina de ventilación, por la cumbrera de abertura fija del invernadero o remontando el cerramiento de polisombra blanca, siendo muy pocas las que forrajeaban dentro del cultivo de fresa.

Lo anterior hace suponer que en otras áreas del invernadero o en zonas exteriores encontraban otros recursos florales que les eran más atractivos. Es de anotar que los abejorros *Bombus* a pesar que trabajan bien en ambientes confinados (Free, 1970; Zaitoun *et al.*, 2006; Dimou *et al.*, 2008), tienen una alta capacidad de vuelo de incluso varios cientos de metros. Al respecto, a unos 3 m de distancia del cultivo de fresa se encontraba dentro del mismo invernadero un cultivo de tomate milano (*S. lycopersicum*), praderas alrededor del invernadero con presencia de carretón morado (*T. pratense*), diente de león (*Taraxacum officinale*) y el nabo silvestre (*Brassica campestris* ssp. *rapa*) y a unos 100 m de distancia un cultivo de lulo (*S. quitoense*) en casa de malla, y en todos se observaron varias obreras de la colonia forrajeando. Estos recursos florales han sido reportados para *B. atratus* como fuentes atractivas de polen, en el caso de las solanáceas (Aldana *et al.*, 2007; Almanza, 2007; Bernal *et al.*, 2007; Chavarro, 2008) y de néctar en el caso del carretón morado (Lobatón *et al.*, 2012).

Un hecho particular que llamó la atención y que se presentó durante este experimento fue la ocurrencia de heladas hacia finales de diciembre de 2006 e inicios de enero de 2007, lo que causó el deterioro severo de la vegetación de las praderas y del cultivo de lulo presente en los

exteriores del invernadero. Esta época también coincidió con la finalización del ciclo productivo del tomate que se encontraba en el mismo invernadero. De tal forma, las obreras de *B. atratus*, al no contar con otros recursos florales disponibles fuera de las flores de fresa, tuvieron necesariamente que visitarlas con mayor frecuencia. Desafortunadamente, esta abundancia de visitas de los polinizadores a las flores de fresa solo duró unos pocos días, ya que coincidió con la finalización del ciclo de desarrollo de la colonia y su entrada en decadencia.

Por lo tanto, de estos resultados se deduce que para aumentar la frecuencia de visita de esta especie de abejorro a las flores de cultivos de fresa 'Camarosa' instalados dentro de invernaderos, sería necesario que el área de cultivo esté confinada o cuente con cerramiento lateral y cenital. De lo contrario, las obreras se desplazarán hacia recursos florales alternativos que les sean más atractivos como fuentes de polen o néctar, ocurriendo una muy baja frecuencia de visita a las flores de fresa.

Basándose en la escasa cantidad de néctar que se encontró en la única medición cuantitativa realizada y en los bajos tiempos de visita por flor que se registraron para *B. atratus*, podría sugerirse una baja provisión de este recurso por parte de este cultivar en las condiciones de cultivo, que quizás no suplió las necesidades de la colonia. La mayor cantidad de néctar que fue posible extraer mediante el uso de microcapilares fue de 0.1  $\mu$ L en una muestra compuesta por varias flores, mientras que Kakutani *et al.* (1993) menciona que las flores del cultivar Houkou-wase bajo invernadero producen en promedio  $0.07 \pm 0.02$   $\mu$ L/flor. Por otra parte, Free (1968) registró tiempos de visita para extraer néctar de 10.8 s/flor en obreras de *Bombus* spp., Dimou *et al.* (2008) contabilizaron tiempos entre 5 y 30 s/flor para *B. terrestris*, Paydas *et al.* (2000b) de 4.2 a 7.2 s/flor y Poveda *et al.* (2012b) de  $7.66 \pm 2.24$  s/flor para *B. atratus* en flores de 'Ventana' bajo invernadero, cifras que en su mayoría superaron los tiempos de visita por flor encontrados en este trabajo. De acuerdo a la actividad de las obreras, al parecer, en este estudio la colonia de *B. atratus* tuvo una alta demanda de néctar, de ahí que el 64% de las entradas de las obreras a la colonia fueran con solo este recurso.

El bajo tiempo de visita de *B. atratus* por flor, quizás a causa de una baja provisión de néctar, posiblemente condujo a que éste no hubiera sido suficiente para lograr un efecto mucho mayor de la polinización cruzada mediada por esta especie, sobre las características de forma y tamaño de los frutos de fresa obtenidos. Varios autores afirman que la duración de las visitas de los polinizadores en las flores de fresa, determinado tanto por el tiempo que emplean por flor como por el número de veces que cada flor es visitada, juega un papel determinante en la polinización eficiente de esta especie. Al respecto, Kakutani *et al.* (1993), estimaron que una sola visita de *A. mellifera* por flor poliniza tan solo el 11% de los aquenios y que se requieren 11 visitas de este polinizador para obtener una fresa de características óptimas para el mercado y con una tasa de fertilización de aquenios del 87%. Por su parte, Skrebtsova (1957) citada por Chagnon *et al.* (1989), Kakutani *et al.* (1993) y Dimou *et al.* (2008), afirmó que cada flor de fresa requiere como mínimo entre 16 y 19 visitas de *A. mellifera* siendo óptimo entre 20 y 25, mientras que Chagnon *et al.* (1989) encontró como adecuado 4 visitas de 10 s de duración cada una. Es claro

