



**UNIVERSIDAD METROPOLITANA DE CIENCIAS DE LA EDUCACIÓN
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS
INSTITUTO DE ENTOMOLOGÍA**



Tesis: “Evaluación de la actividad y eficiencia de *Apis mellifera* como polinizador de Zapallo Camote (*Cucurbita maxima* var. *Paine*)”

TESIS PARA OPTAR AL GRADO DE MAGÍSTER EN CIENCIAS CON MENCIÓN EN ENTOMOLOGÍA

Por:

Melany Patricia Rodríguez Bustamante

Director/a de Tesis

Luis Antonio Flores Prado

Co-Director/a de Tesis

Antonio Andrés Rivera Hutinel

SANTIAGO – CHILE

Julio 2026

**INSTITUTO DE ENTOMOLOGÍA UMCE
INFORME DE APROBACIÓN
TESIS DE MAGÍSTER**

Se informa al Instituto de Entomología que la Tesis de Magíster presentada por el candidato,

Melany Patricia Rodríguez Bustamante

**Ha sido aprobada por la comisión de evaluación de la tesis como requisito para optar al Grado
de Magíster en Ciencias con Mención en Entomología en el examen de Defensa de Tesis
rendiendo el día 21 de mes julio del año 2026**

Director de Tesis:

Luis Antonio Flores Prado

Calificación:

Firma:

Comisión evaluadora de Tesis:

Patricia Edith Estrada Mancilla

Calificación:

Firma:

Maureen Murua Ibarra

Calificación:

Firma:



UNIVERSIDAD METROPOLITANA DE CIENCIAS DE LA EDUCACION
SISTEMA DE BIBLIOTECAS – DIRECCION DE INVESTIGACION

IDENTIFICACIÓN DE TESIS/INVESTIGACIÓN

Título de la tesis: Melany Patricia Rodríguez Bustamante

Fecha: 27 diciembre 2024

Facultad: Ciencias Básicas

Departamento: Instituto de Entomología.

Programa: Magíster en Ciencias con Mención en Entomología. Grado: Magíster en Ciencias con Mención en Entomología.

Profesor Director de Tesis: Luis Antonio Flores Prado

Profesor Co-Director de Tesis: Antonio Andrés Rivera Hutinel

AUTORIZACIÓN

Se autoriza la reproducción total o parcial de este trabajo de investigación para fines académicos por cualquier medio o procedimiento, siempre que se haga la referencia bibliográfica que acredite el presente trabajo y sus autores/as, y a su vez el alojamiento de éstos en el repositorio institucional SIBUMCE del sistema de bibliotecas UMCE.

Melany Patricia Rodríguez Bustamante

Santiago de Chile, 15 diciembre 2025

DEDICATORIA

“Hay una grieta en todo, así es como entra la luz”. - Leonard Cohen.

Este trabajo está dedicado:

A mí, a mi proceso personal; porque nunca es tarde para reinventarse, reconstruirse y reconocerse.

A mis padres, Ma. Estela y Patricio; Gracias por mostrarme que el trabajo constante es la base de todo logro y la perseverancia el motor de la vida; por enseñarme que los sueños se construyen paso a paso y por darme las herramientas necesarias para edificar los míos.

A mis hermanos, Katty y Fabio; por su paciencia, sostén y amor incondicional. Gracias por ser parte de los cimientos de lo que soy; atesoro cada momento compartido.

A mi abuelita, Ma. Soledad; por heredarme tu voluntad inquebrantable, con la cual desafiaste a la vida; por ser una mujer fuerte, fuera de su tiempo, mi guía y la luz que siempre ilumina mi camino.

A Andrés, por su amor, su complemento y su paciencia; porque hemos construido un vínculo sólido a través del tiempo y, a pesar de los momentos más oscuros, hemos permanecido unidos; especialmente tú para mí, ayudándome a sanar un poco cada día.

A esos amigos que perduran en el tiempo, son parte de los momentos que atesoro, su presencia ha sido el equilibrio que necesito en los momentos de mayor carga, por quedarse y por ser parte de mi historia. Gracias por el cariño, las risas y la contención.

Camila, Renato, Eli, Angela, Jorge, Edison, Hernán, Arlete, Sergio, Bianca, Sebastián, Fran, Matías, Milena, Madeline.

¡A todos, gracias!

AGRADECIMIENTOS

Agradezco, al Instituto de Entomología de la Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación y a su cuerpo docente, por la calidad humana, la sólida formación académica entregada a lo largo del programa, el acompañamiento que contribuyeron de manera decisiva a mi desarrollo.

A la Dirección de Investigación y Postgrado de la UMCE, por el otorgamiento de la beca de arancel, apoyo fundamental que me ha permitido la realización de este programa.

A mi empleador Asagrin Capacita, por promover y potenciar mi formación continua, por confiar en mis capacidades y por entregarme las facilidades necesarias para seguir creciendo profesionalmente. Su apoyo ha sido esencial para compatibilizar el estudio y la vida laboral.

A Javier Núñez, profesor de pregrado de agronomía y colega, por su constante motivación, apoyo y preocupación permanente durante este proceso formativo.

Al agricultor Sandro Sepúlveda, por facilitar su predio para la ejecución del ensayo de campo, por su disposición y colaboración, las cuales permitieron llevar a cabo el trabajo experimental en condiciones reales de producción.

Finalmente, agradezco profundamente a mis padres, no solo por su apoyo incondicional, sino también por su colaboración activa en el establecimiento de un ensayo preliminar, donde generé parte de las experiencias previas para probar la metodología, y que permitió la construcción progresiva de esta investigación.

ÍNDICE

1.	<u>RESUMEN.....</u>	<u>7</u>
2.	<u>INTRODUCCIÓN GENERAL.....</u>	<u>9</u>
3.	<u>CAPÍTULOS</u>	<u>11</u>
3.1.	RESUMEN.....	11
3.2.	ABSTRACT	12
3.3.	INTRODUCCIÓN	13
3.4.	OBJETIVOS	15
3.5.	HIPÓTESIS DE TRABAJO.....	16
3.6.	METODOLOGÍA	16
3.6.1.	ESTABLECIMIENTO EN CAMPO	16
3.6.2.	DESPLIEGUE FLORAL CULTIVO.....	17
3.6.3.	EFICIENCIA DE LA ACTIVIDAD <i>APIS MELLIFERA</i>	17
3.6.3.1.	Visita Única	17
3.6.3.2.	Visita grupal.....	18
3.6.4.	CUANTIFICACIÓN DE POLEN EN ESTIGMA	19
3.6.5.	ANÁLISIS DE DATOS	20
3.6.5.1.	Desarrollo de modelos funcionales.....	21
3.7.	RESULTADOS.....	21
3.7.1.	ACTIVIDAD INDIVIDUAL DE <i>A. MELLIFERA</i> EN RELACIÓN CON LA DENSIDAD FLORAL Y MICROCLIMA.....	21
3.7.1.1.	Duración de la visita individual	21
3.7.1.2.	Deposición de polen durante visitas individuales de <i>Apis mellifera</i>	22
3.7.2.	ACTIVIDAD GRUPAL DE <i>A. MELLIFERA</i> EN RELACIÓN CON LA DENSIDAD FLORAL Y MICROCLIMA	24
3.7.2.1.	Visitas por hora (Tasa de visita grupal).....	24
3.7.2.2.	Duración de las visitas grupales.....	26
3.7.2.3.	Deposición de polen durante visitas grupales de <i>Apis mellifera</i>	27
3.7.3.	ANÁLISIS DE VÍAS.....	31
3.7.4.	EFICIENCIA DE <i>A. MELLIFERA</i> EN LA POLINIZACIÓN DE ZAPALLO CAMOTE	34
3.7.4.1.	Desarrollo de modelos funcionales.....	34
3.7.4.2.	Modelo lineal	34
3.7.4.3.	Modelo asintótico	35
3.7.4.4.	Modelo exponencial.....	36
3.7.4.5.	Comparación de modelos.....	37
3.7.4.6.	Eficiencia de polinización de <i>A. mellifera</i> : valor esperado vs observado.....	37
3.8.	DISCUSIÓN	39
3.8.1.	COHERENCIA ENTRE EL ANÁLISIS DE VISITA ÚNICA Y VISITA GRUPAL.....	40
3.8.2.	CONEXIÓN ENTRE DURACIÓN DE LA VISITA, TASA DE VISITAS Y DEPOSICIÓN DE POLEN.....	45
3.8.3.	INFLUENCIA DEL ESTADO FENOLÓGICO DEL CULTIVO.....	47
3.8.4.	COMPARACIÓN VISITA OBSERVADA VS VISITA PROYECTADA ENTRE MODELOS	47
3.8.5.	DIFERENCIAS ENTRE <i>APIS MELLIFERA</i> Y <i>BOMBUS TERRESTRIS</i>	49
3.9.	REFERENCIAS.....	52
3.9.1.	AGRADECIMIENTOS.....	59
4.	<u>CONCLUSIONES.....</u>	<u>59</u>

1. RESUMEN.

La polinización entomófila constituye uno de los servicios ecosistémicos más relevantes para la producción agrícola mundial. En Chile, el zapallo camote (*Cucurbita maxima* var. Paine) es un cultivo hortícola de alta dependencia de polinizadores, donde *Apis mellifera* representa el principal visitante floral. Sin embargo, la relación entre la actividad de forrajeo de esta especie, las condiciones microclimáticas y florales del cultivo, y su eficiencia real como polinizador no ha sido suficientemente caracterizada a escala local. La presente tesis abordó esta problemática mediante el análisis integrado de la actividad y eficiencia de *A. mellifera* en un cultivo comercial de zapallo camote ubicado en la localidad de Chada, comuna de Paine, Región Metropolitana, durante la temporada 2024-2025.

Se evaluaron ensayos de visita única y visitas grupales a flores pistiladas, registrando la duración y frecuencia de las visitas, la densidad de flores estaminadas y variables microclimáticas a escala de flor y ambiente. La eficiencia de polinización se estimó a partir de la deposición de granos de polen por cm² en el estigma, cuantificada mediante procesamiento digital de imágenes con el software ImageJ. Los datos fueron analizados mediante modelos lineales generalizados, modelos funcionales no lineales alternativos y análisis de vías.

Los resultados mostraron que la actividad de *A. mellifera* respondió de manera diferencial según la escala de observación. En visitas individuales, la duración de la visita y las condiciones microclimáticas de la flor fueron los principales predictores de la deposición de polen, con un patrón horario no lineal caracterizado por un pico de deposición a las 11:00 horas. En visitas grupales, la tasa de visitas por hora fue el predictor más relevante, modulada negativamente por la densidad floral. El modelo lineal presentó el mejor ajuste a los datos (AIC = 539.82; $R^2_{McFadden} = 0.661$), mientras que la comparación entre valores observados en visitas únicas y los proyectados por el modelo grupal reveló un patrón predominantemente subaditivo, en que la eficiencia por visita individual fue inferior a la proyectada en la mayoría de los bloques horarios, con excepción de las

11:00 horas, período de máxima receptividad estigmática, donde la interacción fue de tipo aditivo. El análisis de vías confirmó la robustez de los mapas de relaciones entre variables en ambos tipos de ensayo. La presencia ocasional de *Bombus terrestris* como visitante floral incrementó significativamente la deposición de polen (3.2 veces mayor a la de *A. mellifera*; Wilcoxon $p = 0.007$), evidenciando complementariedad funcional entre especies y sugiriendo que estrategias de manejo que incorporen diversidad de polinizadores podrían optimizar el servicio de polinización en este cultivo.

Se concluye que la eficiencia de polinización del zapallo camote no depende exclusivamente del número de visitas florales de *Apis mellifera*, sino que está estrechamente determinada por la interacción entre el microambiente floral, la dinámica colectiva de forrajeo y la composición del ensamblaje de polinizadores. Estos resultados entregan bases científicas para el manejo eficiente de polinizadores en sistemas hortícolas dependientes de insectos en Chile central.

2. INTRODUCCIÓN GENERAL

La polinización mediada por insectos constituye uno de los servicios ecosistémicos más relevantes para el funcionamiento de los ecosistemas naturales y la producción agrícola, al permitir la reproducción de una amplia diversidad de especies vegetales y contribuir directamente al rendimiento y calidad de numerosos cultivos de importancia alimentaria (Hoehn et al., 2008; Vieli & Barahona, 2023). A nivel global, una proporción significativa de los cultivos agrícolas presenta algún grado de dependencia a los polinizadores (Klein et al., 2007; Garibaldi et al., 2013), lo que sitúa a la polinización como un proceso clave para la seguridad alimentaria, la estabilidad productiva y la sostenibilidad de los agroecosistemas.

