

Catálogo polínico de plantas usadas por tres abejorros del género *Bombus* (Hymenoptera: Apidae) en la Cordillera Oriental de los Andes colombianos

PAOLA ALARCÓN; SANDY PADILLA; OSCAR CRUZ; RUBÉN MARTÍN;
DIEGO RIAÑO-JIMÉNEZ✉ & JOSÉ R. CURE

Facultad de Ciencias Básicas y Aplicadas. Universidad Militar Nueva Granada, Cajicá-Colombia.

RESUMEN. En América del Sur se reportan más de 20 especies de abejorros, nueve de ellas en la Cordillera Oriental de los Andes colombianos. Se las conoce como polinizadores importantes, pero su distribución fue disminuyendo debido al creciente cambio en el uso del suelo; esto ha causado el empobrecimiento de los ecosistemas andinos. Identificar y proteger los recursos florales que usan las abejas silvestres resulta clave en el manejo de áreas silvestres para mitigar el impacto de las actividades humanas en áreas muy intervenidas (e.g., ciudades o cultivos). El análisis de polen es una herramienta clave para conservar los recursos florales que utilizan las abejas, pero depende de contar con catálogos polínicos que permitan identificaciones taxonómicas adecuadas. El objetivo de este estudio fue desarrollar un catálogo de polen de las plantas que utilizan tres de los abejorros andinos más comunes, *Bombus rubicundus*, *B. hortulanus* y *B. pauloensis*. Los muestreos se realizaron en seis localidades de la sabana de Bogotá, cubriendo un gradiente de altitud entre 2600 y 3500 m s. n. m. Se prepararon muestras florales de todas las localidades mediante acetólisis, y luego se las analizó. Se digitalizó un catálogo de referencia a partir del polen extraído del cuerpo de obreras de cada especie de abejorro. Los granos de polen se describieron según su tamaño y morfología. La similitud de los recursos utilizados por las diferentes especies de abejorros se comparó mediante el índice de similitud y distancia de Jaccard. Se aislaron, identificaron y describieron granos de polen de 99 plantas, de las cuales *Taraxacum officinale*, *Vallea stipularis*, *Senna multiglandulosa*, *Trifolium pratense* y *Trifolium repens* fueron las fuentes de polen compartidas por todas las especies. La especie más generalista y que utilizó más plantas exóticas fue *B. pauloensis*. Se proporciona un catálogo ilustrado de polen con todos los recursos utilizados por las abejas.

[Palabras clave: polinización, palinología, abejas nativas, polen]

ABSTRACT. Pollen catalogue of plants used by three bumblebees of the genus *Bombus* (Hymenoptera: Apidae) in the Eastern Cordillera of the Colombian Andes. More than 20 species of bumblebees are reported in South America, nine of them in the Eastern Cordillera of the Colombian Andes. They are known to be important pollinators, but their distribution has been decreasing due to increasing land use change; this has caused an impoverishment of Andean ecosystems. Identifying and protecting the floral resources used by wild bees is key in the management of wild areas to mitigate the impact of human activities in highly intervened areas such as cities or crops. Pollen analysis is an important tool to preserve floral resources used by bees, but it depends on having pollen catalogs that allow adequate taxonomic identifications. The objective of this study was to develop a pollen catalog of plants used by three of the most common Andean bumblebees, *Bombus rubicundus*, *B. hortulanus* and *B. pauloensis*. Sampling was conducted in six localities of the Bogotá savanna, covering an altitudinal gradient between 2600 and 3500 m a. s. l. Floral samples from all localities were prepared by acetolysis, and then analyzed. A reference catalog was digitized from the pollen extracted from the body of workers of each bumblebee species. Pollen grains were described according to their size and morphology. The similarity of the resources used by the different bumblebee species was compared using Jaccard's similarity and distance index. Pollen grains from 99 plants were isolated, identified and described, with *Taraxacum officinale*, *Vallea stipularis*, *Senna multiglandulosa*, *Trifolium pratense* and *Trifolium repens* being the pollen sources shared by all species. The most generalist species and the one that used the most exotic plants was *B. pauloensis*. An illustrated pollen catalog is provided with all the resources used by the bees.

[Keywords: pollination, palynology, wild bees, pollen]

INTRODUCCIÓN

Las abejas sociales del género *Bombus* son himenópteros robustos, distribuidos en zonas típicas de climas templados y fríos, principalmente en el hemisferio norte, y colectan recursos polínicos ricos en proteína de un amplio espectro de plantas (Michener 2007). Los abejorros son excelentes polinizadores porque visitan las flores incluso en situaciones climáticas adversas, como bajas temperaturas o lluvia, además de exhibir el comportamiento de polinización por vibración. Por esto, a algunas especies se las domesticó para introducir las en sistemas agrícolas (Velthuis 2006; Lee et al. 2016). A pesar de su importancia ecológica y económica, se ha registrado una reducción paulatina de las poblaciones de varias especies a nivel mundial (Jacobson et al. 2018).

En Colombia encontramos 9 de las 20 especies de abejorros descritas para Sudamérica, distribuidas sobre todo en los ecosistemas andinos y alto-andinos de la Cordillera Oriental de los Andes colombianos (Abrahamovich and Díaz 2002; Abrahamovich et al. 2004). Entre las especies andinas colombianas, *Bombus pauloensis* Friese, *Bombus hortulanus* Friese y *Bombus rubicundus* Smith son reconocidas por su actividad polinizadora no sólo en ecosistemas naturales, sino también en varios cultivos como pasifloras, arándano, agraz, fresa, mora, tomates, etc. (Rubio 2012; Pinilla-Gallego and Nates-Parra 2015; Riaño et al. 2015; Poveda-Coronel et al. 2018; Rodríguez et al. 2018). *Bombus pauloensis* es la especie con el patrón de distribución más amplio en el continente sudamericano; se distribuye desde el noroeste de Sudamérica (Venezuela y Colombia), pasando por Perú, Bolivia y Ecuador, hasta el sudeste de Brasil, Uruguay y la zona central de la Argentina, entre 0 y 3050 m s. n. m. (Abrahamovich and Díaz 2002; Abrahamovich et al. 2004). En Colombia se encuentra comúnmente entre 2100 y 2650 m s. n. m., en zonas de moderada a altamente intervenidas (Nates-Parra et al. 2006). Es la especie neotropical más estudiada, por lo que se conoce bastante su biología y ecología; son *pocket makers* y es la única especie en Latinoamérica que ha sido domesticada para polinizar cultivos (Sakagami et al. 1967; Matos and Garófalo 1995; Cameron and Jost 1998; González et al. 2004; Padilla et al. 2017; Riaño-Jiménez et al. 2020). Por su parte, *B. hortulanus* se extiende desde el norte de Colombia hasta el oriente de Ecuador, entre 760 y 3660 m s. n. m. (Abrahamovich and Díaz 2002; Abrahamovich et al. 2004). Su rango altitudinal en Colombia

varía entre los 2600 y los 3000 m s. n. m. y se la puede encontrar en zonas moderadamente intervenidas (Nates-Parra et al. 2006). Aunque su biología y ecología aún es desconocida, *B. hortulanus* alimenta las larvas regurgitando el polen que acumula en pequeños potes de cera (*pollen storer*), y sus colonias son más pequeñas que las de *B. pauloensis* (observación personal). *B. rubicundus* se distribuye desde el norte de Venezuela, atravesando la Cordillera Oriental de los Andes hasta el oriente de Bolivia (Abrahamovich and Díaz 2002; Abrahamovich et al. 2004). Su distribución altitudinal en Colombia varía entre 2800 y 3200 m s. n. m., encontrándose en zonas conservadas en la transición entre el Bosque Alto Andino y el Páramo; de hecho, se considera como uno de los polinizadores más importantes de este ecosistema (Lievano et al. 1991; Abrahamovich and Díaz 2002; Abrahamovich et al. 2004). Al igual que *B. hortulanus*, *B. rubicundus* alimenta las larvas regurgitando polen acumulado previamente (observación personal). Aun así, la mayoría de los aspectos biológicos o ecológicos son poco conocidos. El conocimiento sobre la reducción de las poblaciones naturales de estas especies proviene más de observaciones casuales que de estudios específicos. Si comparamos lo que observamos hoy con lo reportado en trabajos antiguos (Osorno and Osorno 1938), es claro que las especies de abejorros aquí estudiadas, que eran habitantes comunes de la ciudad de Bogotá (e.g., *B. rubicundus* y *B. hortulanus*) han restringido mucho su rango y se han localizado en zonas mejor conservadas. El análisis del polen corporal a partir de técnicas palinológicas ha sido particularmente útil en estudios ecológicos en diferentes comunidades de abejas, ya que ofrece información amplia y detallada sobre los recursos florales usados como alimento y facilita el desarrollo de planes de manejo de la flora (Alarcón 2010; Rech and Absy 2011; Morandin and Kremen 2013; Jones 2014; Ballantyne et al. 2017; Egerer et al. 2020; Riaño-Jiménez et al. 2020). Sin embargo, una de las limitantes más importantes en los estudios eco-palinológicos es la falta de catálogos polínicos que faciliten la identificación del polen presente en el cuerpo de los polinizadores, por lo que generalmente es necesario hacer un catálogo polínico de las plantas que se encuentren florecidas durante los estudios, exigiendo tiempo y dinero (Jones 2014).