---

que estas diferencias en el número adecuado de visitas que se requieren por flor, pueden ocurrir principalmente por las variaciones entre los cultivares y los ambientes de cultivo estudiados en cada trabajo. Es de anotar que en la presente investigación no se detectó más de una visita de *B. atratus* a cada una de las flores que fueron marcadas y que pese a los cortos tiempos de duración de cada visita individual ( $5.2 \pm 3.09$  s/flor), este fue el suficiente para mejorar la polinización justamente en las flores con mayores requerimientos de transferencia de polen: las de posición I.



## 5. Conclusiones y recomendaciones

La especie de abejorro nativo *B. atratus* podría considerarse como un buen polinizador para la fresa 'Camarosa' cultivada en condiciones de invernadero, por las siguientes razones:

- Visitó las flores principalmente en búsqueda de néctar y las prefirió justo en el momento en que éstas presentaron la mayor oferta del mismo (FCA AIOx: Flor completamente abierta con anteras iniciando su oxidación), estado que además presentó la mayor cantidad de polen viable y una buena receptividad de la mayor parte de los estigmas, tanto apicales como basales. Además, en su visita a la flor, el polen de fresa quedó efectivamente adherido a las vellosidades de su cuerpo. También es de resaltar que la hora de mayor actividad de forrajeo del abejorro sobre las flores de fresa fue de 11:00 am a 2:00 pm, que coincidió con el momento de mayor oferta y porcentaje de germinación del polen.
- Produjo un incremento del 20% en el peso fresco de los frutos provenientes de flores de posición I, del 26% en su longitud y del 17% en el número de aquenios.
- Aumentó el porcentaje de los frutos que fueron clasificados en la categoría comercial de mayor peso (> a 15 g/fruto), siendo, respectivamente, un 6 y 7 % superior en comparación a lo obtenido en los tratamientos de flores embolsadas (autopolinización) y de libremente expuestas (autopolinización + polinización cruzada por el viento).
- Incrementó la tasa de polinización en las flores de posición I hasta alcanzar el 94% de cuajamiento de los aquenios, en comparación con el 85% que se obtuvo por autopolinización.
- Aunque no causó una disminución importante en el porcentaje de fruta con deformación apical causada por polinización deficiente, que fue del 26%, valor similar tanto al obtenido en el escenario de flores libremente expuestas (26%), como de flores aisladas con bolsas de velo (30%), si mejoró notablemente la apariencia de los frutos obtenidos. El 29% de los frutos procedentes de flores visitadas por esta especie de abejorro mostraron un particular ensanchamiento en su parte apical con la presencia de aquenios bien formados, el cual no se llegó a presentar en ninguno de los frutos de los otros tratamientos de polinización.

- Aunque en ‘Camarosa’ ocurrió la obtención de los frutos mediante la autopolinización y la polinización cruzada asistida por el viento sin la presencia de insectos polinizadores, el mayor impacto de *B. atratus* como polinizador se evidenció principalmente en los frutos provenientes de flores de posición I, que fueron las que presentaron los mayores requerimientos de polinización, fueron las más abundantes en el cultivo y fueron las que produjeron los frutos de las mejores características en cuanto a tamaño y forma. Es de resaltar que los frutos de mayor tamaño y con formas más regulares son los más apreciados por el mercado de la fresa para consumo en fresco y tienen mayor valor económico.
- Aunque prefiere visitar flores de las primeras cuatro posiciones en la jerarquía floral (I a IV), y en ‘Camarosa’ predominan las inflorescencias con 3, 5, 6 y 8 flores, su efecto sobre las características de los frutos cosechados solo fue significativo para aquellos de posición I. Sin embargo, es de resaltar que producto de sus visitas a las flores, contribuyó a disminuir en un 9% el aborto floral en las flores de las posiciones I a VI, aumentando el cuajamiento de los frutos, lo que podría tener un efecto en el aumento del rendimiento del cultivo.