En los sistemas agrícolas, la eficiencia del servicio de polinización no depende únicamente de la presencia de polinizadores, sino también de su actividad de forrajeo, la cual puede verse fuertemente influida por factores ambientales y biológicos a distintas escalas. En particular, variables microclimáticas como la temperatura, la humedad relativa y la radiación solar han sido ampliamente reconocidas como determinantes del comportamiento de los polinizadores, afectando tanto la frecuencia de visitas florales como la duración de éstas (Valdés, 2002; Clarke & Robert, 2018). Estudios recientes han mostrado que una proporción considerable de la variación en la actividad de forrajeo de *Apis mellifera* puede explicarse a partir de condiciones climáticas locales, lo que incluso ha permitido el desarrollo de modelos predictivos relacionados con su actividad (Clarke & Robert, 2018).

Apis mellifera es reconocida como el principal polinizador domesticado a nivel mundial y cumple un rol central en la polinización de numerosos cultivos agrícolas. En Chile, el 54,3% de los cultivos presenta una alta dependencia de los polinizadores, mientras que un 5,4%, entre ellos kiwi, sandía, melón y zapallo, depende de manera esencial de la polinización entomófila (Viel & Barahona, 2023). Dentro de este grupo, el zapallo camote (*Cucurbita maxima* var. *paine*) constituye una hortaliza de relevancia productiva a nivel nacional. Según el Instituto Nacional de Estadísticas, durante el año 2024 se establecieron aproximadamente 4.280 hectáreas de este cultivo, posicionándolo entre los principales cultivos hortícolas del país (INE, 2024).

El zapallo camote pertenece a la familia Cucurbitaceae y presenta un sistema reproductivo monoico, en el cual las flores estaminadas y pistiladas se desarrollan en la misma planta. La floración es de corta duración y las flores pistiladas permanecen receptivas durante un único día, lo que hace que

la polinización dependa exclusivamente de la actividad de los insectos polinizadores durante una ventana temporal limitada (Krarup & Konar, 1998; Knapp & Osborne, 2019). En este contexto, la eficiencia de la polinización resulta especialmente sensible a variaciones en la actividad de los polinizadores y en las condiciones ambientales que rodean a la flor.

Diversos estudios han relacionado la riqueza de polinizadores y el número de grupos funcionales con el éxito reproductivo de los cultivos (Garibaldi et al. 2013; Hoehn et al., 2008; Ricketts et al. 2008). A nivel nacional, Vieli y Barahona (2023) señalan que *A. mellifera* constituye el principal polinizador en una amplia variedad de cultivos agrícolas en Chile, destacando su dominancia en frecuencia de visitas florales en sistemas hortícolas dependientes de insectos polinizadores. Sin embargo, aunque la frecuencia de visitas ha sido ampliamente utilizada como indicador del servicio de polinización, esta medida no siempre refleja adecuadamente la eficiencia del proceso, la cual depende también de la calidad de la visita, expresada en términos de deposición efectiva de polen en el estigma (Harder & Thomson, 1989; Garibaldi et al., 2013).

En este sentido, persisten vacíos de conocimiento respecto a qué factores influyen sobre la actividad de *Apis mellifera* a escala de flor, como la densidad floral y el microclima, y cómo estas variaciones modifican su eficiencia de polinización tanto a nivel individual como grupal. Asimismo, resulta relevante evaluar si la eficiencia observada en visitas individuales es consistente con la eficiencia estimada a partir del comportamiento grupal y qué tipo de interacción se produce entre ambas escalas de análisis, permitiendo una comprensión más integrada del proceso de polinización.

En este contexto, la presente tesis analiza la actividad de *Apis mellifera* en relación con la densidad floral y el microclima floral, y su vínculo con la eficiencia de polinización del zapallo camote (*Cucurbita maxima* var. *paine*). A través de un enfoque observacional y analítico, el estudio busca contribuir a una comprensión integrada del proceso de polinización en sistemas hortícolas altamente dependientes de insectos polinizadores, aportando antecedentes relevantes para la evaluación ecológica y el manejo de *A. mellifera* como polinizador en agroecosistemas de Chile central.

3. CAPÍTULOS

3.1. Resumen

La eficiencia de polinización en cultivos entomófilos depende no solo de la abundancia de polinizadores sino también de la calidad de las visitas florales y del contexto ambiental en que estas ocurren. En *Cucurbita maxima* var. *paine*, cultivo con alta dependencia de polinizadores entomófilos, *A. mellifera* constituye el principal visitante floral; sin embargo, los factores microclimáticos y biológicos que modulan su eficiencia a escala de flor han sido escasamente caracterizados. En este estudio se evaluó la actividad de *A. mellifera* mediante ensayos de visita única ($n = 25$) y visitas grupales ($n = 19$) en un cultivo comercial de zapallo camote ubicado en Chada, Paine, Región Metropolitana, durante la temporada 2024. Se registraron la duración y frecuencia de las visitas, la densidad de flores estaminadas y variables microclimáticas a escala de flor. La eficiencia de polinización se estimó a partir de la deposición de granos de polen por cm^2 en el estigma, cuantificada mediante análisis digital de imágenes. Los datos fueron analizados mediante modelos lineales generalizados, modelos funcionales alternativos y análisis de vías.

En visitas individuales, la duración de la visita fue el principal predictor de la deposición de polen ($\chi^2(1) = 71.54$, $p < 2.2 \times 10^{-16}$), con un patrón horario no lineal y pico de deposición a las 11:00 horas. En visitas grupales, la tasa de visitas por hora fue el predictor dominante ($\chi^2(1) = 342.28$, $p < 2.2 \times 10^{-16}$), modulada negativamente por la densidad floral en ambos tipos de ensayo. El GLM presentó el mejor ajuste a los datos grupales ($\text{AIC} = 539.82$, $R^2_{\text{McFadden}} = 0.661$). La comparación entre valores observados en visitas únicas y proyectados por el modelo grupal reveló un patrón predominantemente subaditivo, donde la eficiencia por visita individual fue inferior a la proyectada en la mayoría de los bloques horarios; sin embargo, a las 11:00 horas —período de máxima receptividad estigmática— la interacción fue de tipo aditivo. La presencia de *Bombus terrestris* incrementó la deposición de polen en 3.2 veces respecto a flores visitadas exclusivamente por *A. mellifera* (Wilcoxon $W = 11$, $p = 0.007$).

Se concluye que la eficiencia de polinización del zapallo camote está determinada por la interacción entre el microambiente floral, la dinámica de forrajeo de *A. mellifera* y la composición del ensamblaje de polinizadores, más que por la frecuencia de visitas de forma aislada.

- Palabras Claves

Apis mellifera , eficiencia polinización, polen, actividad forrajeo, visitas florales, respuesta funcional, Zapallo camote (*Cucurbita maxima* var. *paine*)

3.2. Abstract

Pollination efficiency in entomophilous crops depends not only on pollinator abundance but also on the quality of floral visits and the environmental context in which they occur. In *Cucurbita maxima* var. Paine, a crop with high dependence on entomophilous pollinators, *A. mellifera* constitutes the main floral visitor; however, the microclimatic and biological factors that modulate its efficiency at the flower scale have been poorly characterized. This study evaluated the activity of *A. mellifera* through single-visit trials ($n = 25$) and group-visit trials ($n = 19$) in a commercial zapallo camote crop located in Chada, Paine, Metropolitan Region, during the 2024 season. Visit duration and frequency, staminate flower density, and microclimatic variables at the flower scale were recorded. Pollination efficiency was estimated from pollen grain deposition per cm^2 on the stigma, quantified through digital image analysis. Data were analyzed using generalized linear models, alternative functional models, and path analysis.

In single visits, visit duration was the main predictor of pollen deposition ($\chi^2(1) = 71.54$, $p < 2.2 \times 10^{-16}$), with a nonlinear hourly pattern and a peak deposition at 11:00 hours. In group visits, the visit rate per hour was the dominant predictor ($\chi^2(1) = 342.28$, $p < 2.2 \times 10^{-16}$), negatively modulated by floral density in both trial types. The generalized linear model presented the best fit to the group visit data (AIC = 539.82, McFadden $R^2 = 0.661$). The comparison between observed values in single visits and values projected by functional models revealed a pattern of antagonism in per-visit efficiency within a group context. The presence of *Bombus terrestris* increased pollen deposition 3.2-fold relative to flowers visited exclusively by *A. mellifera* (Wilcoxon $W = 11$, $p = 0.007$).

It is concluded that the pollination efficiency of zapallo camote is determined by the interaction among the floral microenvironment, the foraging dynamics of *A. mellifera*, and the composition of the pollinator assemblage, rather than by visit frequency in isolation.

Keywords *Apis mellifera*, pollination efficiency, pollen, foraging activity, floral visits, functional response, zapallo camote (*Cucurbita maxima* var. *paine*)

3.3. Introducción

Los insectos polinizadores proporcionan un servicio ecosistémico esencial tanto en sistemas naturales como agrícolas, siendo responsables de una proporción significativa de la reproducción vegetal y de la producción de alimentos a nivel mundial (Klein et al., 2007; Garibaldi et al., 2013). Entre ellos, *Apis mellifera* es el polinizador domesticado más utilizado a escala global debido a su alta abundancia, facilidad de manejo y amplio rango de cultivos visitados. Sin embargo, su actividad de forrajeo no es constante y se ve fuertemente influida por las condiciones ambientales que rodean a la flor (Free, 1993; Willmer, 2011).

Diversos estudios han demostrado que variables climáticas como la temperatura, la humedad relativa, la radiación solar y el viento influyen directamente en la selección floral y en la intensidad del forrajeo de *A. mellifera* (Valdés, 2002; Willmer & Stone, 2004). En huertos de palto, por ejemplo, se ha evidenciado que la temperatura y la radiación solar son determinantes en la decisión de las abejas respecto de qué flores visitar, afectando tanto la frecuencia como la duración de las visitas (Valdés, 2002). De manera consistente, Clarke & Robert (2018) determinaron que hasta el 78 % de la variación en la actividad de *A. mellifera* puede explicarse por cambios en la temperatura y la radiación solar, destacando el potencial de estas variables para la construcción de modelos predictivos de forrajeo.

La relevancia de estos factores ambientales adquiere mayor importancia si se considera que, aproximadamente, el 54,3 % de los cultivos agrícolas presenta una alta dependencia de insectos polinizadores y que un 5,4 % —incluyendo cultivos como kiwi, sandía, melón y zapallo— depende de manera obligada de estos organismos para su producción (Vieli & Barahona, 2023). Dentro de este grupo, el zapallo camote (*Cucurbita maxima* Duch. var. *Paine*) constituye un cultivo hortícola de importancia económica a nivel nacional. Según el Instituto Nacional de Estadísticas (INE 2024), durante el año 2024 se establecieron 4.280 ha de este cultivo, posicionándolo como el quinto cultivo hortícola más relevante del país.

El zapallo camote pertenece a la familia *Cucurbitaceae* y presenta un sistema reproductivo monoico, con flores femeninas y masculinas que abren durante un único día. Esta breve ventana de antesis implica que la polinización debe ocurrir en un período limitado, haciendo que el cultivo dependa exclusivamente de insectos polinizadores para lograr una fecundación exitosa (Krarup & Konar, 1998; Knapp & Osborne, 2019). En este contexto, evaluar la actividad de *Apis mellifera* y su eficiencia como polinizador resulta fundamental para comprender su contribución real al proceso reproductivo de este cultivo. La eficiencia de polinización se define como la capacidad de un visitante floral para depositar granos de polen viables en el estigma por unidad de visita, distinguiéndose de la sola frecuencia de visitas al incorporar la calidad del proceso de transferencia polínica (Harder & Thomson, 1989; Garibaldi et al., 2013). Así, un polinizador puede presentar alta frecuencia de visita sin ser necesariamente eficiente, si la cantidad de polen depositado es baja.