Considerando lo anterior, el presente trabajo tuvo como objeto desarrollar un catálogo polínico de las plantas utilizadas como

fuelle de alimento de las tres especies más representativas de los ecosistemas andinos y alto-andinos de la zona central de la Cordillera Oriental de los Andes colombianos (Cundinamarca): *B. rubicundus*, *B. hortulanus* y *B. pauloensis*. Este catálogo puede servir como herramienta base tanto para estudios sobre aspectos ecológicos de las comunidades de polinizadores como para desarrollar planes de manejo de flora en los agroecosistemas de los Andes colombianos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Áreas de estudio

Se seleccionaron 6 zonas geográficas entre 2500 y 3200 m s. n. m., localizadas en el área central de la Cordillera Oriental de los Andes, departamento de Cundinamarca, Colombia. Estas zonas incluyen gran variedad de condiciones de conservación, desde áreas altamente conservadas con relictos de bosque primario hasta áreas muy perturbadas. Las características de cada una de las zonas se resumen en la Tabla 1.

Inventario florístico y construcción de la palinoteca de referencia de los recursos polínicos presentes en las zonas de muestreo

En todas las seis zonas se delimitaron transectas de 1 km de largo y ancho variable, en las que se muestrearon todas las plantas en floración y se prepararon exsicatas para identificación y posterior conservación en el herbario de la Universidad Militar Nueva Granada. A partir de este material se prepararon láminas permanentes del polen para cada una de las especies. Para esto se maceraron los botones florales de cada planta y se procesaron a partir de la técnica de acetólisis ácida propuesta por Silva (2010) para extraer el polen. Las láminas se depositaron en la palinoteca del Laboratorio de Entomología de la UMNG. Además de la palinoteca, se construyó un catálogo polínico digital a partir de fotografías de los montajes permanentes de los granos de polen con un microscopio trinocular de fluorescencia Carl-Zeiss Axio-Scope A1. Se tomaron fotografías 40x por cada vista del grano de polen (polar y ecuatorial) y de la exina, haciendo énfasis en su ornamentación (40x y 100x dependiendo

Tabla 1. Descripción de las zonas muestreadas para caracterizar los recursos polínicos que utilizan los abejorros *B. rubicundus*, *B. hortulanus* y *B. pauloensis* en la zona central de la Cordillera Oriental de los Andes colombianos.

Table 1. Description of the areas sampled to characterise the pollen resources used by *B. rubicundus*, *B. hortulanus* and *B. pauloensis* bumblebees in the central part of the Eastern Cordillera of the Colombian Andes.

	Coordenadas geográficas	Municipio	Altitud (m s. n. m.)	Nro. de muestras	Detalles
Zona 1	04°56'28.0" N 74°00'34.9" O	Cajicá	2558	240	Área suburbana con alto grado de intervención, en donde ocurren una variedad de plantas ornamentales y cultivables, además de extensos pastizales (Campus Nueva Granada)
Zona 2	4°46'20.3" N 74°03'49.8" O	Bogotá	2565-2680		Corresponde a un área de conservación dentro de la ciudad de Bogotá (Cerro de la Conejera)
Zona 3	5°19'30" N 73°49'48" O	Ubaté	2700-2800	22	Área mixta en la que se incluyen grandes extensiones de cultivos (papa, maíz, haba y arveja) y pastizales dedicados a la manutención de ganado y ovejas para producir leche o carne, y algunos remanentes de bosques secundarios
Zona 4	5°09'00" N 73°59'00" O	Cogua	2900-3100	8	Área de conservación con relictos de bosque nativo propio del ecosistema Alto Andino
Zona 5	4°54'29" N 73°56'25" O	Sopó	2800-3000	18	Área mixta con zonas perturbadas dedicadas al ecoturismo, la ganadería y la agricultura, encontrando cultivos de papa y pastizales, y zonas con bosques secundarios
Zona 6	04°49'18.6" N 74°00'48.9" O	Chía	3100-3150	92	Zona de transición entre el Bosque Alto Andino secundario y el Sub-Páramo, con relictos de bosques nativos y bosques secundarios en proceso de sucesión. Es un área de conservación privada dedicada a actividades de ecoturismo

el tamaño del grano de polen). Se utilizaron los programas CorelDraw para editar las imágenes y Adobe Illustrator CS6 para comparar las escalas. Se realizó la medición de la longitud del eje polar (P), el diámetro ecuatorial (E) y el espesor de la exina de 25 granos de polen de cada especie por medio del programa ImageJ. Se obtuvieron promedios, desviaciones estándar y la relación P/E para cada especie. Para describir el polen se tuvo en cuenta su morfología, la ornamentación de la exina y las mediciones morfométricas siguiendo a Silva et al. (2014).

Identificación y análisis de las muestras polínicas encontradas en las diferentes especies de *Bombus*

Se recolectaron obreras de las tres especies estudiadas presentes en los transectos previamente delimitados (zonas 1 a 6) mediante la utilización de red entomológica. Luego de su captura, las obreras fueron almacenadas en frascos cónicos de 15 mL con alcohol al 70% para preservar el material polínico. Luego, fueron centrifugadas a 2000 rpm durante 2 minutos para que decante el material polínico. Las obreras fueron lavadas y secadas en horno a 40 °C durante dos días, montadas en seco en alfileres entomológicos

y depositadas en la colección entomológica UMNG-INS.

Además de las cargas corbiculares, se extrajeron y analizaron muestras de polen procedentes de celdas larvales (*B. pauloensis*) y potes de almacenamiento de polen (*B. hortulanus* y *B. rubicundus*). Las muestras extraídas en *B. pauloensis* procedían de colonias criadas y mantenidas en el Campus de la Universidad Militar Nueva Granada. Las muestras de polen de las colonias de *B. hortulanus* y *B. rubicundus* se extrajeron de colonias silvestres que fueron rescatadas y llevadas a las instalaciones del Campus Nueva Granada. La identificación taxonómica del polen aislado de las obreras y colonias de las tres especies de abejorros se realizó con la ayuda del catálogo polínico digital, teniendo en cuenta las descripciones morfológicas y morfométricas hechas previamente. Los datos de los recursos polínicos identificados en las tres especies se analizaron a partir del índice de similitud y distancia de Jaccard en el programa Past3 (Hammer et al. 2001).