Por otra parte, esta especie de polinizador presentó algunas desventajas:

- Aunque en el cultivo de fresa ‘Camarosa’ se presentó una buena oferta floral durante todo el tiempo en que la colonia estuvo presente dentro del invernadero, oferta que estuvo representada en: a.) las  $5.03 \pm 1.9$  flores de diferentes estados, que diariamente estuvieron disponibles por planta; b.) los  $5.9 \pm 1.5$  días en que cada flor permaneció abierta ofertando polen y néctar; y c.) la abundancia de flores de las posiciones I a IV, que correspondieron al 60% del total flores disponibles y que resultaron ser las preferidas por los abejorros, se observó un muy bajo número tanto de obreras forrajeando en el cultivo como de flores visitadas por ellas, alcanzando un máximo de 6.3 flores visitadas/hora.
- Ante una variada oferta de otros recursos florales aledaños al cultivo de fresa (arvenses y solanáceas cultivadas), y ante la ausencia de barreras físicas que impidieran la salida de las obreras de la colonia fuera del invernadero, *B. atratus* mostró una muy baja preferencia por visitar las flores de fresa ‘Camarosa’, desplazándose hacia otros cultivos, dentro o fuera del invernadero.

Lo anterior sugiere que la fresa ‘Camarosa’ en ese ambiente particular de cultivo no es tan atractiva para *B. atratus*, particularmente cuando las obreras tienen la posibilidad de libre forrajeo en otras áreas con variados recursos florales. Por ello, sería recomendable realizar más evaluaciones de esta especie de abejorro, probando otros cultivares de fresa, confinando las colonias dentro de invernaderos pero en áreas de cultivo cerradas, a manera de grandes casas de malla que no permitan la salida de las obreras y/o evaluando otras estrategias para inducir a los abejorros de esta especie para que visiten las flores de fresa. Esto obligaría a que los abejorros necesariamente frecuenten las flores de fresa, lo que conduciría a un aumento tanto en el



porcentaje de flores visitadas en relación a la oferta floral, como en el número y/o tiempo acumulado de las visitas por flor. Por lo tanto, se esperaría un incremento tanto en el rendimiento del cultivo como en la calidad comercial de la fruta producida, juzgada a través de su apariencia en tamaño y forma, producto del aumento en el tamaño individual de los frutos, en el número de frutos desarrollados y de la disminución en la deformación apical de los mismos.



**A. Anexo: Ingredientes para la preparación del medio Brewbaker-Kwack (Kearns e Inouye, 1993) utilizado para la prueba de germinación del polen de fresa *Fragaria x ananassa* 'Camarosa'**

20% de sacarosa (Paydas et al., 2000 a y 2000b y Aslantas y Pirlak, 2002)

100 mg·L<sup>-1</sup> de Na<sub>2</sub>B<sub>4</sub>O<sub>7</sub> · 10 H<sub>2</sub>O

300 mg·L<sup>-1</sup> de Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub> · 4H<sub>2</sub>O

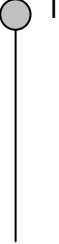
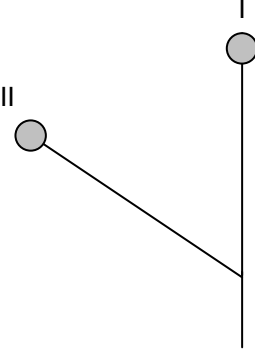
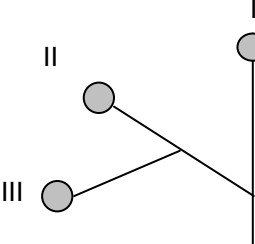
200 mg·L<sup>-1</sup> de MgSO<sub>4</sub> · 7H<sub>2</sub>O

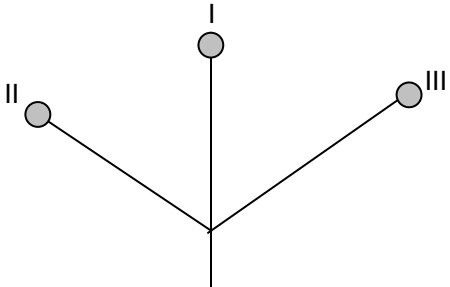
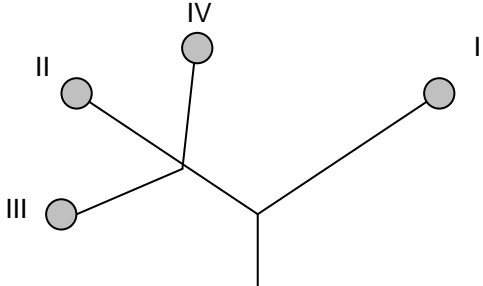
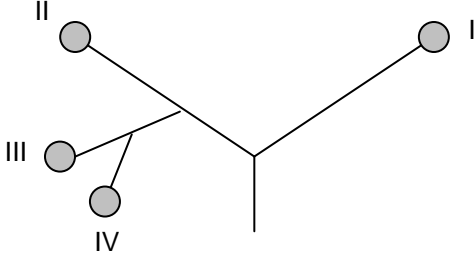
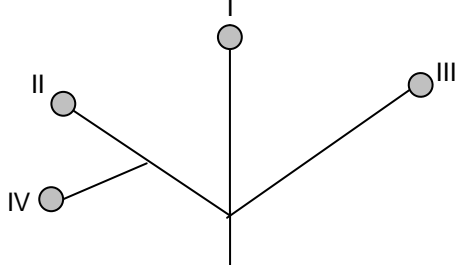
100 mg·L<sup>-1</sup> de KNO<sub>3</sub>