Un factor adicional que condiciona la eficiencia de los polinizadores es la fenología floral del cultivo, entendida como el conjunto de eventos temporales de apertura, receptividad y senescencia de la flor, los cuales están estrechamente ligados a las condiciones ambientales bajo las que se desarrolla la planta (Free, 1993; Willmer, 2011). En el caso del zapallo camote, la sincronía entre la apertura floral y la actividad de los polinizadores resulta determinante, ya que tanto la temperatura como la radiación solar no solo modulan el comportamiento de forrajeo de *A. mellifera*, sino que también influyen en el momento y la duración de la receptividad floral (Valdés, 2002; Nepi & Pacini, 1993).

La densidad floral, entendida como la cantidad de flores estaminadas y pistiladas disponibles simultáneamente en el cultivo, constituye otro factor que puede modular la actividad de forrajeo de *A. mellifera*. Una mayor oferta floral incrementa las opciones de recompensa para el polinizador, pudiendo diluir su actividad entre múltiples flores y reducir la frecuencia de visita por flor individual, mientras que una menor densidad floral puede concentrar las visitas en las flores disponibles (Free, 1993; Willmer, 2011). En zapallo camote, dado que la proporción de flores estaminadas y pistiladas varía a lo largo del período de floración, la densidad floral representa un escenario relevante para comprender los patrones de visita de *A. mellifera* y su efecto sobre la eficiencia de polinización.

La diversidad de polinizadores en zapallo camote han sido tradicionalmente relacionadas con el éxito de la polinización y el rendimiento del cultivo en otras partes del planeta (Hoehn et al., 2008). En

Chile, sin embargo, Donoso y Murúa (2021) describen a *A. mellifera* como el principal visitante floral del cultivo, registrando tasas de visita de entre 0.56 y 1.07 visitas·flor⁻¹·hora⁻¹ y relacionando su actividad con el peso de los frutos y el número de semillas. No obstante, pese a esta evidencia, aún existe un vacío de información respecto de la eficiencia individual de las visitas y de la contribución conjunta de múltiples visitas de *A. mellifera* bajo distintas condiciones microclimáticas.

En este estudio se evaluó el efecto de las condiciones climáticas que influyen en la actividad de *Apis mellifera* y su relación con la eficiencia de polinización individual y grupal en el cultivo de zapallo camote. En particular, se analizó cómo variables microclimáticas asociadas a la flor femenina modulan la actividad de visita y cómo dicha actividad se traduce en una deposición efectiva de polen, con el fin de responder a la siguiente pregunta de investigación: ¿cómo influyen las condiciones climáticas y la densidad floral en la actividad de *Apis mellifera* como visitador floral del zapallo camote var. *Paine*, y de qué manera esta actividad afecta la eficiencia del proceso de polinización?

3.4. Objetivos

Objetivo General:

Analizar la actividad de *Apis mellifera* en relación con la densidad y microclima floral y su relación con la eficiencia de polinización del Zapallo Camote (*Cucurbita maxima* var. *Paine*)

Objetivos Específicos:

- 1) Evaluar si la densidad floral de Zapallo camote influye en la actividad de visitas de *A. mellifera* a sus flores.
- 2) Evaluar si la actividad de *A. mellifera* es afectada por la temperatura y luminosidad de las flores.
- 3) Comparar la eficiencia de *A. mellifera* en solitario y en conjunto en la polinización de Zapallo Camote.

3.5. Hipótesis de trabajo

H1: Las condiciones bióticas o abióticas presentes en la flor pistilada del cultivo de Zapallo Camote (*Cucurbita maxima* var. *Paine*) se asocian positivamente con la actividad realizada por *A. mellifera*.

En tal sentido, se espera que:

- A un mayor número de flores estaminadas, aumentará la cantidad y la duración de las visitas de *A. mellifera* a las flores pistiladas.
- La actividad de *A. mellifera* en las flores pistiladas incrementará con la temperatura y la luminosidad

H2: Una mayor actividad de *A. mellifera* en flores de zapallo camote (*Cucurbita maxima* var. *Paine*) debiese aumentar la deposición de polen en el estigma de las flores pistiladas. En tal sentido, se espera que:

- A mayor número de visitas y tiempo de permanencia de *A. mellifera* en flores de Zapallo camote, habrá un mayor número de granos de polen depositados en los estigmas.
- Si los individuos de *A. mellifera* no interactúan entre sí, la eficiencia per cápita observada en solitario será igual a la eficiencia estimada a partir de la actividad grupal.

3.6. Metodología

3.6.1. Establecimiento en campo

Para el desarrollo del ensayo se establecieron semillas de zapallo camote (*Cucurbita maxima* Duch. var. *Paine*), las cuales fueron sembradas en un huerto ubicado en la localidad de Chada (33°53'44.4"S 70°38'17.6"W, 428 msnm), comuna de Paine, región metropolitana (Chile), durante el mes de julio de 2024. El cultivo se estableció en una superficie de 2 ha, con una distancia de plantación de 2 m entre hileras y 1 m sobre la hilera, alcanzando una densidad aproximada de 5.000 plantas·ha⁻¹. Con el fin de adelantar y concentrar la floración, el cultivo fue manejado bajo túnel, iniciándose la floración durante el mes de octubre.

El muestreo se realizó a lo largo de 3 semanas, abarcando distintos momentos del período de floración del cultivo, específicamente en las fases inicial, intermedia (máxima) y final de floración. Las observaciones se efectuaron durante los días 12 de octubre de 2023 y 27 de octubre de 2023, lo que permitió evaluar la actividad de los polinizadores bajo distintas condiciones fenológicas y ambientales durante la floración del cultivo.

El riego se realizó mediante un sistema ~~de riego~~ tecnificado por goteo, utilizando cinta de 16 mm de diámetro, con goteros espaciados cada 40 cm y un caudal nominal de $0.8 \text{ L}\cdot\text{h}^{-1}$ por emisor. Para asegurar la disponibilidad de polinizadores durante el periodo de floración, el huerto fue manejado con la instalación de 20 colmenas de *Apis mellifera*. Adicionalmente, dado que *Bombus terrestris* puede visitar de forma espontánea las flores del cultivo y contribuir a la deposición de polen, se incorporó al análisis una variable que cuantificó el porcentaje de visitas realizadas por esta especie, con el fin de evaluar su influencia potencial sobre la deposición de polen en las flores femeninas.

3.6.2. Despliegue floral cultivo

Se contabilizó el número de flores estaminadas (flor masculina), ubicadas en un metro cuadrado, tomando como centro del cuadrante la flor pistilada (flor femenina) usada en el tratamiento de visita única y grupal, como una forma de evaluar si la oferta de flores estaminadas alrededor de la flor pistilada influye en las visitas de *Apis mellifera* a las flores.

3.6.3. Eficiencia de la actividad *Apis mellifera*

3.6.3.1. Visita Única

Se evaluó la eficiencia de *Apis mellifera* mediante ensayos de visita única (en adelante EVU) y su actividad a partir del tiempo de duración de las visitas en la producción de semillas de zapallo camote. Para los EVU, se aislaron 25 flores femeninas de zapallo antes de la antesis floral, mediante una bolsa de malla de 17 cm de ancho por 23 cm de largo. Cuando la flor se encontró en antesis, se descubrieron las flores pistiladas de forma individual y escalonada a lo largo de la floración, para que la flor fuese polinizada por una visita individual de *Apis mellifera*. Con el fin de distribuir las flores de

zapallo camote para que sean visitadas por *Apis mellifera* a lo largo de todo el rango horario de mayor actividad, siendo este de 9 y 13 horas, se realizaron EVUs a 5 flores cada una hora desde las 9 am hasta las 13 pm, dando un total de 5 bloques horarios.

Se consideró como visita floral cuando *Apis mellifera* ingresó a la flor y mantuvo contacto de su cuerpo y/o patas con el estigma. Además, se registró el tiempo de duración de la visita (desde que *Apis mellifera* ingresó a la flor e hizo contacto de su cuerpo o patas con el estigma, hasta que hizo abandono de la flor). Luego de la visita de *Apis mellifera*, el estigma floral fue extraído según la metodología descrita por Ramello (2021). Para ello se cortó el estigma desde su base y fue almacenado en una bolsa plástica con cierre hermético de 5 x 7 cm con alcohol al 70%, con una etiqueta detallando fecha, hora y planta. Las muestras obtenidas fueron refrigeradas inmediatamente en una nevera portátil provista con bolsas de gel refrigerante para evitar el deterioro de los pistilos. Se trasladaron las muestras del campo al laboratorio, para finalmente ser procesadas y se cuantificó la deposición de polen en los estigmas.

En cada visita se registró la temperatura, humedad relativa y luminosidad a la que se encontraba expuesta la flor, mediante mediciones puntuales tomadas de manera simultánea a la visita del polinizador. Para ello, el sensor correspondiente (termómetro, higrómetro o luxómetro, según la variable) se posicionó a pocos centímetros de la flor, orientado directamente hacia esta, con el fin de capturar las condiciones microclimáticas inmediatas percibidas por *A. mellifera* durante el forrajeo, y no las condiciones generales del sitio de muestreo. Esta aproximación se justifica considerando que estas variables agroclimáticas son las que más inciden en la actividad de *A. mellifera* (Caselles et al., 2019).

3.6.3.2. Visita grupal

Se evaluó la relación entre las visitas sucesivas de individuos de *Apis mellifera* a una flor pistilada de zapallo camote y el número de granos de polen depositados. Para ello se aislaron 19 flores femeninas de zapallo camote, previo a la antesis, mediante el uso de una bolsa de malla de 17 cm de ancho por 23 cm de largo. Al momento de la antesis las flores fueron descubiertas por un rango de 3 horas

entre las 10 y 13 horas del día. Mientras estuvieron descubiertas las flores, las visitas de *Apis mellifera* fueron registradas mediante cámara de video. Posteriormente se contabilizó el número de individuos de *Apis mellifera* que visitaron la flor femenina de zapallo y el tiempo efectivo de permanencia en cada visita. En el análisis se calculó la tasa de visita por hora de *Apis mellifera* como el número de individuos de *Apis mellifera* que llegaron a las flores durante la grabación, dividido por el tiempo de grabación. Además, se registró la temperatura, humedad y luminosidad a la cual se encontró la flor pistilada y el ambiente, mediante la utilización de un termómetro, higrómetro y luxómetro respectivamente. Al finalizar las 3 horas de visita, el estigma floral fue extraído según la metodología descrita por Ramello (2021), cortando el estigma desde su base para ser almacenado en una bolsa plástica con cierre hermético de 5 x 7 cm y alcohol al 70%, junto a su etiqueta detallando fecha, hora y planta. Las muestras obtenidas fueron refrigeradas inmediatamente en una nevera portátil provista con bolsas de gel refrigerantes para conservar las muestras, obtenidas a fin de evitar el deterioro de los pistilos. Se trasladaron las muestras al laboratorio, para finalmente ser procesadas y cuantificar la deposición de polen en los estigmas. La deposición de granos de polen por cm² en flores de zapallo camote durante visitas de *Apis mellifera*, fue analizada mediante un GLM con distribución de Poisson, considerando como variables explicativas la tasa de visitas por hora, la densidad floral, la presencia de *Bombus terrestris*, variables microclimáticas y el estado de floración del cultivo.

3.6.4. Cuantificación de polen en estigma

Las muestras de estigmas de los tratamientos de visita única y visita grupal fueron teñidos mediante azul de metileno con fucsina acida para visualizar correctamente la presencia de granos de polen. Para la tinción del material, los estigmas fueron llevados a placa Petri, donde se adicionaron cinco gotas directamente sobre el estigma dejando que actúe la tinción durante un minuto. Transcurrido el tiempo, se retiró el exceso de tinción con agua destilada y se procedió a realizar el recuento total de granos de polen bajo lupa estereoscópica (Leica S9i, Leica Microsystems, Wetzlar, Alemania). Los estigmas fueron fotografiados y se midió su superficie total. La cuantificación de granos de polen por cm² se realizó utilizando el software ImageJ (Schneider et al., 2012), mediante el procesamiento digital de las imágenes obtenidas y calibrando las fotografías según el aumento de la lupa utilizado y

la resolución de la foto. Los granos de polen de zapallo camote pueden ser vistos bajo lupa sin requerir el uso de microscopio óptico (obs. pers.).

3.6.5. Análisis de datos

Los datos fueron analizados mediante modelos lineales generalizados (GLM), lo que permite modelar de manera apropiada variables respuesta que siguen distribuciones no normales, incorporando al mismo tiempo la influencia conjunta de múltiples factores ambientales y biológicos sobre la actividad de visita de *A. mellifera* (Dobson & Barnett, 2018; Bolker et al., 2009).