RESULTADOS

Se recolectaron muestras de polen de 150 obreras y de 31 colonias diferentes

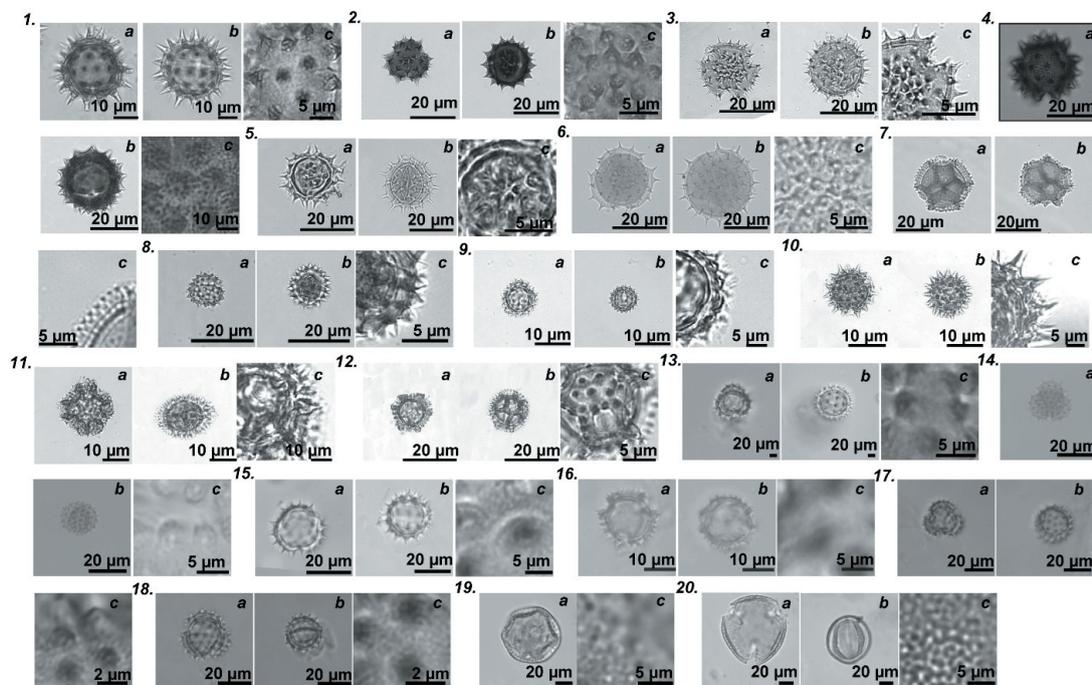


Figura 1. Fotografías de los granos de polen correspondientes a las familias Asteraceae (1-18), Caryophyllaceae (19) y Gentianaceae (20), identificados en *B. rubicundus*, *B. hortulanus* y *B. pauloensis*. a) Vista polar. b) Vista ecuatorial. c) Detalle de la ornamentación de la exina.

Figure 1. Photographs of the pollen grains corresponding to the species of the families Asteraceae (1-18), Caryophyllaceae (19) and Gentianaceae (20), identified in *B. rubicundus*, *B. hortulanus* and *B. pauloensis*. a) Polar view. b) Equatorial view. c) Detail of the ornamentation of the exine.

(Tabla 2). A partir del análisis del polen se identificaron 99 especies de plantas en las 3 especies de abejorros, pertenecientes a 33 familias, siendo Asteraceae, Fabaceae, Solanaceae, Melastomataceae y Myrtaceae las que concentraron el mayor número de especies (Tabla 3, Figura 1, Figura 2, Figura 3, Figura 4). De las 99 especies identificadas,

Tabla 2. Origen del material polínico analizado en las especies de abejorros *B. rubicundus*, *B. hortulanus* y *B. pauloensis* en la zona central de la Cordillera Oriental de los Andes colombianos.

Table 2. Origin of the pollen material analysed in the bumblebee species *B. rubicundus*, *B. hortulanus* and *B. pauloensis* in the central zone of the Eastern Cordillera of the Colombian Andes.

Especie	Obreras	Colonias	Zonas de muestreo
<i>B. pauloensis</i>	40	28	1, 2, 3, 5
<i>B. hortulanus</i>	71	2	2, 3, 4, 6
<i>B. rubicundus</i>	39	1	4, 6

49 corresponden a plantas introducidas y 50 a plantas nativas. Las descripciones del polen aislado en las tres especies se incluyen en el Material Suplementario S1.

El origen de los recursos polínicos variaron entre las especies. En la especie *B. pauloensis* se identificaron 61 especies (41 exóticas) agrupadas en 26 familias, siendo las familias Asteraceae, Fabaceae y Solanaceae las que concentraron el mayor número de especies (Tabla 3, Figura 5a). En *B. hortulanus* se identificaron 52 especies (15 exóticas) agrupadas en 19 familias, siendo Asteraceae, Fabaceae y Melastomataceae las que concentraban el mayor número de especies (Tabla 3, Figura 5a). En *B. rubicundus* se identificaron 30 especies (11 exóticas), agrupadas en 14 familias de plantas, de las cuales, las familias Asteraceae, Fabaceae y Melastomataceae fueron las más diversas (Tabla 3, Figura 5a). Las especies *B. hortulanus* y *B. rubicundus* compartieron algunos

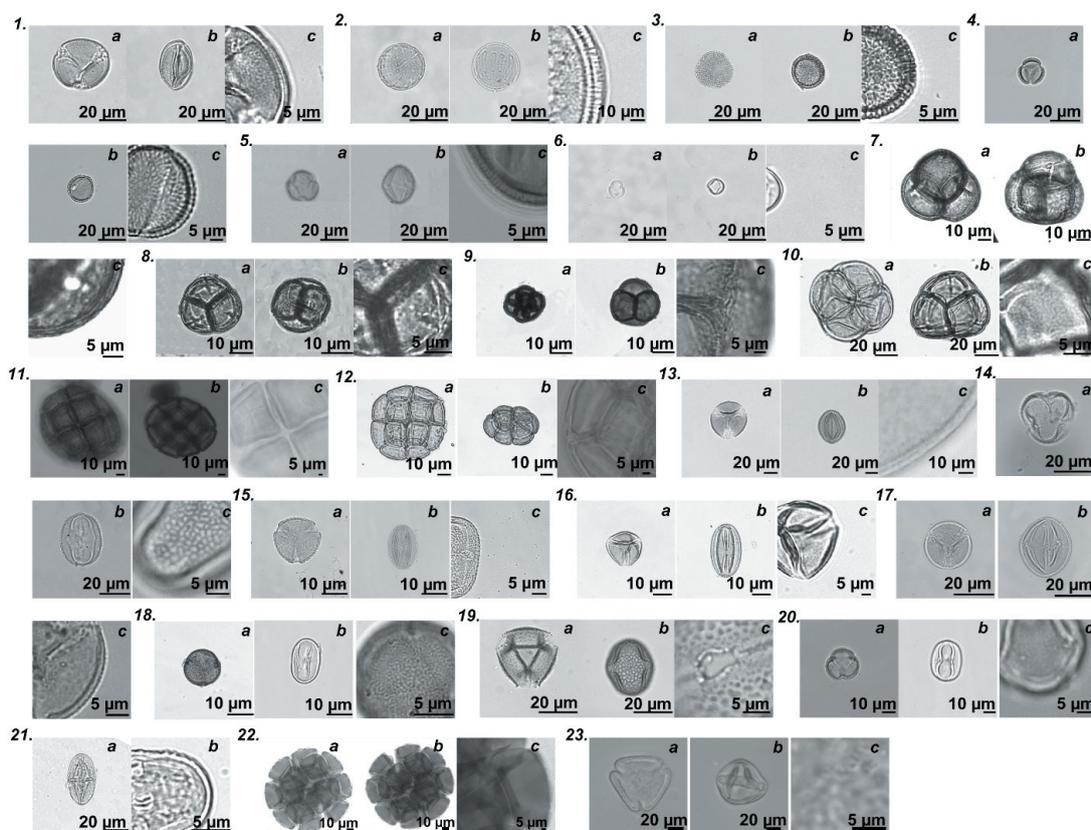


Figura 2. Fotografías de los granos de polen correspondientes a las especies de las familias Bignoniaceae (1), Boraginaceae (2), Brassicaceae (3-4), Campanulaceae (5), Elaeocarpaceae (6), Ericaceae (7-10) y Fabaceae (11-23), identificados en *B. rubicundus*, *B. hortulanus* y *B. pauloensis*. a) Vista polar. b) Vista ecuatorial. c) Detalle de la ornamentación de la exina.

Figure 2. Photographs of the pollen grains corresponding to the species of the families Bignoniaceae (1), Boraginaceae (2), Brassicaceae (3-4), Campanulaceae (5), Elaeocarpaceae (6), Ericaceae (7-10) and Fabaceae (11-23), identified in *B. rubicundus*, *B. hortulanus* and *B. pauloensis*. a) Polar view. b) Equatorial view. c) Detail of the ornamentation of the exine.

Tabla 3. Especies vegetales identificadas en los análisis de polen realizados en los abejorros *B. rubicundus*, *B. hortulanus* y *B. pauloensis* en seis zonas ubicadas en la zona central de la cordillera oriental de los Andes colombianos. Nat: nativa. Intr: introducida

Table 3. Plants identified in the pollen analyses conducted on bumblebees *B. rubicundus*, *B. hortulanus* and *B. pauloensis* in six zones located in the central zone of the Eastern Cordillera of the Colombian Andes.