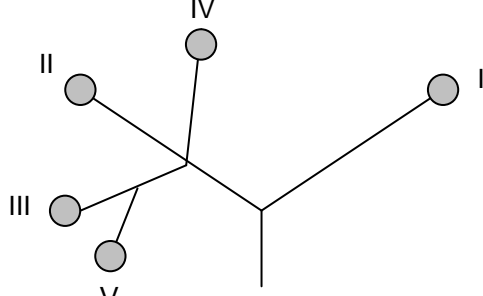
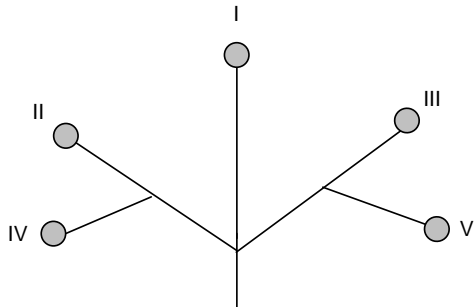
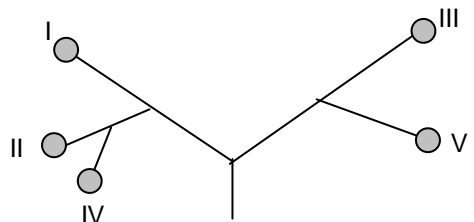
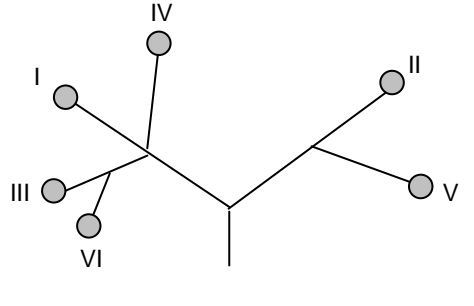
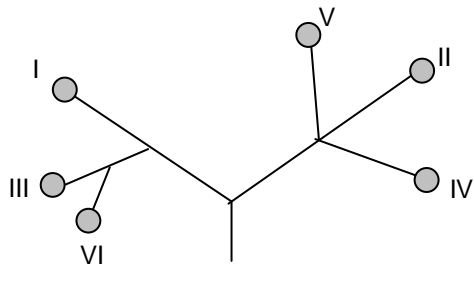
1 L de agua destilada



**B. Anexo: Patrones de inflorescencias encontrados en fresa *Fragaria x ananassa* ‘Camarosa’ cultivada bajo invernadero en Cajicá (Cundinamarca, Colombia)**

Tipo No.	Diagrama	Abundancia (%)	No. de flores
1		2.22	1
2		2.22	2
3		12.22	3

Tipo No.	Diagrama	Abundancia (%)	No. de flores
4		2,22	3
5		1.11	4
6		1.11	4
7		2.22	4

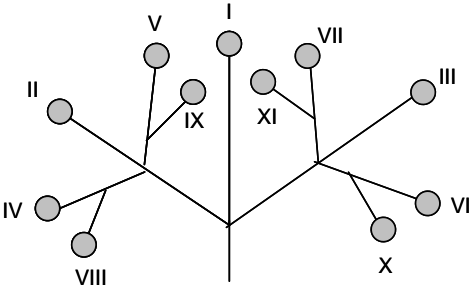
Tipo No.	Diagrama	Abundancia (%)	No. de flores
8		2.22	5
9		6.67	5
10		5.56	5
11		2.22	6
12		4.44	6

Tipo No.	Diagrama	Abundancia (%)	No. de flores
13		2.22	6
14		1.11	6
15		3.33	6
16		1.11	6