Para el ensayo de visita única, la variable respuesta correspondió al número de granos de polen depositados por cm² en el estigma, modelada en función de la densidad de flores estaminadas presentes en un radio de 1 m alrededor de la flor pistilada, las condiciones microclimáticas registradas durante la visita (temperatura, humedad relativa y luminosidad), el porcentaje de visitas realizadas por *Bombus terrestris* y el estado fenológico de la floración del cultivo. Si bien la proporción de visitas de *B. terrestris* fue baja en comparación con *A. mellifera*, esta variable se incorporó como covariable de control, con el fin de descartar su posible efecto confundente sobre la deposición de polen y aislar así el efecto específico de la actividad de *A. mellifera*.

Para el ensayo de visita grupal, la deposición de granos de polen por cm² fue analizada mediante un GLM con distribución de Poisson, considerando como variables explicativas la tasa de visitas por hora, la densidad floral, la presencia de *B. terrestris*, las variables microclimáticas y el estado de floración del cultivo. En ambos casos, aquellas variables que no presentaron significancia estadística fueron excluidas del análisis, considerándose en el modelo final solo aquellas que se relacionaron significativamente con la variable respuesta.

Con el fin de evaluar la robustez de las relaciones entre variables, se realizó adicionalmente un análisis de vías para cada tipo de ensayo utilizando el paquete lavaan en R (Rosseel, 2012), lo que permitió cuantificar simultáneamente los efectos directos e indirectos de cada variable sobre la

deposición de polen, evaluando además el ajuste global del modelo propuesto a los datos observados.

Para el procesamiento de los datos, estos fueron ordenados y registrados en una planilla Microsoft Excel 2025 Versión 16.100.3 (Microsoft Corporation, 2025). Posteriormente, el análisis se realizó mediante el software RStudio versión 2025.05.1 (Posit Team, 2025). Para el análisis de ecuaciones estructurales y modelamiento de vías se empleó el paquete lavaan (Rosseel, 2012), mientras que la visualización de efectos parciales y el análisis de modelos se realizaron con los paquetes effects y car (Fox & Weisberg, 2019). Procedimientos estadísticos adicionales se implementaron mediante el paquete MASS (Venables & Ripley, 2002). La generación de gráficos se realizó utilizando funciones base del sistema gráfico de R.

3.6.5.1. Desarrollo de modelos funcionales

Con el fin de describir la relación entre número de visitas por hora de *Apis mellifera* y la deposición de polen por cm² en flores de zapallo camote, se evaluaron distintos modelos funcionales que representan diferentes formas de relación entre estas variables. Específicamente, se comparó un GLM con distribución Poisson, un modelo asintótico tipo Michaelis-Menten y un modelo exponencial, utilizando como criterio de selección el Criterio de Información de Akaike (AIC). Los tres modelos incorporaron como covariables la densidad floral, la luminosidad, la presencia de *Bombus terrestris* y el estado fenológico del cultivo, manteniendo estas variables como covariables del modelo ya que resultaron seleccionadas en la etapa previa. El modelo con menor AIC fue considerado el más parsimonioso y adecuado para describir la relación funcional entre la tasa de visitas y la deposición de polen.

3.7. Resultados

3.7.1. Actividad individual de *A. mellifera* en relación con la densidad floral y microclima

3.7.1.1. Duración de la visita individual

La duración de las visitas individuales de *Apis mellifera* a las flores de zapallo camote mostró una relación significativa con la luminosidad ambiental registrada durante el período de observación

($\chi^2(1) = 10.45$, $p = 0.001$). El modelo ajustado indicó un efecto negativo de la luminosidad sobre el tiempo de permanencia de las abejas en las flores, evidenciándose una disminución progresiva en la duración de la visita a medida que aumentaron los niveles de iluminación.

Los valores predichos por el modelo muestran que, bajo condiciones de menor luminosidad ambiental, las visitas presentaron una mayor duración promedio, mientras que en condiciones de mayor luminosidad se registraron tiempos de visita más cortos. Esta tendencia se observa de manera consistente a lo largo del gradiente de luminosidad evaluado, según lo representado en los efectos parciales del modelo (ver Figura 1).

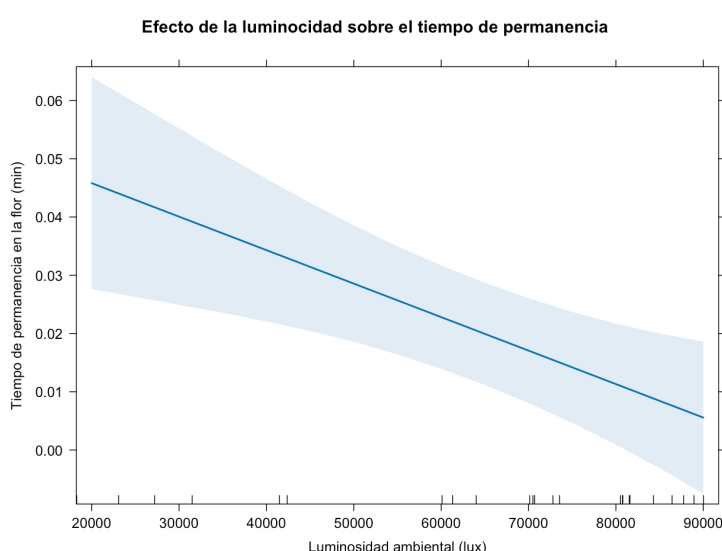


Figura 1. Efecto de la luminosidad ambiental sobre la duración de la visita individual de *Apis mellifera*

3.7.1.2. Deposición de polen durante visitas individuales de *Apis mellifera*

La deposición de polen por cm^2 durante visitas individuales de *Apis mellifera* presentó variaciones significativas en función de la actividad de visita, la densidad floral, las condiciones microclimáticas de la flor y el estado de floración del cultivo.

El tiempo de permanencia de la abeja en la flor tuvo un efecto positivo y altamente significativo ($\chi^2(1) = 71.54$, $p < 2.2 \times 10^{-16}$) sobre la cantidad de polen depositado, registrándose un aumento progresivo en los granos de polen por cm^2 a medida que aumentó la duración de la visita (ver Figura 2). Asimismo, la hora del día influyó significativamente en la deposición de polen ($\chi^2(4) = 416.27$, $p < 2.2$

$\times 10^{-16}$), con menor deposición a las 10:00 h y 12:00 h de la mañana y mayores niveles de deposición a las 9:00 h, 11:00 h y 13:00 h del día (Figura 2).

La densidad de flores estaminadas (o densidad floral) presentó un efecto negativo significativo sobre la deposición de polen por cm^2 , evidenciándose una disminución en la cantidad de polen depositado a medida que aumentó la densidad floral ($\chi^2(1) = 39.89$, $p = 2.69 \times 10^{-10}$). Las variables microclimáticas mostraron relaciones positivas significativas, registrándose un aumento en la deposición de polen con el incremento de la humedad floral ($\chi^2(1) = 5.4$; $p = 0.02$) y la luminosidad floral ($\chi^2(1) = 18.39$, $p = 1.80 \times 10^{-5}$). La temperatura floral tuvo un efecto altamente significativo sobre el número de granos de polen depositados en los estigmas de las flores femeninas ($\chi^2(1) = 62.48$, $p = 2.69 \times 10^{-15}$) (ver Figura 2).

El período de floración del cultivo también influyó significativamente en la deposición de polen durante las visitas individuales por *Apis mellifera* ($\chi^2(2) = 64.48$, $p = 9.94 \times 10^{-15}$). El período de floración inicial e intermedio presentaron los valores más altos de deposición de polen por cm^2 de superficie del estigma, mientras que el período final de floración registró los valores más bajos, diferenciándose significativamente de los otros períodos evaluados.

Con el fin de evaluar si la luminosidad ambiental podía actuar como variable sustituta de la hora del día en la explicación de la deposición de polen, se compararon ambas variables mediante selección de modelos por AIC. La eliminación de la hora del día del modelo final generó un incremento sustancial en el AIC (de 803,47 a 872,06; $\Delta\text{AIC} = 68,59$), mientras que la eliminación de la luminosidad produjo un incremento marginal (AIC = 804,33; $\Delta\text{AIC} = 0,86$). La correlación entre ambas variables fue significativa pero moderada ($r = 0,415$; $p = 0,039$). Estos resultados indican que la hora del día constituye un predictor de mayor peso relativo que la luminosidad en la explicación de la deposición de polen, y que ambas variables no son intercambiables como predictores en el modelo.

En conjunto, los resultados indican que la deposición de polen durante visitas individuales incrementa según la duración de la visita de *Apis mellifera* y las condiciones microclimáticas de la flor y disminuye con la densidad floral, a las 10:00 h y 12:00 h de la mañana y durante el período de floración avanzado del cultivo (Figura 2).

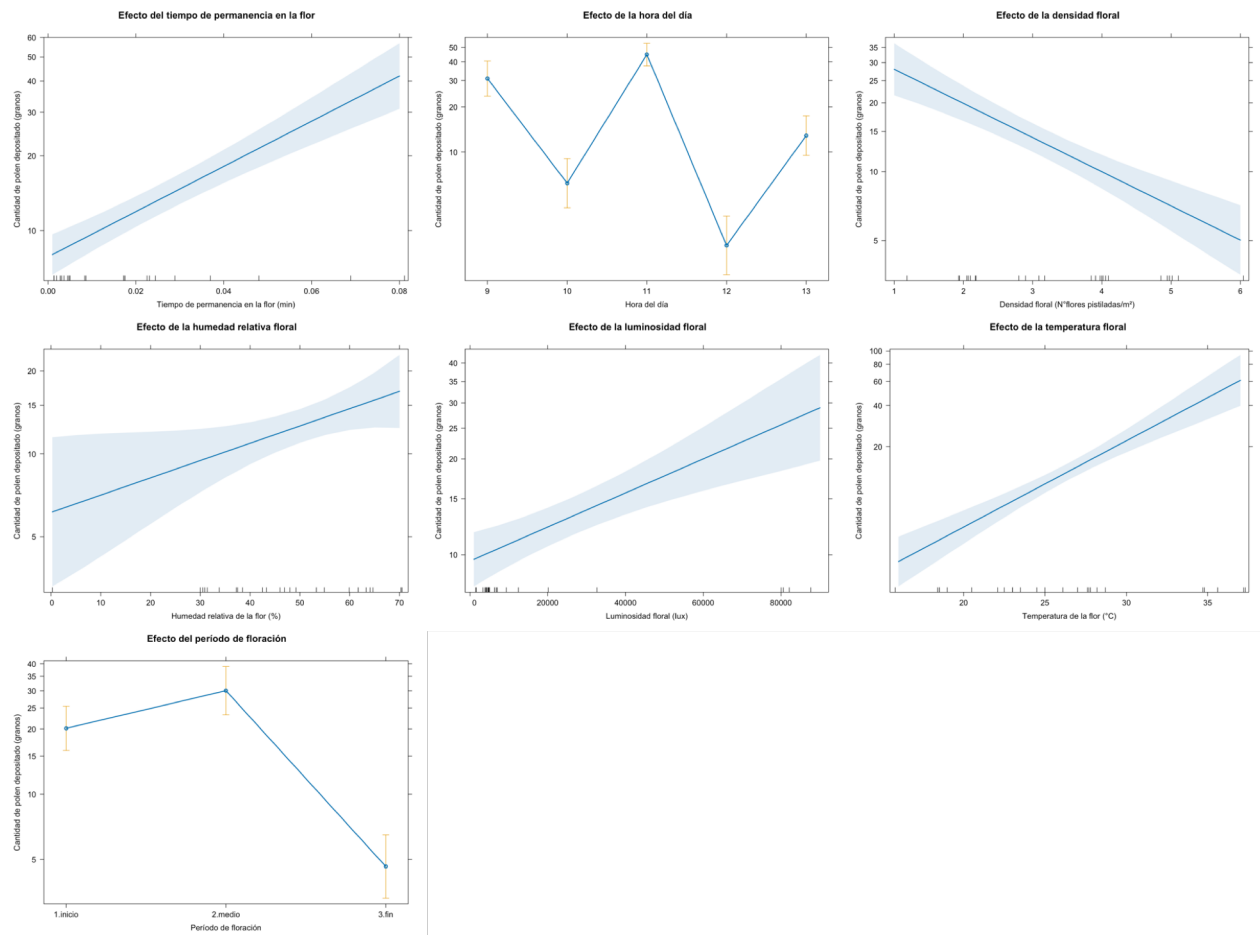


Figura 2. Efectos de la actividad de visita, densidad floral, variables microclimáticas y estado de floración sobre la deposición de polen (granos de polen/cm²) durante visitas individuales de *Apis mellifera*.