Familia	Especie	Origen	Figura	<i>B.</i> <i>pauloensis</i>	<i>B.</i> <i>hortulanus</i>	<i>B.</i> <i>rubicundus</i>
Alstroemeriaceae	<i>Bomarea hirsuta</i> (Kunth) Herb.	Nat	NA			
Araceae	<i>Zantedeschia aethiopica</i> (L.) Spreng.	Intr	NA			
Asteraceae	<i>Bidens pilosa</i> L.	Nat	NA			
Asteraceae	<i>Espeletia argentea</i> Humb. and Bonpl.	Nat	NA			
Asteraceae	<i>Stevia lucida</i> Lag.	Nat	NA			
Asteraceae	<i>Bidens rubifolia</i> Kunth	Nat	1-1			
Asteraceae	<i>Calea peruviana</i> (Kunth) Benth. ex S. F. Blake	Nat	1-2			
Asteraceae	<i>Calendula officinalis</i> L.	Intr	1-3			
Asteraceae	<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	Intr	1-4			
Asteraceae	<i>Dahlia imperialis</i> Roezl ex Ortgies	Intr	1-5			
Asteraceae	<i>Helianthus annuus</i> L.	Intr	1-6			
Asteraceae	<i>Lactuca sativa</i> L.	Intr	1-7			
Asteraceae	<i>Pentacalia pulchella</i> (Kunth) Cuatrec.	Nat	1-8			
Asteraceae	<i>Senecio madagascariensis</i> Poir.	Intr	1-9			
Asteraceae	<i>Smallanthus sonchifolius</i> (Poepp.) H. Rob.	Intr	1-10			
Asteraceae	<i>Sonchus oleraceus</i> L.	Intr	1-11			
Asteraceae	<i>Taraxacum officinale</i> (L.) Weber ex F. H. Wigg.	Intr	1-12			
Asteraceae	<i>Ageratina gracilis</i>	Nat	1-13			
Asteraceae	<i>Chromolaena bullata</i> (Klatt) R. M. King and H. Rob.	Nat	1-14			
Asteraceae	<i>Espeletia grandiflora</i> Humb. and Bonpl	Nat	1-15			
Asteraceae	<i>Hypochaeris sessiliflora</i> Kunth.	Intr	1-16			
Asteraceae	<i>Pentacalia guadalupe</i> (Cuatrec.) Cuatrec.	Nat	1-17			
Asteraceae	<i>Pentacalia ledifolia</i> (Kunth) Cuatrec.	Nat	1-18			
Caryophyllaceae	<i>Dianthus deltoideus</i> L.	Intr	1-19			
Gentianaceae	<i>Halenia asclepiadea</i> (Kunth) G. Don	Nat	1-20			
Bignoniaceae	<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth	Intr	2-1			
Boraginaceae	<i>Borago officinalis</i> L.	Intr	2-2			
Brassicaceae	<i>Brassica rapa</i> L.	Intr	NA			
Brassicaceae	<i>Iberis amara</i> L.	Intr	2-3			
Brassicaceae	<i>Raphanus sativus</i> L.	Intr	2-4			
Campanulaceae	<i>Lobelia erinus</i> L.	Intr	2-5			
Elaeocarpaceae	<i>Vallea stipularis</i> L. f.	Nat	2-6			
Ericaceae	<i>Bejaria resinosa</i> Mutis ex L. f.	Nat	2-7			
Ericaceae	<i>Gaultheria erecta</i> Vent.	Nat	2-8			

CATÁLOGO POLÍNICO DE ABEJORROS ANDINOS COLOMBIANOS

Tabla 3. Continuación.

Table 3. Continuation.

Ericaceae	<i>Rhododendron ferrugineum</i> L.	Intr	2-9	■	
Ericaceae	<i>Vaccinium floribundum</i> Kunth	Nat	2-10		■
Ericaceae	<i>Gaultheria myrsinoides</i> Kunth	Nat	NA		■
Fabaceae	<i>Vicia benghalensis</i> L.	Intr	NA		■
Fabaceae	<i>Acacia decurrens</i> Willd.	Intr	2-11	■	
Fabaceae	<i>Acacia melanoxylon</i> R. Br.	Intr	2-12	■	
Fabaceae	<i>Genista monspessulana</i> (L.) L. A. S. Johnson	Intr	2-13		■
Fabaceae	<i>Lupinus bogotensis</i> Benth.	Nat	2-14	■	
Fabaceae	<i>Pisum sativum</i> L.	Intr	2-15	■	
Fabaceae	<i>Senna multiglandulosa</i> (Jacq.) H. S. Irwin and Barneby	Intr	2-16	■	
Fabaceae	<i>Senna viarum</i> (Little) H. S. Irwin and Barneby	Nat	2-17		■
Fabaceae	<i>Tephrosia vogelii</i> Hook. f.	Intr	2-18	■	
Fabaceae	<i>Trifolium pratense</i> L.	Intr	2-19	■	
Fabaceae	<i>Trifolium repens</i> L.	Intr	2-20	■	
Fabaceae	<i>Vicia angustifolia</i> L.	Intr	2-21	■	
Fabaceae	<i>Paraserianthes lophantha</i> (Willd.) Benth.	Nat	2-22		■
Fabaceae	<i>Desmodium adscendens</i> (Sw.) DC.	Intr	2-23	■	
Hypericaceae	<i>Hypericum juniperinum</i> Kunth	Nat	3-1		■
Hypericaceae	<i>Hypericum patulum</i> Thunb.	Intr	3-2	■	
Hypericaceae	<i>Hypericum mexicanum</i> L.	Nat	3-3		■
Hypericaceae	<i>Hypericum goyanesii</i> Cuatrec.	Nat	3-4		■
Lythraceae	<i>Cuphea dipetala</i> (L. f.) Koehne	Nat	3-5	■	
Malvaceae	<i>Abutilon insigne</i> Planch.	Intr	3-6	■	
Malvaceae	<i>Alcea rosea</i> L.	Intr	3-7	■	
Malvaceae	<i>Malva rotundifolia</i> L.	Intr	3-8	■	
Melastomataceae	<i>Bucquetia glutinosa</i> (L. f.) DC.	Nat	3-9		■
Melastomataceae	<i>Miconia chionophila</i> Naudin	Nat	3-10		■
Melastomataceae	<i>Miconia squamulosa</i> Triana	Nat	3-11	■	
Melastomataceae	<i>Tibouchina lepidota</i> (Bonpl.) Baill.	Nat	3-12	■	
Melastomataceae	<i>Brachyotum strigosum</i> (L. f.) Triana	Nat	3-13		■
Melastomataceae	<i>Chaetolepis microphylla</i> (Bonpl.) Miq.	Nat	3-14		■
Myrtaceae	<i>Acca sellowiana</i> (O. Berg) Burret	Nat	3-15	■	
Myrtaceae	<i>Eucalyptus globulus</i> Labill.	Intr	3-16		■
Myrtaceae	<i>Myrcianthes leucoxylla</i> (Ortega) McVaugh	Nat	3-17	■	
Myrtaceae	<i>Callistemon speciosus</i> (Sims) Sweet	Intr	3-18		■
Myrtaceae	<i>Syzygium paniculatum</i> Gaertn.	Intr	3-19	■	
Onagraceae	<i>Fuchsia microphylla</i> Kunth	Intr	3-20	■	

Tabla 3. Continuación.

Table 3. Continuation.

Oxalidaceae	<i>Oxalis corniculata</i> L.	Nat	3-21	
Passifloraceae	<i>Passiflora bogotensis</i> Benth.	Nat	3-22	
Passifloraceae	<i>Passiflora tripartita</i> (Juss.) Poir.	Nat	3-23	
Plantaginaceae	<i>Bergenia purpurascens</i> (Hook. f. and Thomson) Engl.	Intr	NA	
Pittosporaceae	<i>Pittosporum undulatum</i> Vent.	Nat	4-1	
Plantaginaceae	<i>Hebe speciosa</i> (R. Cunn. ex A. Cunn.) Andersen	Intr	4-2	
Polygalaceae	<i>Monnina aestuans</i> (L. f.) DC.	Nat	4-3	
Polygonaceae	<i>Polygonum persicaria</i> L.	Intr	4-4	
Polygonaceae	<i>Rumex crispus</i> L.	Intr	4-5	
Rosaceae	<i>Rubus bogotensis</i> Kunth	Nat	NA	
Rosaceae	<i>Rubus fluribundus</i> Weihe	Nat	4-6	
Rubiaceae	<i>Psychotria boqueronensis</i> Wernham	Nat	4-7	
Rubiaceae	<i>Arcytophyllum nitidum</i> (Kunth) Schldtl.	Nat	4-8	
Sapindaceae	<i>Dodonaea viscosa</i> (L.) Jacq.	Intr	4-9	
Scrophulariaceae	<i>Digitalis purpurea</i> L.	Intr	4-10	
Solanaceae	<i>Solanum americanum</i> Mill.	Intr	NA	
Solanaceae	<i>Solanum betaceum</i> Cav.	Intr	4-11	
Solanaceae	<i>Solanum caripense</i> Dunal	Nat	4-12	
Solanaceae	<i>Solanum lycopersicum</i> L.	Intr	4-13	
Solanaceae	<i>Solanum quitoense</i> Lam.	Nat	NA	
Solanaceae	<i>Solanum torvum</i> Sw.	Nat	4-14	
Solanaceae	<i>Solanum tuberosum</i> L.	Intr	5-15	
Verbenaceae	<i>Duranta mutisii</i> L. f.	Nat	4-16	
Verbenaceae	<i>Lantana camara</i> L.	Nat	4-17	
Verbenaceae	<i>Verbena litoralis</i> Kunth	Nat	4-18	
Acanthaceae	<i>Thumbergia alata</i> Bojer ex Sims	Intr	4-19	
Phytolaccaceae	<i>Phytolacca bogotensis</i> Kunth	Nat	4-20	
Winteraceae	<i>Drimys granadensis</i> L. f.	Nat	NA	