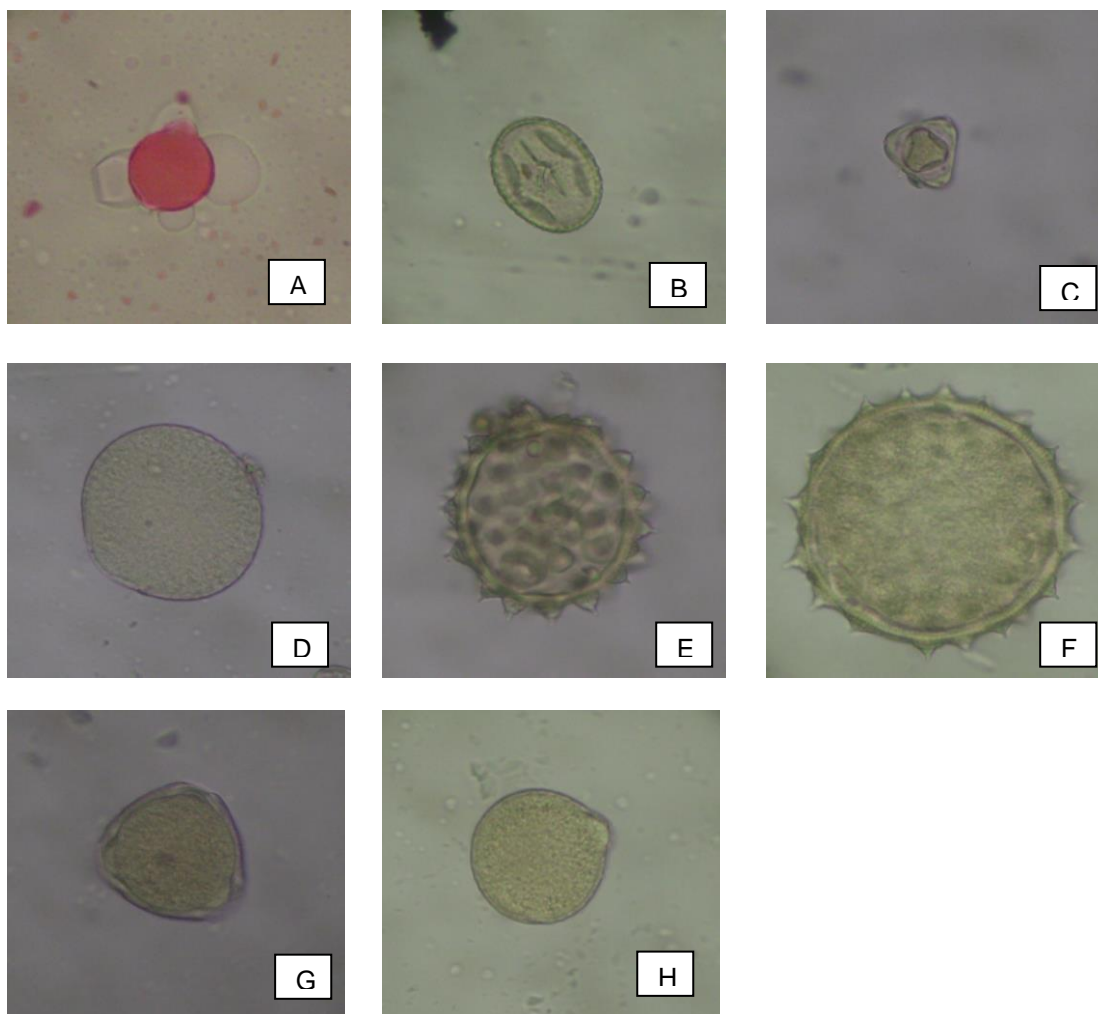
Tipo No.	Diagrama	Abundancia (%)	No. de flores
17		4.44	6
18		1.11	6
19		5.56	7
20		2.22	7
21		11.11	8

Tipo No.	Diagrama	Abundancia (%)	No. de flores
22		8.89	8
23		1.11	9
24		5.56	9
25		1.11	9
26		3.33	10

Tipo No.	Diagrama	Abundancia (%)	No. de flores
27	 <p>Diagrama de un tipo de inflorescencia con 11 flores numeradas de I a XI. El diagrama muestra una estructura ramificada con un eje central vertical. Desde la base del eje, se ramifican dos líneas principales. La rama izquierda tiene tres flores: II (superior), IV (intermedia) y VIII (inferior). La rama derecha tiene tres flores: III (superior), VI (intermedia) y X (inferior). Desde el punto de ramificación superior izquierdo, se ramifican dos líneas que llevan a las flores V (superior) e IX (intermedia). Desde el punto de ramificación superior derecho, se ramifican dos líneas que llevan a las flores VII (superior) e XI (intermedia). La flor I está ubicada en la parte superior del eje central.</p>	3.33	11

Los números romanos corresponden a la posición de cada flor dentro de la jerarquía de la inflorescencia, según su orden de apertura.

**C. Anexo: Algunos morfotipos de granos de polen adheridos al cuerpo de obreras de *Bombus atratus* colectadas visitando flores de fresa (*Fragaria x ananassa* ‘Camarosa’), en un cultivo bajo invernadero en Cajicá (C/marca, Colombia)**



A. Fresa (*Fragaria x ananassa* ‘Camarosa’). B. Rosaceae. C. Myrtaceae. D. Melastomataceae. E. Asteraceae. F. Malvaceae. G. Scrophulariaceae. H. Fabaceae. Fotos: M.M. Pérez.

## Bibliografía

Albano, S., E. Salvado, P.A.V. Borges y A. Mexia. 2009a. Floral visitors, their frequency, activity rate and Index of Visitation Rate in the strawberry fields of Ribatejo, Portugal: selection of potential pollinators. Part 1. *Adv. Hort. Sci.* 23(4), 238-245.

Albano, S., E. Salvado, S. Duarte, A. Mexia y P.A.V. Borges. 2009b. Pollination effectiveness of different strawberry floral visitors in Ribatejo, Portugal: selection of potential pollinators. Part 2. *Adv. Hort. Sci.* 23(4), 246-253.