Los efectos parciales estimados por el GLM muestran que, el tiempo de visita, la hora del día, la densidad floral, la humedad floral, la luminosidad floral, la temperatura floral y el estado de floración influyen en la deposición de polen (granos de polen·cm⁻²) durante visitas individuales de *Apis mellifera*. Las líneas representan los valores predichos por el modelo y las bandas sombreadas los intervalos de confianza. En conjunto, el modelo explicó una proporción sustancial de la variabilidad observada, con un pseudo-coeficiente de determinación de McFadden de 0.66, lo que indica un buen ajuste a los datos.

3.7.2. Actividad grupal de *A. mellifera* en relación con la densidad floral y microclima

3.7.2.1. Visitas por hora (Tasa de visita grupal)

El número de visitas por hora de *Apis mellifera* mostró una relación positiva y significativa con la densidad de flores estaminadas presentes en el área de muestreo. El GLM con distribución Poisson indicó que la densidad floral tuvo un efecto significativo sobre la frecuencia de visitas ($\chi^2(1) = 12.57$, $p = 0.00039$), evidenciando un aumento en el número de visitas a medida que incrementó la densidad floral (ver Figura 3).

Asimismo, el período de floración del cultivo influyó significativamente en la actividad de visitas ($\chi^2(2) = 21.38$, $p = 2.28 \times 10^{-5}$). En particular, el estado de floración intermedio y final presentaron los valores más altos de visitas por hora, mientras que al inicio de floración se registraron los niveles más bajos.

El análisis del número de visitas por hora indicó que la humedad relativa floral tuvo un efecto significativo sobre la actividad de *Apis mellifera*, mostrando una relación positiva con la frecuencia de visitas ($\chi^2(1) = 5.29$, $p = 0.021$). En condiciones de mayor humedad relativa, se registraron mayores niveles de actividad de *Apis mellifera*, manteniendo constantes la densidad floral y el estado de floración.

Por el contrario, ni la luminosidad ni la temperatura presentaron un efecto significativo directo sobre el número de visitas por hora en los modelos ajustados, lo que sugiere que sus efectos se manifestaron principalmente sobre otros aspectos del comportamiento de forrajeo, como la duración de las visitas, más que sobre el número de visitas.

En el modelo se incorporaron simultáneamente variables microclimáticas y biológicas. El estado de floración mantuvo un efecto significativo sobre la actividad de visitas, indicando que la respuesta de *A. mellifera* al microclima floral ocurre en conjunto con la dinámica fenológica del cultivo.

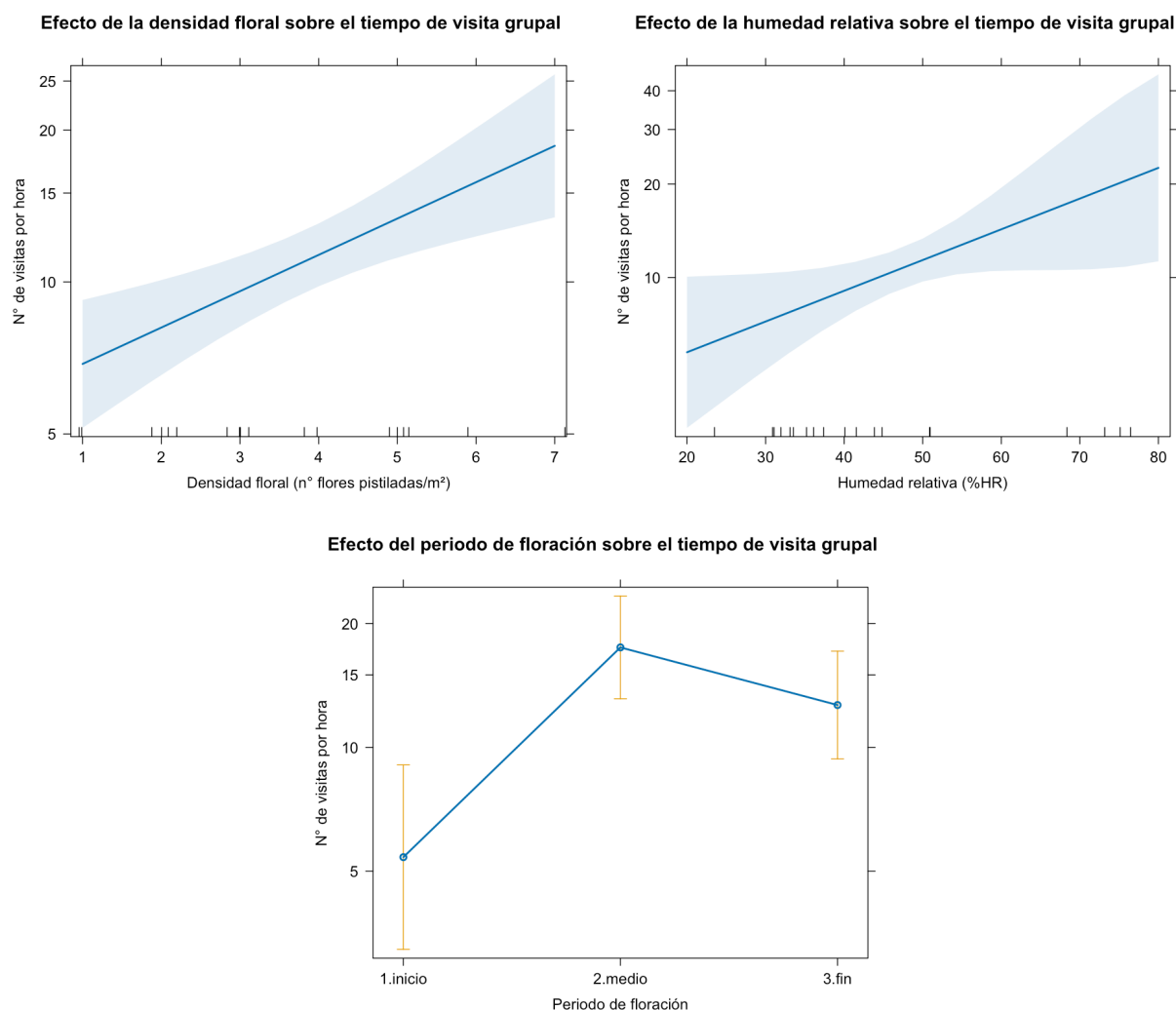


Figura 3. Efectos de la densidad floral, humedad y el estado de floración del cultivo sobre el número de visitas por hora de *Apis mellifera*.

3.7.2.2. Duración de las visitas grupales

La duración promedio de las visitas de *Apis mellifera* a las flores de zapallo camote fue analizada mediante un GLM con distribución gaussiana. Los resultados indicaron que la duración de las visitas no presentó una relación significativa con la densidad de flores estaminadas ni con el estado de floración del cultivo.

En contraste, la luminosidad ambiental mostró un efecto positivo y significativo sobre el tiempo de permanencia de las abejas en las flores ($\chi^2(1) = 5.73$, $p = 0.0166$), observándose un aumento gradual en la duración de las visitas a medida que se incrementaron los niveles de luminosidad. Otras

variables microclimáticas, como la humedad relativa y temperatura, no mostraron efectos significativos sobre la duración de las visitas (figura 4).

Los efectos estimados por el modelo indican que, si bien la densidad floral influye en la frecuencia de visitas, la duración de estas se ve principalmente modulada por condiciones de luminosidad, más que por la oferta floral disponible.

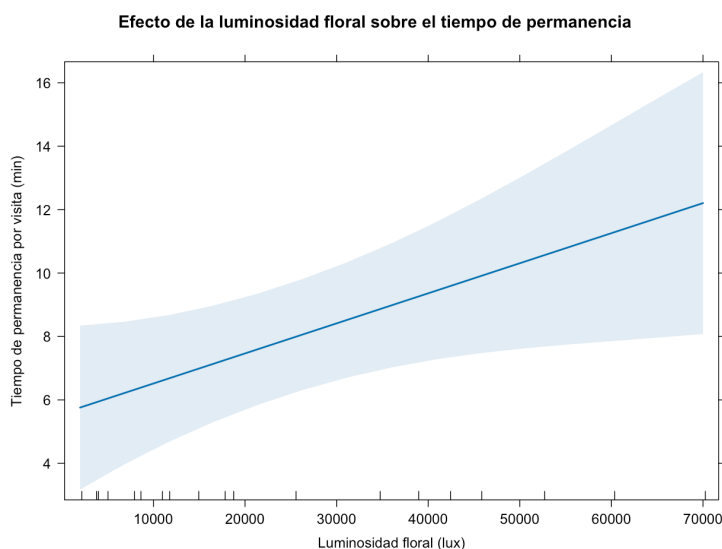


Figura 4. Relación duración visita grupal y el efecto de la luminosidad

3.7.2.3. Deposición de polen durante visitas grupales de *Apis mellifera*

Si bien el objetivo central de este estudio fue evaluar la actividad y eficiencia de *Apis mellifera* como visitador floral del zapallo camote (*Cucurbita maxima* var. *Paine*), durante el desarrollo del ensayo de visitas grupales se registró la presencia ocasional de *Bombus terrestris* como visitante floral en algunas unidades experimentales. Esta situación permitió ampliar el análisis e incorporar la comparación entre flores visitadas exclusivamente por *A. mellifera* y aquellas visitadas conjuntamente por *A. mellifera* y *B. terrestris*.

Las unidades experimentales fueron clasificadas según la composición del ensamblaje de visitantes florales registrado durante el ensayo: flores visitadas exclusivamente por *Apis mellifera* ($n = 12$) y flores visitadas conjuntamente por *A. mellifera* y *Bombus terrestris* ($n = 7$). La deposición de polen fue significativamente mayor en flores con presencia conjunta de ambas especies (mediana = 80,6

granos/cm²) en comparación con flores visitadas solo por *A. mellifera* (mediana = 33.5 granos/cm²), diferencia que resultó estadísticamente significativa según la prueba de Wilcoxon ($W = 11$; $p = 0.007$). Las medias correspondientes fueron 142.8 ± 116.0 granos/cm² para el grupo A+B y 44.4 ± 28.4 granos/cm² para el grupo A, representando una deposición aproximadamente 3.2 veces mayor en presencia de *B. terrestris* (Figura 5). La alta variabilidad observada en el grupo A+B refleja la heterogeneidad en la intensidad de participación de *B. terrestris* entre unidades experimentales.

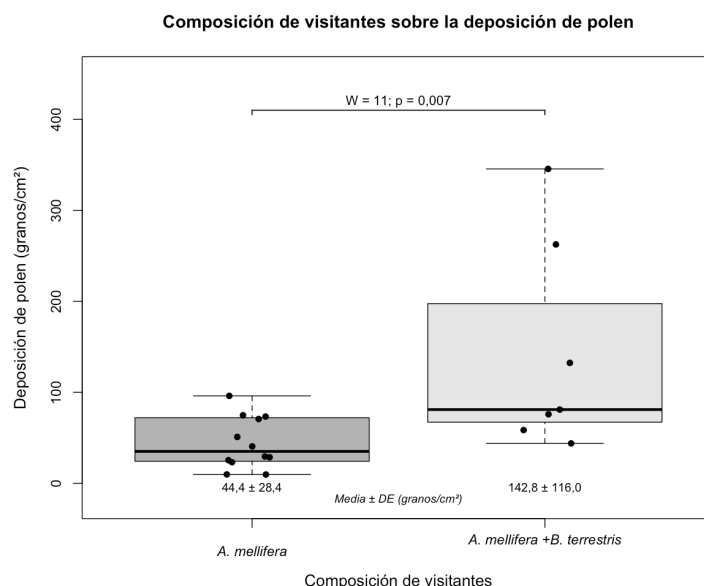


Figura 5. Deposición de polen por cm² en flores pistiladas de zapallo camote (*Cucurbita maxima* var. Paine) según la composición del ensamblaje de visitantes florales.