recursos polínicos entre sí (Jaccard_{B. hortulanus-B. rubicundus}=0.389). En contraste, en *B. pauloensis* se identificaron recursos polínicos diferentes los identificados en *B. hortulanus* y *B. rubicundus* (Jaccard_{B. pauloensis-B. rubicundus}=0.083; Jaccard_{B. pauloensis-B. hortulanus}=0.20) (Figura 5b).

Las plantas introducidas *Taraxacum officinale*, *Trifolium pratense* y *Trifolium repens*, y las nativas *Vallea stipularis* y *Senna multiglandulosa* se encontraron en las cargas polínicas de

las tres especies de abejorros. Las especies nativas de los ecosistemas altoandinos como *Espeletia grandiflora* y *Drimys granadensis* sólo fueron utilizadas por *B. rubicundus*, mientras que *B. hortulanus* usó como fuente polínica otra especie de frailejón, *Espeletia argentea*. Por su parte, *B. pauloensis* utilizó fuentes polínicas como *Solanum americanum*, *Solanum lycopersicum* y *Solanum quitoense*, especies que forman parte de los cultivos del campus de la UMNG (Tabla 3).

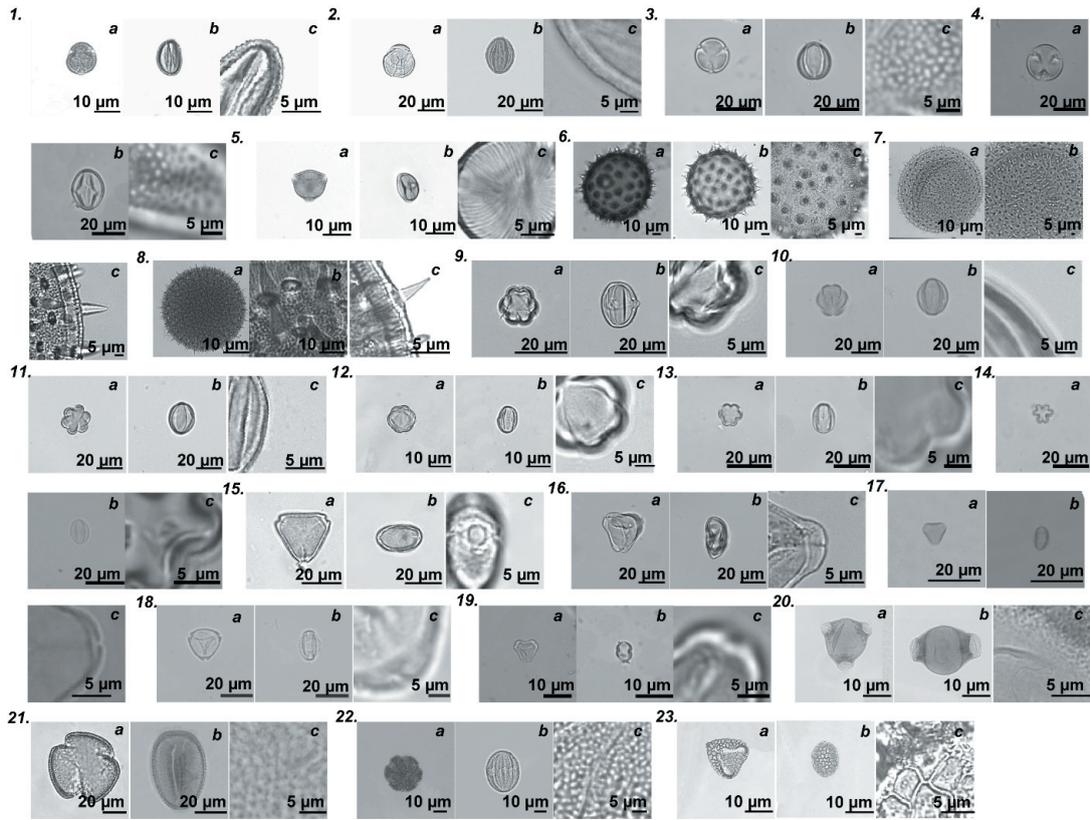


Figura 3. Fotografías de los granos de polen correspondientes a las especies de las familias Hypericaceae (1-4), Lythraceae (5), Malvaceae (6-8), Melastomataceae (9-14), Myrtaceae (15-19), Onagraceae (20), Oxalidaceae (21) y Passifloraceae (22-23), identificados en *B. rubicundus*, *B. hortulanus* y *B. pauloensis*. a) Vista polar. b) Vista ecuatorial. c) Detalle de la ornamentación de la exina.

Figure 3. Photographs of the pollen grains corresponding to the species of the families (1-4), Lythraceae (5), Malvaceae (6-8), Melastomataceae (9-14), Myrtaceae (15-19), Onagraceae (20), Oxalidaceae (21) and Passifloraceae (22-23), identified in *B. rubicundus*, *B. hortulanus* and *B. pauloensis*. a) Polar view. b) Equatorial view. c) Detail of the ornamentation of the exine.

DISCUSIÓN

Bombus pauloensis, *B. hortulanus* y *B. rubicundus* utilizan recursos polínicos de un espectro amplio de fuentes florales y corroboran la naturaleza generalista de este grupo (Michener 2007). Las diferencias observadas están influenciadas por la distribución altitudinal particular preferida por las diferentes especies de abejorros, ya que la composición y la estructura vegetal cambian conforme aumenta la altura (Preciado 2000; Cuesta et al. 2017; Malizia et al. 2020). Por otra parte, los Andes es una de las regiones más pobladas e intervenidas por el ser humano en Colombia, lo que influye en la oferta floral y facilita la colonización de plantas exóticas. (Armenteras et al. 2003; Etter et al. 2017). Nuestras observaciones mostraron que las tres especies de abejorros se encontraron en rangos altitudinales y niveles

de perturbación particulares, haciendo uso de fuentes polínicas diferentes. De acuerdo con nuestras observaciones, *B. pauloensis* no superó los 2700 m s. n. m., encontrándose en zonas muy transformadas de la Cordillera Oriental de los Andes colombianos y asociada a plantas exóticas. La capacidad adaptativa de *B. pauloensis* tanto a ambientes altamente perturbados como al uso amplio de recursos florales exóticos fue descrita en Colombia y en otras regiones (Abrahamovich et al. 2001; Telleira 1998; Cavigliasso et al. 2019; Riaño-Jiménez et al. 2020). Es poco lo que se conoce sobre aspectos biológicos o ecológicos de las especies *B. hortulanus* y *B. rubicundus* en Colombia. Las poblaciones de *B. hortulanus* se encontraron en ambientes con intervención baja o moderada, entre 2565 y 3100 m s. n. m., superponiéndose con las poblaciones tanto de *B. pauloensis* como de *B. rubicundus*. Aunque *B. hortulanus* se encontró en zonas de perturbación