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. *Agronomía Colombiana* 25(1), 62-72.

Alford, D. V. 1975. Bumblebees. Davis Poynter Ltda, Londres.

Almanza, M. T. 2007. Management of *Bombus atratus* bumblebees to pollinate Lulo (*Solanum quitoense* L), a native fruit from the Andes of Colombia. Ecology and Development Series No. 50. ZFT. Bonn, Alemania.

Aslantas, R. y L. Pirlak. 2002. Storage of strawberry pollen (en línea). *Acta Hort.* 567, 227-230, [http://www.actahort.org/books/567/567\\_46.htm](http://www.actahort.org/books/567/567_46.htm); consulta: abril de 2010.

Bernal, S. P., J. R. Cure, D. Rodríguez, M. M. Pérez y M. T. Almanza. 2007. Oferta floral y polinización de tomate bajo invernadero con *Bombus atratus* Franklin (Hymenoptera: Apidae). *Revista Facultad de Ciencias Básicas, Universidad Militar Nueva Granada* III (1), 191-100.

Branzanti, E. C. 1989. La fresa. Mundiprensa, Madrid. 386 p.

Camelo, E., L. Díaz, J. R. Cure y M. T. Almanza. 2004. Morfología floral de la uchuva y comportamiento de visitas de *Bombus atratus* bajo invernadero. En: Resúmenes XXXI Congreso de la Sociedad Colombiana de Entomología. Socolen. Bogotá.

Chagnon, M., J. Gingras y D. De Oliveira. 1989. Effect of honey bee (Hymenoptera: Apidae) visits on the pollination rate of strawberries. *J. Econ. Entomol.* 82(5), 1350-1353.

- Chavarro, N. 2008. Evaluación del efecto de la polinización con *Bombus atratus* (Hymenoptera: Apidae) en la calidad del fruto de lulo (*Solanum quitoense*) variedad *septentrionale*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Militar Nueva Granada, Bogotá. 95 p.
- Connor, L. J. y E. C. Martin. 1973. Components of pollination of commercial strawberries in Michigan. HortScience 8(4), 304-306.
- Corbet, S. A., N. M. Saville y J. L. Osborne. 1995. Farmlands as Habitat for Bumble Bees. Department of Zoology, University of Cambridge. London. pp. 36-46.
- Cruz, P., M. T. Almanza y J. R. Cure. 2007. Logros y perspectivas de la cría de abejorros del género *Bombus* en Colombia. Revista Facultad de Ciencias Básicas 3 (1), 49-60.
- Cruz, P., A. Escobar, M.T. Almanza y J. R. Cure. 2008. Implementación de mejoras para la cría en cautiverio de colonias del abejorro nativo *Bombus pauloensis* (= *B. atratus*) (Hymenoptera: Apoidea). Revista Facultad de Ciencias Básicas 4 (1), 70-83.
- Darrow, G. M. 1966. The Strawberry – History, Breeding and Physiology. Holt, Rinehart y Winstone. The New England Institute for Medical Research. Nueva York. 447 p.
- De Vis, R. 1999. Factores en el control de clima en invernaderos. pp. 9-16. En: R. Lee (ed). Clima, fisiología y producción de cultivos bajo invernadero. Fundación Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Centro de Investigaciones y Asesorías Agroindustriales, Bogotá.
- Díaz, S. A., S. L. Roger, D. M. Yacumo, D. A. Kirshbaum y G. Gennari. 2013. Efecto polinizador de *Bombus atratus* sobre Frutilla (*Fragaria x ananassa* Duch.) en la provincia de Tucumán. pp. 228. En: Memorias XXXVI Congreso Argentino de Horticultura. Asociación Argentina de Horticultura ASAHO, San Miguel de Tucumán, Argentina. 470 p.
- Dimou, M., S. Taraza, A. Thrasyvoulou y M. Vasilakakis. 2008. Effect of bumble bee pollination on greenhouse strawberry production. Journal of Apicultural Research and Bee World 47(2), 99–101.
- Duchateau, M. y H. Velthuis. 1989. Ovarian development and egg laying in workers in *Bombus terrestris*. Entomol.exp.appl.51, 199-213.
- Duchateau, M. 1991. Regulation of colony development in bumblebees. Acta Horticulture. 288, 139-143.
- Fisher, R. M. y N. Pomeroy. 1989. Pollination of greenhouse muskmelon by bumble bees (Hymenoptera: Apidae). J. Econ. Entomol. 82(4), 1061-1066.
- Free, J. B. 1968. The foraging behavior of honeybees (*Apis mellifera*) and bumblebees (*Bombus* spp.) on blackcurrant (*Ribes nigrum*), raspberry (*Rubus idaeus*) y strawberry (*Fragaria x ananassa*) flowers. Journal of Applied Ecology 5 (1), 157-168.