Con el fin de estimar el efecto de la composición del ensamblaje de visitantes controlando la variabilidad intrínseca del sistema, se ajustó un GLM con distribución Binomial Negativa, adecuado para datos de conteo con alta dispersión. A diferencia de la comparación directa entre grupos, este modelo estima el efecto del visitante floral ajustando por la estructura de variabilidad de los datos, por lo que el valor resultante puede diferir de la razón entre medias observadas. En este modelo, la composición del visitante floral fue el único predictor que explicó de manera significativa la variación en la deposición de polen ($\chi^2(1) = 10,27$; $p = 0,0013$), estimándose que en presencia conjunta de *A. mellifera* y *B. terrestris* la deposición fue aproximadamente 4,7 veces mayor en comparación con flores visitadas exclusivamente por *A. mellifera*.

Las medias ajustadas mostraron una deposición estimada de 40.4 granos·cm⁻² (IC 95%: 28.8–56.5) en flores visitadas únicamente por *A. mellifera*, valor que representa la deposición esperada en

ausencia de *B. terrestris*, mientras que en flores con participación de ambos polinizadores la deposición alcanzó $189.1 \text{ granos} \cdot \text{cm}^{-2}$ (IC 95%: 90.6–394.9). Las demás variables ambientales y biológicas consideradas en el modelo no mostraron efectos independientes significativos una vez controlada la variabilidad intrínseca del sistema.

Estos resultados evidencian que, bajo condiciones de visitas grupales, la composición del ensamblaje de polinizadores constituye un factor determinante en la eficiencia de deposición de polen, superando el efecto aislado de variables microclimáticas o de intensidad de actividad. En este contexto, la inclusión de *B. terrestris* como visitante floral permitió dimensionar el aporte diferencial entre especies y enriquecer la interpretación de la eficiencia polinizadora observada en el sistema de estudio.

Los resultados indicaron que el número de visitas por hora tuvo un efecto altamente significativo y positivo sobre la cantidad de granos de polen depositados por cm^2 ($\chi^2(1) = 342.28$, $p < 2.2 \times 10^{-16}$), de modo que al aumentar la actividad de visitas grupales de *A. mellifera*, se registró un incremento consistente en la deposición de polen.

La densidad de flores estaminadas presentó un efecto significativo y negativo sobre la deposición de polen por cm^2 ($\chi^2(1) = 154.71$, $p < 2.2 \times 10^{-16}$). Dado que la densidad floral se relacionó positivamente con el número de visitas por hora en análisis previos, se evaluó la posible colinealidad entre ambas variables mediante el factor de inflación de la varianza (VIF). Los valores obtenidos fueron bajos ($\text{GVIF}^{1/(2 \cdot \text{Df})} = 1.36$ para densidad floral y 1.39 para número de visitas), descartando dependencia estadística entre ellas. Por tanto, el efecto estimado para la densidad floral representa su influencia independiente sobre la deposición de polen, controlando estadísticamente por la tasa de visitas. En consecuencia, bajo condiciones de mayor densidad floral, la cantidad de polen depositado por unidad de superficie disminuye aun considerando la actividad de visitas, lo que sugiere un efecto de dilución del forrajeo y una reducción en la eficiencia marginal por visita.

La luminosidad mostró un efecto positivo y altamente significativo sobre la deposición de polen ($\chi^2(1) = 288.53$, $p < 0.001$), evidenciando un aumento en la cantidad de granos depositados por cm^2 en condiciones de mayor radiación lumínica. De manera similar, la presencia de *Bombus terrestris* como visitante floral presentó un efecto positivo significativo sobre la deposición de polen ($\chi^2(1) = 291.18$, $p < 2.2 \times 10^{-16}$). El estado de floración del cultivo influyó significativamente en la deposición de polen

por cm^2 ($\chi^2(2) = 52.91$, $p < 0.001$). En particular, tanto el estado de floración media como el estado final presentaron valores significativamente menores de deposición en comparación con el estado inicial de referencia.

Los efectos estimados evidencian una relación positiva entre la actividad de visitas grupales efectuadas por *Apis mellifera* y la deposición de polen, modulada por la densidad floral, la luminosidad y el estado fenológico del cultivo (Figura 6). El modelo presentó un coeficiente de determinación $R^2_{\text{McFadden}} = 0.661$, indicando que las variables incluidas explican aproximadamente el 66% de la variación observada en la deposición de granos de polen por cm^2 . Con el fin de evaluar si la duración promedio de las visitas individuales contribuía de manera independiente a la deposición de polen, se incorporó la variable tiempo por visita al modelo. Los valores de inflación de la varianza descartaron colinealidad entre esta variable y la tasa de visitas por hora ($\text{GVIF}^{1/(2 \cdot \text{Df})} = 1.30$ y 1.43 , respectivamente), confirmando que ambas capturan dimensiones distintas de la actividad de forrajeo. Sin embargo, el tiempo de permanencia por visita no resultó significativo ($Z = -0.995$, $p = 0.320$) y fue excluido mediante selección por AIC, el cual convergió al modelo final reportado. Este resultado indica que, en el contexto de visitas grupales, la tasa de visitas por hora integra de manera suficiente la información sobre la actividad de *Apis mellifera* como predictor de la deposición de polen.

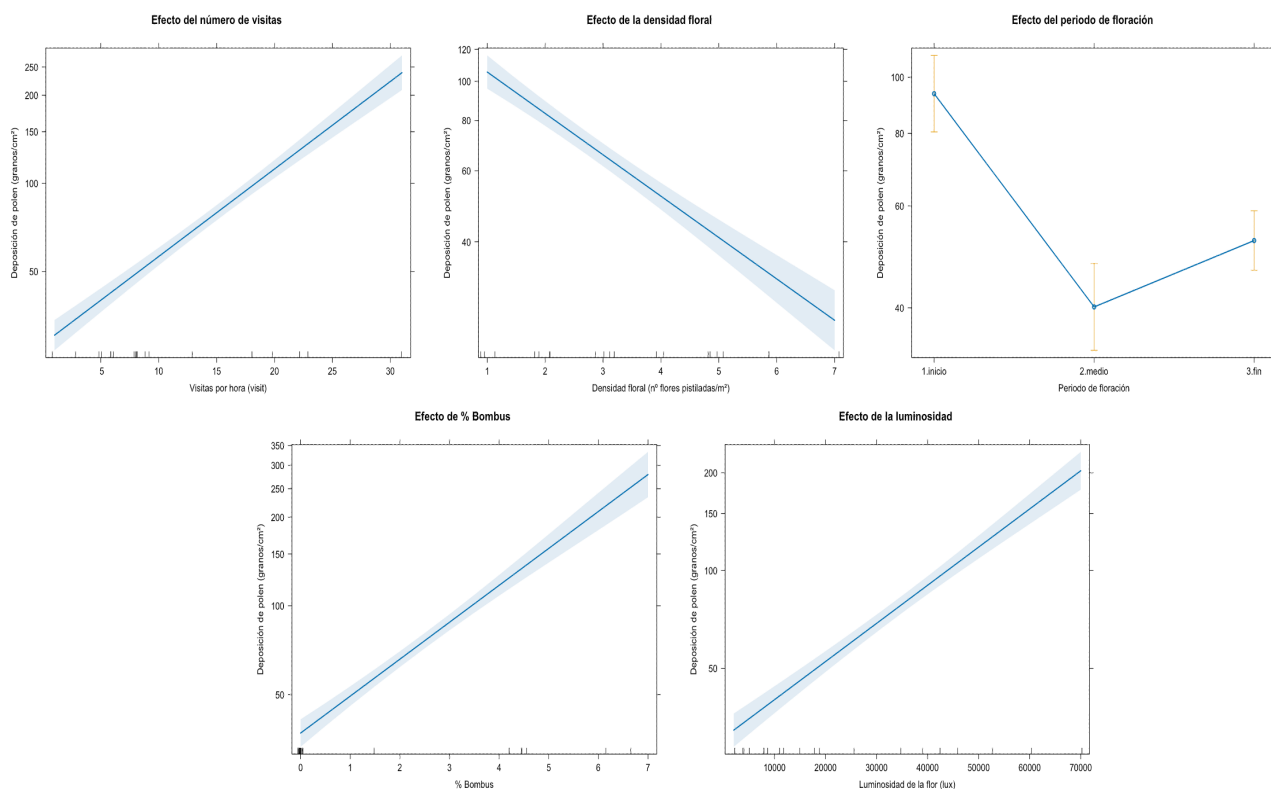


Figura 6. Deposición de polen (granos/cm²) y su relación con las variables predictoras seleccionadas

3.7.3. Análisis de vías

Para el ensayo de visitas grupales, el modelo de vías presentó un ajuste elevado (CFI = 1,00; RMSEA = 0,000; SRMR = 0,053), explicando el 51,3% de la varianza en la deposición de polen ($R^2 = 0,513$). Los efectos significativos confirmaron las relaciones identificadas en el análisis GLM: la tasa de visitas por hora presentó un efecto directo positivo sobre la deposición de polen ($\beta = 0,427$; $p = 0,010$); la luminosidad mostró efectos positivos tanto sobre el tiempo por visita ($\beta = 0,502$; $p = 0,011$) como sobre la deposición de polen directamente ($\beta = 0,505$; $p = 0,024$); y la presencia de *Bombus terrestris* presentó el mayor efecto directo sobre la deposición ($\beta = 0,560$; $p = 0,010$). El tiempo por visita no presentó un efecto directo significativo sobre la deposición de polen ($\beta = -0,062$; $p = 0,737$), confirmando que en el contexto grupal la tasa de visitas integra de manera suficiente la actividad colectiva de forrajeo (Figura 7).

La ausencia de una relación entre la densidad floral y el tiempo de permanencia de *Apis mellifera* en las flores fue verificada mediante análisis de correlación en visitas grupales ($r = 0,104$; $p = 0,671$) y

confirmada mediante el análisis de vías. La incorporación de esta vía no mejoró el ajuste del modelo grupal (AIC aumentó de 164,91 a 166,37; $\Delta AIC = 1,46$), lo que indica que la densidad floral opera directamente sobre la deposición de polen sin mediar a través del tiempo de permanencia.

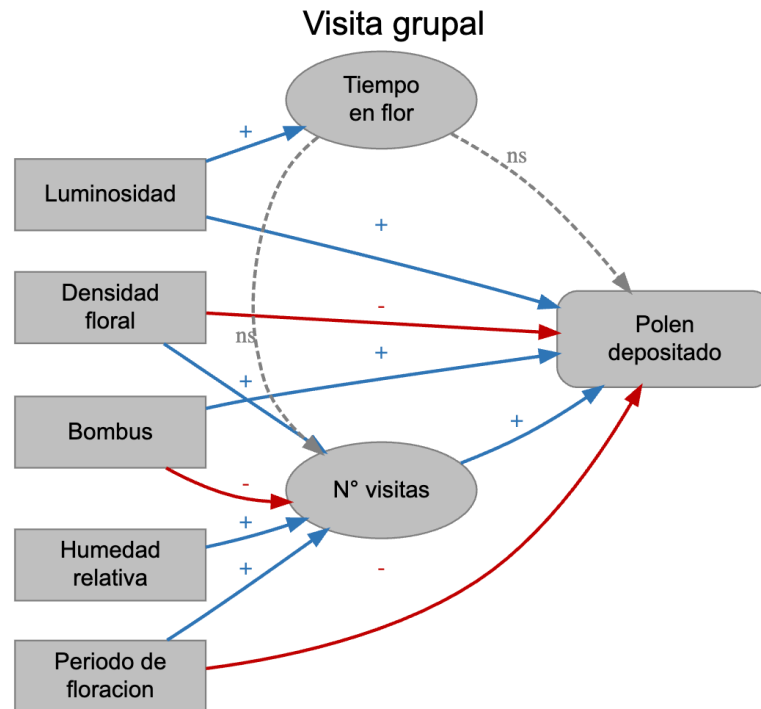


Figura 7. Mapa de relaciones entre variables para el ensayo de visita grupal de *Apis mellifera* en flores de zapallo camote (*Cucurbita maxima* var. Paine). Las flechas azules indican efectos positivos significativos, las flechas rojas indican efectos negativos significativos, y las flechas grises discontinuas representan relaciones no significativas.