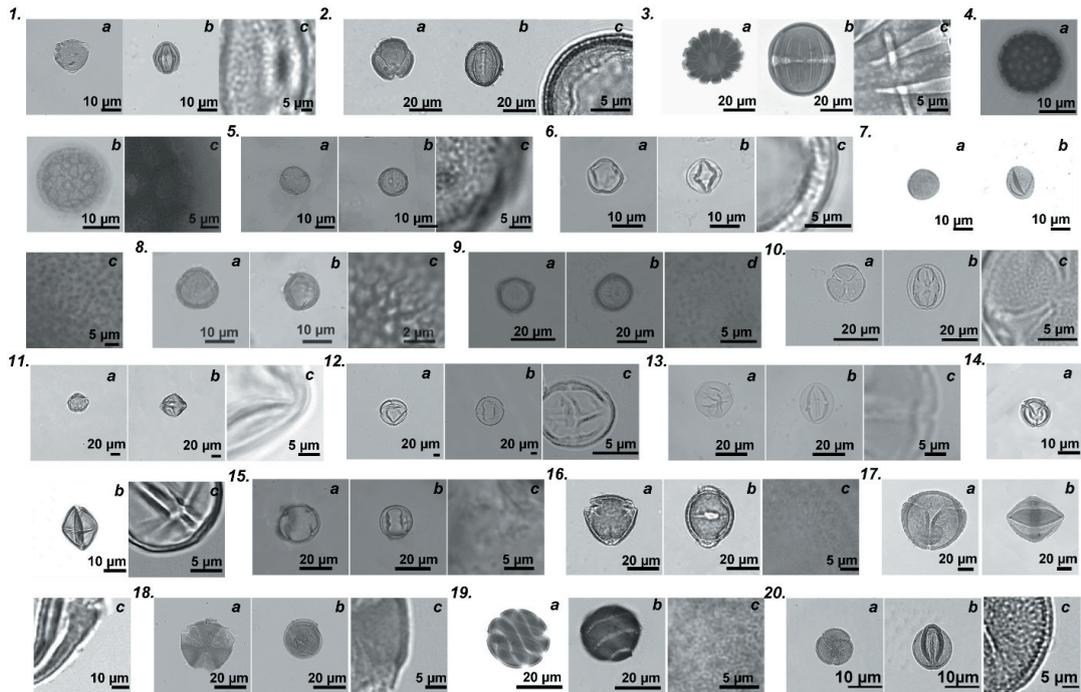


Figura 4. Fotografías de los granos de polen correspondientes a las especies de las familias Pittosporaceae (1), Plantaginaceae (2), Polygalaceae (3-5), Rosaceae (6), Rubiaceae (7-8), Sapindaceae (9), Scrophulariaceae (10), Solanaceae (11-15), Verbenaceae (16-18), Acanthaceae (19) y Phytolaccaceae (20), identificados en *B. rubicundus*, *B. hortulanus* y *B. pauloensis*. a) Vista polar. b) Vista ecuatorial. c) Detalle de la ornamentación de la exina.

Figure 4. Photographs of the pollen grains corresponding to the species of the families Pittosporaceae (1), Plantaginaceae (2), Polygalaceae (3-5), Rosaceae (6), Rubiaceae (7-8), Sapindaceae (9), Scrophulariaceae (10), Solanaceae (11-15), Verbenaceae (16-18), Acanthaceae (19) and Phytolaccaceae (20), identified in *B. rubicundus*, *B. hortulanus* and *B. pauloensis*. a) Polar view. b) Equatorial view. c) Detail of the ornamentation of the exine.

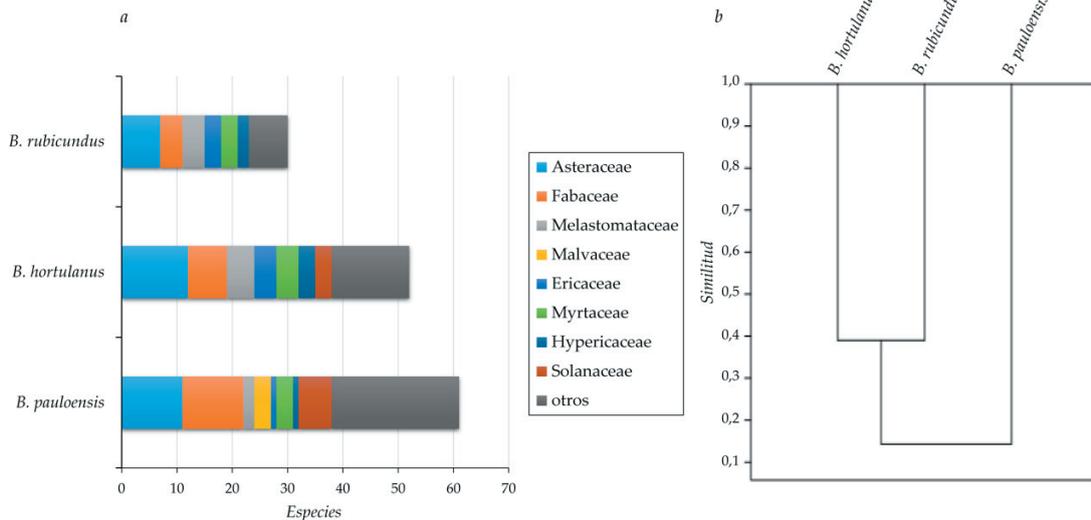


Figura 5. Composición del polen utilizado por los abejorros *B. pauloensis*, *B. hortulanus* y *B. rubicundus* en la zona central de la Cordillera Oriental de los Andes colombianos. a) Fuentes polínicas identificadas en las tres especies de abejorros. b) Dendrograma de similitud de los recursos polínicos identificados en las tres especies de abejorros (Jaccard).

Figure 5. Composition of the pollen used by *B. pauloensis*, *B. hortulanus* and *B. rubicundus* bumblebees in the central zone of the Eastern Cordillera of the Colombian Andes. a) Pollen sources identified in the three species of bumblebees. b) Dendrogram of similarity of the pollen resources identified in the three species of bumblebees (Jaccard).

moderada, utilizó principalmente recursos polínicos nativos, diferentes a los utilizados por *B. pauloensis* cuando se solaparon. Por otro lado, *B. rubicundus* se encontró en zonas poco intervenidas y utilizó recursos polínicos similares a los que usó *B. hortulanus*. Si bien los abejorros del género *Bombus* se consideran generalistas, existe evidencia de que cada especie de abejorro responde a necesidades nutricionales particulares que permiten la segregación de los recursos polínicos en las comunidades (Hanley et al. 2014; Hülsmann et al. 2015; Kriesell et al. 2017; Woodard and Jha 2017). En este sentido, aunque las especies estudiadas compartieron algunas fuentes de polen, las tres mostraron una dieta polínica particular, incluso en zonas donde se solaparon algunas poblaciones.

Los recursos polínicos identificados en las tres especies de abejorros se agrupan principalmente en las familias Asteraceae, Fabaceae, Melastomataceae y Solanaceae, de forma similar a lo reportado en otras especies de abejorros (Abrahamovich et al. 2001; Hülsmann et al. 2015). La familia Asteraceae es la segunda más diversa en Colombia, agrupando ~236 géneros y 1400 especies nativas (Rangel 2015), siendo una de las más diversas en los ecosistemas Andinos y Alto Andinos tropicales (Cuestas et al. 2017; Cogollo et al. 2020). Los géneros *Pentacalia* spp. y *Espeletia* spp. fueron los más diversos, típicos de los ecosistemas altoandinos, cuya polinización depende sobre todo de moscas y abejorros (Lane 1996; Galetto and Bernardello 2003; Arroyo and Cavieres 2013; Shubharani et al. 2013).

La familia Melastomataceae es la cuarta familia más diversa en Colombia, con cerca de 948 especies registradas en el país (Rangel 2015). Son plantas propias del trópico, con flores carentes de nectarios, con un estambre retorcido distanciado del estigma (hercogamia) y con anteras que presentan dehiscencia poricida, polinizadas tanto por abejas —que exhiben el comportamiento de vibración— como por aves (Renner 1989; Stiles et al. 1992; Franco et al. 2011; Malucelli et al. 2018).

La Familia Ericaceae está representada en Colombia por 22 géneros y 270 especies, siendo el país en donde se concentra la mayor diversidad de especies, en particular en los ecosistemas montañosos como los subpáramos o paramos (Maecha 1997). Sus flores presentan una corola tubular, anteras

poricidas y nectarios en su base, por lo que se suelen asociarse con abejas que presentan el comportamiento de vibración para facilitar la polinización de la flor. Las cuatro especies nativas de ericáceas se identificaron en las zonas conservadas en las especies *B. hortulanus* y *B. rubicundus*.