- Free, J. B. 1970. *Insect Pollination of Crops*. Academic Press, London. 544 p.
- Foster, J. C. y J. Janick. 1969. Variable branching patterns in the strawberry inflorescence. *J. Amer. Hort. Sci.* 94, 440-443.
- Guerra-Sanz, J. M. 2008. Capítulo 3: Crop Pollination in Greenhouses. pp. 27-47. En: R.R. James y T. L. Pitts-Singer (eds). *Bee Pollination in Agricultural Ecosystems*. Oxford University Press, Nueva York, USA.
- Halbritter, H., M. Weber, R. Zetter, A. Frosch-Radivo, R. Buchner y M. Hesse. 2008. *PalDat – Illustrated Handbook on Polen Terminology*. Universidad de Viena. Viena. 70 p.
- Hoagland, D. R. y D. I. Arnon. 1950. The water-culture method for growing plants without soil. *California Agricultural Experiment Station Circular* 347, 1-32.
- Hopkins, I. 1914. History of the humble-bee in New Zealand: its introduction and results, *N. Z. Dept. Agric. Indus. Comm.* 46, 1–29.
- Instituto Colombiano de Normas Técnicas y Certificación – Icontec. 2002. Norma Técnica Colombiana para la Comercialización de Fresa. NTC 4103.
- James, R. R. y T. L. Pitts-Singer, 2008. Capítulo 13: The Future of Agricultural Pollination. pp. 219-222. En: R.R. James y T. L. Pitts-Singer (eds). *Bee Pollination in Agricultural Ecosystems*. Oxford University Press. Nueva York, USA.
- Jett, L. 2006. *Growing Strawberries in High Tunnels in Missouri*. State Vegetable and Small Fruit Crops Specialist, West Virginia University, USA. 9 p.
- Hancock, J. F. 1999. *Strawberries*. Crop production science in horticulture: 11. CABI Publishing, Londres. 237 p.
- Kakutani, T., T. Inoue, T. Tezuka y Y. Maeta. 1993. Pollination of strawberry by the stingless bee, *Trigona minangkabau*, and the honey bee, *Apis mellifera*: An experimental study of fertilization efficiency. *Res. Popul. Ecol.* 35, 95-111.
- Kearns, C. A. e Inouye D. W. 1993. *Techniques for pollination biologist*. University Press of Colorado. USA. p. 99-103
- Kevan P.G. 1991. Pollination: keystone process in sustainable global productivity. *Acta Hort.* 288, 103-110.
- Klatt, B. K. 2013. Bee pollination of strawberries on different spatial scales – from crop varieties and fields to landscapes. Tesis de doctorado. Fakultät für Agrarwissenschaften, Georg-August-Universität Göttingen, Göttingen, Alemania. 116 p.

Koppert. 2010a. Guía de efectos secundarios sobre los organismos benéficos. En: <http://efectos-sekundarios.koppert.nl/>; consulta: mayo de 2010.

Koppert. 2010b. Uso de *Bombus terrestris* para polinización en fresa. En: <http://www.koppert.es/polinizacion-abejorros/fruticultura/cultivos/detalle/fresa/>; consulta: mayo de 2010.

Liévano, A., R. Ospina y G. Nates. 1991. Distribución altitudinal del género *Bombus* en Colombia (Hymenoptera: Apidae). TRIANEA (Act. Cient. Tecn. INDERENA) 4, 541-550.

Lobatón, J. D., J. R. Cure y M. T. Almanza. 2012. Fenología y oferta floral de trébol rojo *Trifolium pratense* (Fabales: Fabaceae) en praderas de kikuyo *Penissetum clandestinum* (Poales: Poaceae), como fuente de alimento para *Bombus atratus* (Hymenoptera: Apoidea) en Cajicá, Colombia. Revista Facultad de Ciencias Básicas 8(1), 18-27.

McGregor, S. E. 1976. Capítulo 7: Small Fruits and Brambles – Strawberry. 9 p. En: Insect pollination of cultivated crop plants. The first and only virtual beekeeping book updated continuously. En: [http://www.beeeculture.com/content/pollination\\_handbook/strawberry-1.html](http://www.beeeculture.com/content/pollination_handbook/strawberry-1.html); consulta: marzo de 2009

Moore, J. N. 1969. Insect pollination of strawberries. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 94(4), 362-364

Nye, W. P. y L. Anderson. 1974. Insect pollinators frequenting strawberry blossoms and the effect of honey bees on yield and fruit quality. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 99(1), 40-44.

Padilla, O.M., L. A. Calderón, M. M. Pérez y D. Rodríguez. 2012. Comparación del crecimiento, la productividad y la calidad en plantas madre e hijas de fresa ‘Camarosa’ cultivadas bajo invernadero. Revista Facultad de Ciencias Básicas Universidad Militar Nueva Granada 8(1), 44-55.