Para el ensayo de visitas únicas, el modelo de vías incorporó la hora del día como variable categórica, presentando un ajuste adecuado (CFI = 1,00; RMSEA = 0,000; SRMR = 0,079) y explicando el 38,6% de la varianza en la deposición de polen ($R^2 = 0,386$). Este ajuste mejoró sustancialmente respecto al modelo con hora como variable continua ($R^2 = 0,139$; CFI = 0,00; RMSEA = 0,163), confirmando que la deposición de polen presentó un patrón horario no lineal que no puede ser capturado adecuadamente mediante una variable continua. El bloque horario de las 11:00 horas presentó el mayor efecto positivo sobre la deposición ($\beta = 0,373$), mientras que los bloques de las 10:00 y 12:00 horas mostraron efectos negativos ($\beta = -0,200$ y $\beta = -0,217$, respectivamente), evidenciando un pico de deposición a media mañana. La luminosidad presentó un efecto indirecto negativo sobre la

deposición a través del tiempo en flor (efecto indirecto = $-0,059$), indicando que a mayor luminosidad se reduce el tiempo por visita y con ello la transferencia de polen por evento (Figura 8).

La ausencia de una relación entre la densidad floral y el tiempo de permanencia también fue confirmada en visitas únicas ($r = -0,020$; $p = 0,924$). La incorporación de esta vía en el modelo de vías de visitas únicas redujo el ajuste (CFI disminuyó de 1,000 a 0,801), confirmando que la densidad floral opera directamente sobre la deposición sin mediar a través de la duración de la visita individual en ninguno de los dos tipos de ensayo.

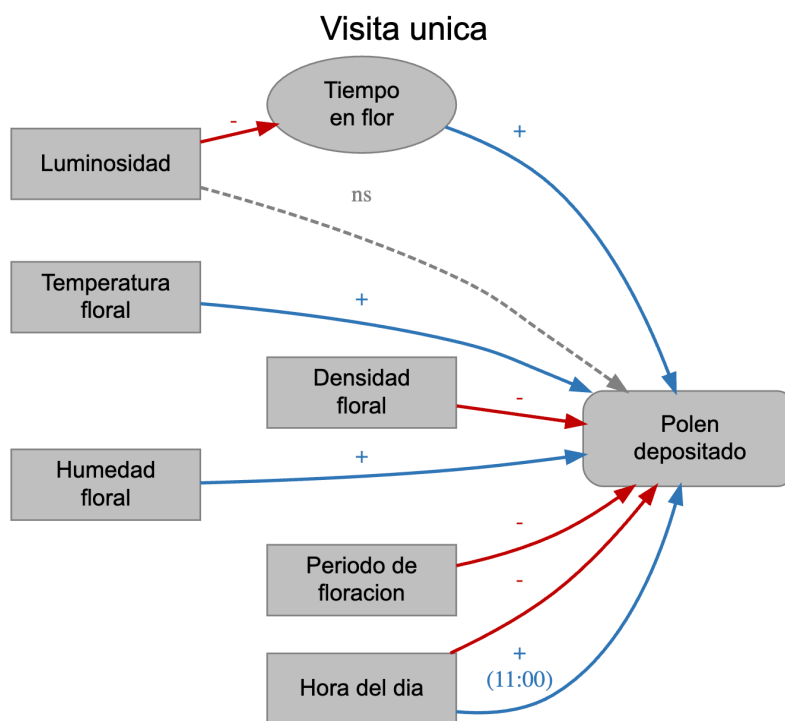


Figura 8. Mapa de relaciones entre variables para el ensayo de visita única de *Apis mellifera* en flores de zapallo camote (*Cucurbita maxima* var. Paine). Las flechas azules indican efectos positivos significativos, las flechas rojas indican efectos negativos significativos, y las flechas grises discontinuas representan relaciones no significativas.

En conjunto, los análisis de vías respaldan la robustez de los mapas de relaciones propuestos para ambos tipos de ensayo. En visitas grupales, la tasa de visitas por hora y la presencia de *Bombus terrestris* fueron los predictores de mayor peso sobre la deposición de polen. En visitas únicas, el patrón horario no lineal constituyó el factor de mayor peso relativo, superando los efectos de las variables microclimáticas medidas a escala de flor (Figuras 7 y 8).

3.7.4. Eficiencia de *A. mellifera* en la polinización de zapallo camote

3.7.4.1. Desarrollo de modelos funcionales

Con el fin de describir la relación entre número de visitas por hora de *Apis mellifera* y la deposición de polen por cm² en flores de zapallo camote, se evaluaron distintos modelos funcionales que representan diferentes formas de relación entre estas variables. Específicamente, se comparó un GLM con distribución Poisson, un modelo asintótico tipo Michaelis-Menten y un modelo exponencial, utilizando como criterio de selección el Criterio de Información de Akaike (AIC). Los tres modelos incorporaron como covariables la densidad floral, la luminosidad, la presencia de *Bombus terrestris* y el estado fenológico del cultivo, manteniendo estas variables como covariables del modelo ya que resultaron seleccionadas en la etapa previa. El modelo con menor AIC fue considerado el más parsimonioso y adecuado para describir la relación funcional entre la tasa de visitas y la deposición de polen.

El modelo lineal generalizado con distribución de Poisson presentó el menor AIC (539.82) en comparación con los modelos asintótico y exponencial, siendo considerado el más parsimonioso para describir la relación entre la tasa de visitas y la deposición de polen (McFadden $R^2 = 0.661$).

3.7.4.2. Modelo lineal

El GLM con distribución de Poisson consideró la deposición de polen por cm² como variable respuesta y la actividad de visitas por hora como principal variable explicativa, incorporando además la densidad floral, la luminosidad, la presencia de *Bombus terrestris* y el estado de floración del cultivo. Este modelo presentó un valor de AIC = 539.82 (Figura 9).

Los resultados muestran una relación positiva entre el número de visitas por hora y la deposición de polen por cm², manteniéndose constantes las demás covariables en sus valores promedio. La Figura 9 muestra esta relación lineal, reflejando un incremento proporcional y sostenido en la deposición de polen a medida que aumenta la tasa de visitas grupales de *Apis mellifera*.

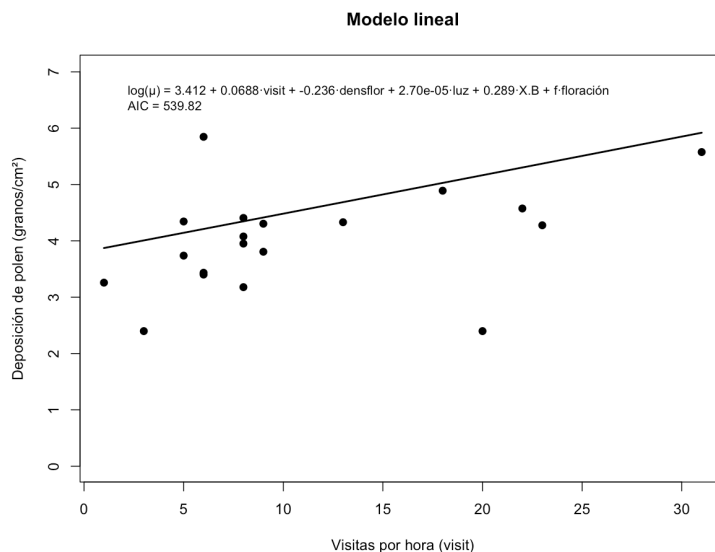


Figura 9. Relación lineal entre la tasa de visitas por hora y la deposición de polen estimada por el GLM (GLM Poisson). Los valores del eje Y corresponden a $\log(\text{granos de polen/cm}^2 + 1)$.

3.7.4.3. Modelo asintótico

El modelo asintótico, basado en la función de Michaelis-Menten, fue ajustado para evaluar la presencia de una posible saturación en la deposición de polen a medida que aumenta la actividad de visitas grupales. Este modelo incorporó las mismas covariables que el modelo lineal, describiendo la relación entre visitas por hora y deposición de polen mediante la función $\mu(x) = 334.1 \cdot \text{visitas por hora} / (56.07 + \text{visitas por hora})$, con efectos aditivos de la presencia de *Bombus terrestris*, la densidad floral, la luminosidad y el estado de floración. Sin embargo, presentó un valor de AIC considerablemente mayor (AIC = 753.97), indicando un ajuste inferior en comparación con el modelo lineal. En la Figura 10 se observa que la curva asintótica tiende a aplanarse a medida que aumenta la tasa de visitas, sin embargo esta saturación no se aprecia con claridad dentro del rango de visitas registrado en el sistema de estudio, lo que puede explicar en parte su menor capacidad predictiva respecto al modelo lineal.

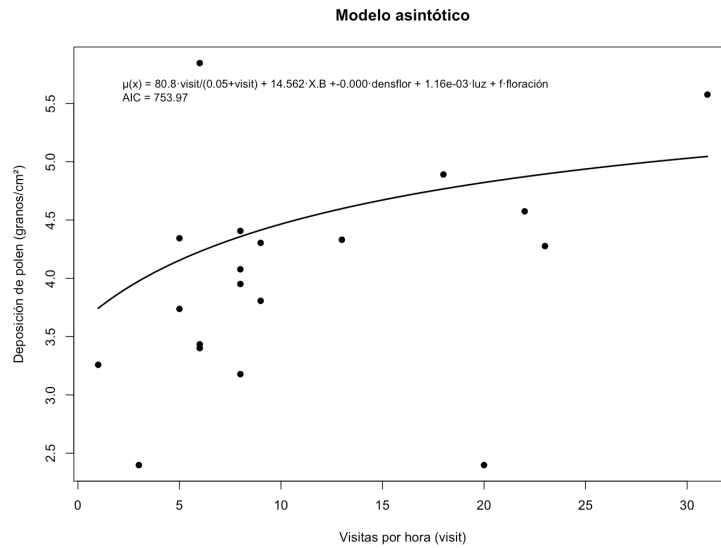


Figura 10. Relación entre la tasa de visitas por hora y la deposición de polen estimada por el modelo asintótico tipo Michaelis-Menten. Los valores del eje Y corresponden a $\log(\text{granos de polen/cm}^2 + 1)$

3.7.4.4. Modelo exponencial

El modelo exponencial fue evaluado como alternativa para describir un aumento acelerado en la deposición de polen en función de la actividad de visitas grupales de *Apis mellifera*, incorporando las mismas covariables que los modelos anteriores: densidad floral, luminosidad, presencia de *Bombus terrestris* y estado de floración del cultivo. La forma funcional del modelo corresponde a $\mu(x) = 80,8 \cdot \exp(0,0500 \cdot \text{visitas por hora} + c \cdot \text{densidad floral} + d \cdot \text{luminosidad} + e \cdot \text{porcentaje de visitas de Bombus} + f \cdot \text{período de floración})$, donde la deposición de polen aumenta de manera acelerada a medida que se incrementa la tasa de visitas por hora. Sin embargo, este modelo presentó el valor de AIC más alto entre los tres modelos comparados (AIC = 1423.96). En la Figura 8, se observa que la curva exponencial representa un incremento acelerado en la deposición de polen a medida que aumenta la tasa de visitas grupales (Figura 11).