La familia Fabaceae corresponde a la novena más diversa en Colombia, con ~510 especies, caracterizadas por sus flores zigomorfas, papilionadas y coloridas, asociadas por lo general con la polinización mediada por abejas, en particular abejorros (Westerkamp 1997; Aronne et al. 2012; Szanyi et al. 2020). La mayoría de las especies identificadas en nuestro estudio pertenecientes a esta familia son introducidas, de las cuales *T. repens*, *T. pratense* y *S. multiglandulosa* se identificaron en las tres especies de abejorros. A pesar de ser especies exóticas, *T. repens* y *T. pratense* fueron reportadas como fuentes florales importantes para los abejorros del género *Bombus* en varias partes del mundo debido a que sus inflorescencias ofrecen abundante néctar y polen rico en proteína (Goulson and Darvil 2004; Lobaton et al. 2012; Jacobson et al. 2018; Szanyi et al. 2020).

De acuerdo con Etter et al. (2017), para 2060 se perdería cerca del 50% de la función biótica de polinización y dispersión en los ecosistemas Alto Andinos colombianos, en especial en la zona central de la Cordillera Oriental debido a la alta concentración de actividades humanas. Podemos decir que en Colombia, los avances en el conocimiento de las plantas utilizadas por las abejas se han concentrado sobre todo en abejas sin aguijón o en la abeja europea de la miel (Montoya-Pfeiffer et al. 2014; Obregon and Nates-Parra 2014), lo que se traduce en la necesidad de ahondar el conocimiento sobre los recursos florales utilizados por otras abejas u otros polinizadores. Es fundamental identificar los recursos florales utilizados por los polinizadores, ya que es una herramienta valiosa para desarrollar programas para el manejo y la conservación de polinizadores (Morandin and Kremen 2013; Egerer et al. 2020). En este sentido, los estudios realizados sobre los recursos florales utilizados por *B. pauloensis* nos permitió desarrollar un área sembrada con gran variedad de plantas y en donde ocurren de manera natural otros polinizadores (Romero et al. 2013). Este trabajo es uno de los primeros aportes en el conocimiento de los recursos polínicos utilizados por especies no domesticadas y puede ser el punto de partida para estudios

ecológicos o ser vinculados en programas de conservación de ecosistemas Andinos de alta montaña.

AGRADECIMIENTOS. Integrantes del Grupo de Investigación Biodiversidad y Ecología

de Abejas Silvestres - BEAS que colaboraron durante el estudio. A la Universidad Militar Nueva Granada por su financiación (IMP-CIAS 2296) y especialmente a Claudia Inés da Silva por su apoyo durante el procesamiento y análisis de las muestras polínicas.

REFERENCIAS

- Abrahamovich, A. H., M. C. Tellería, and N. B. Díaz. 2001. *Bombus* species and their associated flora in Argentina. *Bee World* 82(2):76-87. <https://doi.org/10.1080/0005772X.2001.11099505>.
- Abrahamovich, A. H., and B. Díaz. 2002. Bumble bees of the neotropical region (Hymenoptera: Apidae). *Biota Colombiana* 3(2):199-214.
- Abrahamovich, A. H., N. B. Díaz, and J. J. Morrone. 2004. Distributional patterns of the Neotropical and Andean species of the genus *Bombus* (Hymenoptera: Apidae). *Acta Zoológica Mexicana* 20(1):99-117.
- Alarcón, R. 2010. Congruence between visitation and pollen-transport networks in a California plant-pollinator community. *Oikos* 119(1):35-44. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17694.x>.
- Armenteras, D., F. Gast, and H. Villareal. 2003. Andean forest fragmentation and the representativeness of protected natural areas in the eastern Andes, Colombia. *Biological Conservation* 113(2):245-256. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00359-2](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00359-2).
- Aronne, G., M. Giovanetti, and V. De Micco. 2012. Morphofunctional traits and pollination mechanisms of *Coronilla emerus* L. flowers (Fabaceae). *The Scientific World Journal* 2012:381575. <https://doi.org/10.1100/2012/381575>.
- Arroyo, M. T. K., and L. A. Cavieres. 2013. High-elevation Andean ecosystems. Pp. 96-110 *en* S. A. Levin (ed.). *Encyclopedia of Biodiversity*. Second edition Academic Press, Waltham. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00428-7>.
- Ballantyne, G., K. C. Baldock, L. Rendell, and P. G. Willmer. 2017. Pollinator importance networks illustrate the crucial value of bees in a highly speciose plant community. *Scientific Reports* 7(1):1-13. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08798-x>.
- Cameron, S. A., and M. C. Jost. 1998. Mediators of dominance and reproductive success among queens in the cyclically polygynous Neotropical bumble bee *Bombus atratus* Franklin. *Insectes Sociaux* 45(2):135-149. <https://doi.org/10.1007/s000400050075>.
- Cavigliasso, P., C. C. Phifer, E. M. Adams, D. Flaspohler, G. P. Gennari, J. A. Licata, and N. P. Chacoff. 2019. Spatio-Temporal Dynamics of Landscape Use by the Bumblebee *Bombus atratus* (Hymenoptera: Apidae) and its relationship with pollen provisioning. *bioRxiv* 612564. <https://doi.org/10.1101/612564>.
- Cogollo Calderón, A. M., P. Velasco Linares, and L. Manosalva. 2020. Caracterización funcional de plantas y su utilidad en la selección de especies para la restauración ecológica de ecosistemas altoandinos. *Biota Colombiana* 21(1):1-15. <https://doi.org/10.21068/c2020.v21n01a01>.
- Cuesta, F., P. Muriel, L. D. Llambí, S. Halloy, N. Aguirre, S. Beck, et al. 2017. Latitudinal and altitudinal patterns of plant community diversity on mountain summits across the tropical Andes. *Ecography* 40(12):1381-1394. <https://doi.org/10.1111/ecog.02567>.
- Egerer, M., J. M. Cecala, and H. Cohen. 2020. Wild bee conservation within urban gardens and nurseries: Effects of local and landscape management. *Sustainability* 12(1):293. <https://doi.org/10.3390/su12010293>.
- Etter, A., A. Andrade, K. Saavedra, P. Amaya, and P. Arévalo. 2017. Estado de los Ecosistemas Colombianos: una aplicación de la metodología de la Lista Roja de Ecosistemas (Vers2.0). Informe Final. Pontificia Universidad Javeriana y Conservación Internacional Colombia. Bogotá. Pp. 138.
- Franco, A. M., R. Goldenberg, and I. G. Varassin. 2011. Pollinator guild organization and its consequences for reproduction in three synchronopatric species of *Tibouchina* (Melastomataceae). *Revista Brasileira de Entomologia* 55: 381-388. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262011005000040>.
- Galetto, L., and G. Bernardello. 2003. Nectar sugar composition in angiosperms from Chaco and Patagonia (Argentina): an animal visitor's matter? *Plant Systematics and Evolution* 238(1):69-86. <https://doi.org/10.1007/s00606-002-0269-y>.
- González, V. H., A. Mejía, and C. Rasmussen. 2004. Ecology and nesting behavior of *Bombus atratus* Franklin in Andean highlands (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Hymenoptera Research* 13(2):28-36.
- Goulson, D., and B. Darvill. 2004. Niche overlap and diet breadth in bumblebees; are rare species more specialized in their choice of flowers? *Apidologie* 35(1):55-63. <https://doi.org/10.1051/apido:2003062>.
- Hanley, M. E., A. J. Awbi, and M. Franco. 2014. Going native? Flower use by bumblebees in English urban gardens. *Annals of Botany* 113(5):799-806. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu006>.
- Hülsmann, M., H. von Wehrden, A. M. Klein, and S. D. Leonhardt. 2015. Plant diversity and composition compensate for negative effects of urbanization on foraging bumble bees. *Apidologie* 46(6):760-770. <https://doi.org/10.1007/s13592-015-0366-x>.
- Jacobson, M. M., E. M. Tucker, M. E. Mathiasson, and S. M. Rehan. 2018. Decline of bumble bees in northeastern North America, with special focus on *Bombus terricola*. *Biological Conservation* 217:437-445. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.11.026>.
- Jones, G. D. 2014. Pollen analyses for pollination research, acetolysis. *Journal of Pollination Ecology* 13(21):203-217.