Paydas, S., S. Eti, O. Kaftanoglu, E. Yasa y K. Derin. 2000a. Effects of pollination of strawberry grown in plastic greenhouses by honeybees and bumblebees on the yield and quality of the fruits. Acta Hort. 513, ISHS, Proc. XXV IHC – Parte 3, 443-451.

Paydas, S., S. Eti, S. Sevinç, E. Yasa, K. Derin, N. Kaska y O. Kaftanoglu. 2000b. Effects of different pollinators to the yield and quality of strawberries. Acta Hort. 522, ISHS, Proc. XXV IHC – Parte 12, 209-215.

Poveda, C., M. L. Aguilar, D. A. Riaño y M. M. Pérez. 2012a. Efecto de la polinización del abejorro nativo *Bombus atratus* (Hymenoptera: Apidae) sobre la calidad de frutos de fresa (*Fragaria x ananassa*) var. Ventana. pp. 36. En: Nates, G. (ed). Memorias VI Encuentro Colombiano sobre Abejas Silvestres. Laboratorio de Investigaciones de Abejas LABUN, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 62 p.



- Poveda, C., M. L. Aguilar, D. A. Riaño y M. M. Pérez. 2012b. Foraging behavior of *Bombus atratus* (Hymenoptera: Apidae) in strawberry crop (*Fragaria x ananassa*) in greenhouse. pp. 213. En: Simões, Z.L.P., M.M.G. Bitondi, A.D. Bomtorin y F.S. Nascimento (eds.). Anais do X Encontro sobre Abelhas. Ribeirão Preto. 533 p.
- Riaño, D. A. y M. A. Veloza. 2007. Diferencias en el desarrollo de colonias de *B. atratus* (Hymenoptera: Apidae) criadas en condiciones de cautiverio y criadas en condiciones de semicautiverio con libre forrajeo. Trabajo de grado para optar al título de Biólogo. Facultad de Ciencias Básicas, Universidad Militar Nueva Granada, Bogotá. 71 p.
- Rojas, D. 2006. Dinámica de 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) var *septentrionale* bajo polisombra. Trabajo de grado para optar al título de Biólogo. Facultad de Ciencias Básicas, Universidad Militar Nueva Granada, Bogotá. 49 p.
- Schaffer, W.M., D. B. Jensen, D. E. Hobbs, J. Gurevitch, J. R. Todd y M. V. Schaffer. 1979. Competition, foraging energetics and the cost of sociality in three species of bees. *Ecology* 60 (5), 976-987. 405 p.
- Snodgrass, R. E. 1935. Principles of insect morphology. MacGraw-Hill, Nueva York, USA. 667 p.
- Torres, E. y J. D. Gómez. 2008. Evaluación de diferentes tipos de dieta para la iniciación de colonias de abejorros *Bombus atratus* (Hymenoptera: Apidae) en cautiverio. Trabajo de grado para optar al título de Biólogo. Facultad de Ciencias Básicas, Universidad Militar Nueva Granada, Bogotá. 57 p.
- Valleau, W. D. 1923. The inheritance of flower types and fertility in strawberry. *American Journal of Botany* 10 (5), 259-274.
- Vásquez, R. E., H. H. Ballesteros, C. A. Muñoz y M. E. Cuellar. 2006. Utilización de la abeja *Apis mellifera* como agente polinizador en cultivos comerciales de fresa y mora y su efecto en la producción. Corpoica. Produmedios. Bogotá.
- Velthuis, H. W. y van Doorn, A. 2006. A century of advances in bumblebee domestication and the economic and environmental aspects of its comercialization for pollination. *Apidologie*, 37, 421-451.
- Weberling, F. 1992. Capítulo 3: The flower as a formal and functional entity – aspects of the biology of pollination and dispersal. pp. 314-348. En: Weberling, F. Morphology of flowers and inflorescences. Cambridge University Press. Cambridge, Gran Bretaña.
- Willmer, P.G., A. A. M. Bataw y J. P. Hughes. 1994. The superiority of bumblebees to honeybees as pollinators: insects visits to raspberry flowers. *Ecological Entomology* 19, 271-284.

Zaitoun, S. T., A.A. Al-Ghzawi, H.K. Shannag, A. Rahman y R.M. Al-Tawahaa. 2006. Comparative study on the pollination of strawberry by bumble bees and honey bees under plastic house conditions in Jordan valley. *J. Food Agr. Environ.* 4(2), 237-240.

Zebrowska, 1998. Influence of pollination modes on yield components in strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.) *Plant Breeding* 117, 255-260.

Zuluaga, J., M. Aguilar y J. R. Cure. 2009. Evaluación de la actividad polinizadora de *Bombus atratus* (Hymenoptera: Apidae) en un cultivo de mora (*Rubus glaucus* Benth) bajo invernadero. p. 72. En: Libro de Resúmenes III Congreso Colombiano de Horticultura y Simposio Internacional de Cebolla y Ajo en el Trópico. Sociedad Colombiana de Ciencias Hortícolas. Paipa, Colombia.