- [https://doi.org/10.26786/1920-7603\(2014\)19](https://doi.org/10.26786/1920-7603(2014)19).
- Kriesell, L., A. Hilpert, and S. D. Leonhardt. 2017. Different but the same: bumblebee species collect pollen of different plant sources but similar amino acid profiles. *Apidologie* 48(1):102-116. <https://doi.org/10.1007/s13592-016-0454-6>.
- Lane, M. A. 1996. Pollination biology of Compositae. *Compositae: Biology and Utilisation*. Proceedings of the International Compositae Conference. Kew, 1994. Pp. 61-80 *en* D. J. N. Hind, P. D. S. Caligari and D. J. N. Hind (eds.). Kew Royal Botanic Gardens.
- Lee, K. Y., S. H. Yim, H. J. Seo, S. Y. Kim, and H. J. Yoon. 2016. Comparison of pollination activities between honeybee (*Apis mellifera* L.) and bumblebee (*Bombus terrestris* L.) during the flowering period of Asian pear (*Pyrus pyrifolia* N.) under variable weather conditions. *Korean Journal of Apiculture*. <https://doi.org/10.17519/apiculture.2016.09.31.3.247>.
- Lievano, A., R. Ospina, and G. Nates. 1991. Distribución altitudinal del género *Bombus* en Colombia (Hymenoptera: Apidae). *Trianea* 4(1):541-550.
- Lobatón, J. D., J. R. Cure, and M. T. Almanza. 2012. Fenología y Oferta Floral de Trébol Rojo *Trifolium pratense* (Fabales: Fabaceae) en Praderas de Kikuyo *Penisetum clandestinum* (Poales: Poaceae), como Fuente Alimento para *Bombus atratus* (Hymenoptera, Apoidea) en Cajicá, Colombia. *Revista Facultad de Ciencias Básicas* 8(1):18-27.
- Nates-Parra, G., A. H. Parra, A. Rodríguez, P. Baquero, and D. Vélez. 2006. Abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) en ecosistemas urbanos: Estudio en la ciudad de Bogotá y sus alrededores. *Revista Colombiana de Entomología* 32(1): 77. <https://doi.org/10.25100/socolen.v32i1.9369>.
- Mahecha Vega, G. E. 1997. Fundamentos y metodología para la identificación de plantas. Proyecto Biopacífico, Ministerio de Medio Ambiente, PNUD. Bogotá Colombia.
- Malizia, A., C. Blundo, J. Carilla, O. A. Osinaga, F. Cuesta, A. Duque, et al. 2020. Elevation and latitude drives structure and tree species composition in Andean forests: Results from a large-scale plot network. *PloS ONE* 15(4):e0231553. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0231553>.
- Malucelli, T. S., F. R. Maia, and I. G. Varassin. 2018. Breeding system and pollination of *Pleroma trichopodum* DC.(Melastomataceae): a potential species for the restoration of Atlantic Forest in southern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 32:402-409. <https://doi.org/10.1590/0102-33062018abb0103>.
- Matos, E. S., and C. A. Garófalo. 1995. Observations on the development of queenless colonies of *Bombus atratus* (Hymenoptera, Apidae). *Journal of Apicultural Research* 34(4):177-185. <https://doi.org/10.1080/00218839.1995.11100903>.
- Michener, C. D. 2007. *The bees of the world*, 2nd ed. Johns Hopkins, Baltimore.
- Montoya-Pfeiffer, P. M., D. León-Bonilla, and G. Nates-Parra. 2014. Pollen catalog for *Apis mellifera* honey from coffee regions in the Sierra Nevada de Santa Marta, Magdalena, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 38(149):364-384. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.61>.
- Morandin, L. A., and C. Kremen. 2013. Hedgerow restoration promotes pollinator populations and exports native bees to adjacent fields. *Ecological Applications* 23(4):829-839. <https://doi.org/10.1890/12-1051.1>.
- Oregon, D., and G. Nates-Parra. 2014. Floral preference of *Melipona eburnea* Friese (Hymenoptera: Apidae) in a Colombian Andean region. *Neotropical Entomology* 43(1):53-60. <https://doi.org/10.1007/s13744-013-0172-y>.
- Osorno, E., and H. Osorno. 1938. Notas biológicas sobre algunas especies de *Bombus* de los alrededores de Bogotá, Colombia, Sur América. *Rev Entomol* 9:31-39.
- Pinilla-Gallego, M. S., and G. Nates-Parra. 2015. Visitantes florales y polinizadores en poblaciones silvestres de agraz (*Vaccinium meridionale*) del bosque andino colombiano. *Revista Colombiana de Entomología* 41(1):112-119.
- Preciado, A. P. 2000. La estructura ecológica principal de la Sabana de Bogotá. *Sociedad Geográfica de Colombia*. Martes del planetario, Bogotá. *InfTec* 1:1-37.
- Rangel-Ch, J. O. 2015. La biodiversidad de Colombia: significado y distribución regional. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 39(151):176-200. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.136>.
- Renner, S. S. 1989. A survey of reproductive biology in neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76:496-518. <https://doi.org/10.2307/2399497>.
- Riaño-Jiménez, D., M. Guerrero, P. Alarcón, and J. R. Cure. 2020. Effects of climate variability on queen production and pollen preferences of neotropical bumblebee *Bombus atratus* in a high Andean suburban condition. *Neotropical Entomology* 49(4):586-594. <https://doi.org/10.1007/s13744-019-00758-6>.
- Rodríguez, A., F. J. Chamorro, M. Henao, R. Ospina, G. Nates, and L. V. Calderón. 2018. Polinización por abejas en cultivos promisorios de Colombia: Agraz (*Vaccinium meridionale*), Chamba (*Campomanesia lineatifolia*) y Cholupa (*Passiflora maliformis*). Universidad Nacional de Colombia.
- Romero, E., C. P. Cruz, J. R. Cure, D. Riaño, S. Padilla, and M. Aguilar. 2013. Desarrollo de un escenario de campo para el estudio de especies nativas de abejorros (*Bombus* spp.) de los Andes colombianos (Hymenoptera: Apidae). *Revista Facultad De Ciencias Básicas* 9(2):200-211. <https://doi.org/10.18359/rfcb.346>.
- Rubio, D. 2012. Disponibilidad, uso y preferencia por los recursos florales en una comunidad de abejorros (Hymenoptera: Apidae: Bombus) en el páramo de Chingaza. Tesis de grado. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia.
- Sakagami, S. F., Y. Akahira, and R. Zucchi. 1967. Nest architecture and brood development in a neotropical bumblebee, *Bombus atratus*. *Insectes Sociaux* 14(4):389-413. <https://doi.org/10.1007/BF02223686>.
- Silva, C. I., P. L. O. Ballesteros, M. A. Palmero, S. G. Bauermann, A. C. P. Evaldt, and P. E. Oliveira. 2010. Catálogo polínico: Palinología aplicada em estudos de conservação de abelhas do gênero *Xylocopa* no Triângulo Mineiro. *Uberlândia: Edufu*.

- Silva, C. I., V. L. Imperatriz-Fonseca, M. Groppo, S. G. Bauermann, A. A. Saraiva, E. P. Queiroz, et al. 2014. Catálogo polínico das plantas usadas por abelhas no campus da USP de Ribeirão Preto. Ribeirão Preto: Holos. Pp. 153.
- Shubharani, R., P. Roopa, and V. Sivaram. 2013. Pollen morphology of selected bee forage plants. *Global Journal of Bio-Science and Biotechnology* 2(1):82-90.
- Stiles, F. G., A. Ayala, and M. Girón. 1992. Polinización de las flores de *Brachyotum* (Melastomataceae) por dos especies de *Diglossa* (Emberizidae). *Caldasia* 17(180):47-54.
- Szanyi, S., A. Kovács-Hostyánszki, Z. S. Varga, and A. Nagy. 2020. Flower visiting preferences of bumblebees (Apidae: *Bombus* spp.) in grasslands of the Velyka Dobron' Game Reserve (Transcarpathia, Ukraine). *North-Western Journal of Zoology* 16(1):21-28.
- Tellería, M. C. 1998. Palynological analysis of food reserves found in a nest of *Bombus atratus* (Hym. Apidae) 37(2): 125-127. <https://doi.org/10.1080/00173139809362655>.
- Velthuis, H., and A. van Doorn. 2006. A century of advances in bumblebee domestication and the economic and environmental aspects of its commercialization for pollination. *Apidologie*, Springer Verlag 37(4):421-451. <https://doi.org/10.1051/apido:2006019>.
- Westerkamp, C. 1997. Keel blossoms: bee flowers with adaptations against bees. *Flora* 192(2):125-132. [https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)30767-3](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30767-3).
- Woodard, S. H., and S. Jha. 2017. Wild bee nutritional ecology: predicting pollinator population dynamics, movement, and services from floral resources. *Current Opinion in Insect Science* 21:83-90. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.05.011>.