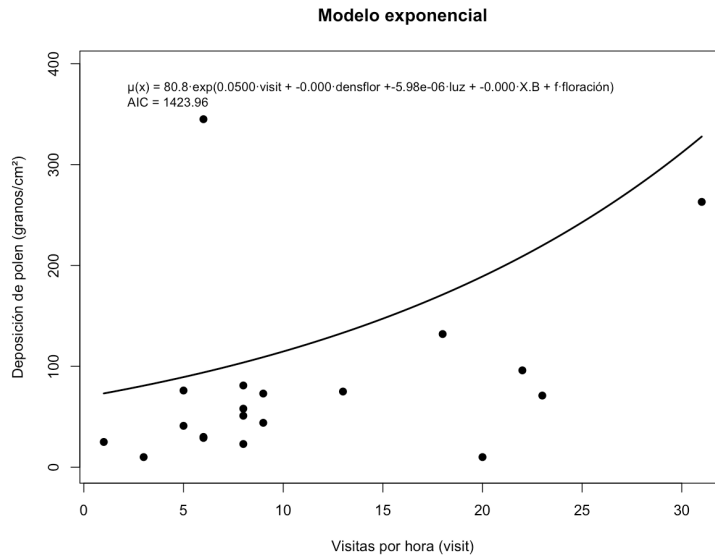


Figura 11. . Relación entre la tasa de visitas por hora y la deposición de polen estimada por el modelo exponencial. Los valores del eje Y corresponden a granos de polen/cm²

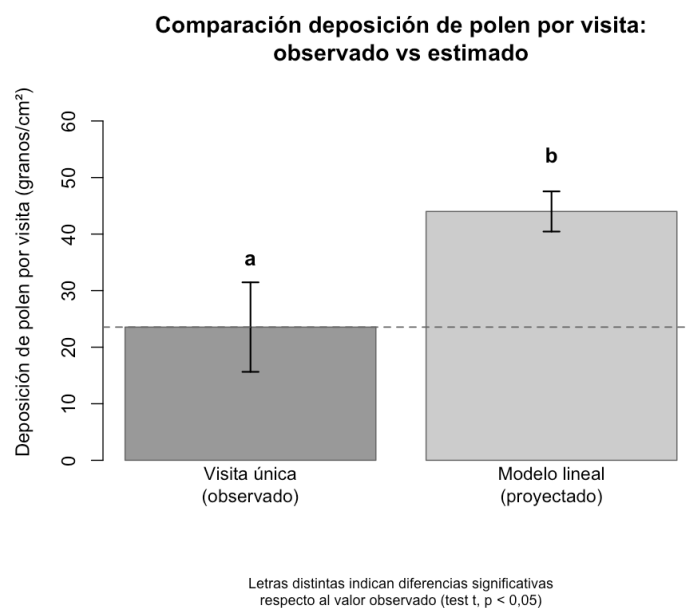
3.7.4.5. Comparación de modelos

La comparación entre los modelos funcionales mediante el Criterio de Información de Akaike (AIC) indicó que el modelo lineal presentó el menor valor de AIC (539.82), seguido por el modelo asintótico (AIC = 753.97) y el modelo exponencial (AIC = 1423.96), reflejando diferencias sustanciales en el ajuste relativo entre los tres modelos evaluados. Esto lleva a concluir que el modelo lineal fue el que mejor se ajustó a los datos, lo que implica que *A. mellifera* estaría depositando el polen de forma aditiva en los estigmas florales, sin interferir con la deposición de polen de las abejas que llegan a sucesivamente después a la flor.

3.7.4.6. Eficiencia de polinización de *A. mellifera*: valor esperado vs observado

La eficiencia de polinización de *Apis mellifera* fue evaluada comparando la deposición de polen observada en ensayos de visita única con los valores estimados a partir del modelo funcional de mejor ajuste, ajustado con datos de visitas grupales. Los valores esperados fueron obtenidos fijando la tasa de visitas en la fracción de hora equivalente a la duración promedio de una visita única registrada en el ensayo (74,91 segundos, equivalente a 0,0208 visitas/hora), manteniendo las

covariables en sus valores promedio del ensayo grupal: densidad floral = 3,37 flores/m², luminosidad = 25.095 lux, presencia de *Bombus terrestris* = 0% y estado de floración en el nivel de referencia. El GLM, que presentó el mejor ajuste a los datos grupales según AIC (AIC = 539,82), proyectó una deposición esperada de $44,00 \pm 3,55$ granos·cm⁻² para una visita de duración equivalente al promedio registrado en visitas únicas. La comparación con el valor observado promedio en visitas únicas ($23,55 \pm 7,91$ granos·cm⁻²) reveló una diferencia estadísticamente significativa ($t = -2,584$; $gl = 24$; $p = 0,016$). Esta sobreestimación es esperable, dado que el modelo fue ajustado a partir de datos de visitas grupales, contexto en el que la presencia de *B. terrestris* incrementa la deposición de polen respecto a lo observado en ensayos de visita única con *A. mellifera* exclusivamente. Por lo tanto, el valor proyectado por el modelo incorpora implícitamente el efecto de *Bombus* y no constituye una estimación equivalente al desempeño de *A. mellifera* en ausencia de este polinizador



(Figura 12).

Figura 12. Comparación entre la deposición de polen observada en visitas únicas de *Apis mellifera* y el valor estimado a partir del modelo lineal.

Sin embargo, al estratificar el análisis por bloque horario, se evidenció que esta discrepancia está fuertemente influida por el patrón horario no lineal de la deposición de polen en visitas únicas (Figura 11). A las 11:00 horas, cuando se registró el valor máximo de deposición en visitas únicas ($56,66 \pm 35,11$ granos/cm²), la comparación con el valor proyectado por el modelo lineal ($44,01 \pm 3,55$ granos/cm²; IC 95%: 37,05–50,97) no reveló una diferencia estadísticamente significativa ($t = 0,360$;

gl = 4; $p = 0,737$). Este resultado indica que a las 11:00 horas, período de máxima eficiencia de polinización individual, la deposición observada es compatible con la proyectada por el modelo grupal, lo que sugiere que bajo esas condiciones las visitas sucesivas de *A. mellifera* actúan de forma aditiva, sin interferencia entre individuos en la deposición secuencial de polen.

En conjunto, estos resultados indican que el tipo de interacción entre visitas individuales en el contexto grupal varía según las condiciones horarias. Solo a las 11:00, hora de máxima receptividad estigmática, la deposición observada superó la proyectada por el modelo, evidenciando una interacción sinérgica entre las visitas de *A. mellifera*. En las horas restantes (9:00 h, 10:00 h, 12:00 h y 13:00 h), los valores observados fueron inferiores a los proyectados, lo que sugiere interacciones sub-aditivas o antagónicas, posiblemente asociadas a menor disponibilidad de polen o receptividad estigmática reducida fuera del período de máxima actividad floral.

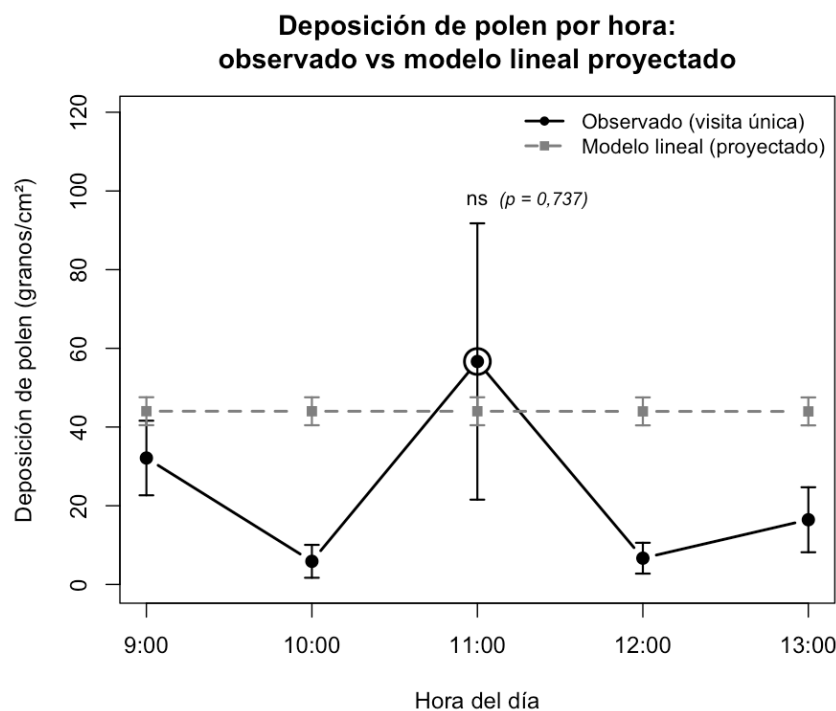


Figura 13. Deposición de polen por visita única observada (promedio $\pm$ error estándar) y valor proyectado de modelo lineal, los valores constantes debido a que la hora no fue incorporada como covariable en los modelos de visitas grupales.

3.8. Discusión

En síntesis, los resultados de este estudio muestran que la densidad floral y el estado fenológico del cultivo redujeron la deposición de polen tanto en visitas únicas como grupales, mientras que la

duración de la visita fue el predictor más relevante a escala individual y la tasa de visitas por hora lo fue a escala grupal. La hora del día explicó la deposición de polen con mayor precisión que la luminosidad ambiental. La deposición de polen mostró una relación lineal con la tasa de visitas, sin evidencia de saturación estigmática dentro del rango observado, y el desempeño individual proyectado coincidió con el observado únicamente en el bloque horario de mayor actividad floral (11:00 h). Finalmente, la presencia ocasional de *Bombus terrestris* incrementó significativamente la deposición de polen, pese a reducir la frecuencia de visitas de *A. mellifera*. A continuación, se desarrollan estos hallazgos en detalle.

3.8.1. Coherencia entre el análisis de visita única y visita grupal

La comparación entre los ensayos de visita única y visita grupal permite evaluar la consistencia de los factores que regulan la actividad de *Apis mellifera* y su eficiencia de polinización a distintas escalas. En términos generales, los resultados indican que las variables que explican la deposición de polen se mantienen de forma consistente entre ambos enfoques: la densidad floral presentó un efecto negativo significativo sobre la deposición de polen tanto en visitas únicas como grupales, y la luminosidad mostró un efecto positivo en ambos contextos, lo que sugiere que estos factores operan de manera robusta e independiente de la escala de observación.

Sin embargo, las variables asociadas a la duración de la visita de *Apis mellifera* en las flores presentaron respuestas distintas según el tipo de ensayo. En visitas únicas, la duración de la visita fue el predictor más relevante de la deposición de polen, con un efecto positivo y altamente significativo, mientras que en visitas grupales la duración de la visita no resultó un predictor significativo una vez controlada la tasa de visitas por hora. Esta diferencia tiene una explicación biológica coherente con la teoría del forrajeo óptimo: en condiciones de visita única, la abeja dispone de la flor sin competencia intraespecífica, por lo que la duración de su permanencia refleja, principalmente, la evaluación del recurso disponible y las condiciones microclimáticas locales (Chittka et al., 1997; Pyke, 1984). En contraste, bajo condiciones de visita grupal, la presencia simultánea de múltiples individuos genera competencia por el recurso floral, lo que induce una reducción de la duración por visita y un incremento en la tasa de visitas como estrategia para maximizar la recolección bajo competencia (Possingham, 1989; Dreisig, 1995). Estos antecedentes

permiten plantear, como hipótesis integradora no anticipada en el diseño inicial del estudio, que la tasa de visitas por hora resume de manera más eficiente la actividad colectiva de forrajeo bajo competencia intraespecífica, lo que explicaría por qué este predictor desplaza a la duración individual en la estimación de la deposición de polen a escala grupal. Bajo esta misma hipótesis, el efecto sinérgico observado en la deposición de polen a escala grupal podría atribuirse a que la competencia intraespecífica incrementa la tasa de visitas, de modo que la deposición total acumulada en el estigma bajo condiciones grupales resultó mayor que la depositada en visitas individuales aisladas, consistente con la relación aditiva y proporcional entre tasa de visitas y deposición de polen descrita por el modelo lineal.

La evaluación mediante análisis de vías permitió cuantificar simultáneamente los efectos directos e indirectos de cada variable sobre la deposición de polen, aportando evidencia adicional sobre la robustez de los patrones identificados en los modelos GLM. Para el ensayo de visitas grupales, el modelo de vías presentó un ajuste excelente (CFI = 1,00; RMSEA = 0,000; $R^2 = 0,513$), confirmando que la tasa de visitas por hora y la presencia de *Bombus terrestris* constituyen los predictores de mayor peso directo sobre la deposición de polen, mientras que la luminosidad opera tanto de forma directa sobre la deposición como indirectamente a través de la duración de la visita.

Para el ensayo de visitas únicas, el modelo de vías con hora del día como variable categórica presentó un ajuste adecuado (CFI = 1,00; RMSEA = 0,000; $R^2 = 0,386$), sustancialmente superior al modelo con hora como variable continua (CFI = 0,00; $R^2 = 0,139$), confirmando que el patrón horario de deposición de polen no es lineal y constituye el factor de mayor peso relativo en este tipo de ensayo. El pico de deposición registrado a las 11:00 horas ($\beta = 0,373$) y los efectos negativos a las 10:00 y 12:00 horas ($\beta = -0,200$ y $\beta = -0,217$), respectivamente, son consistentes con la dinámica de antesis, receptividad del estigma y disponibilidad de recursos en *Cucurbita maxima* (Nepi et al., 2001; Willmer & Stone, 2004; Nakamura et al., 2021).

La ausencia de una relación entre la densidad floral y la duración de la visita de *Apis mellifera* en las flores, confirmada tanto por correlación ($r = -0,020$; $p = 0,924$ en visitas únicas; $r = 0,104$; $p = 0,671$ en visitas grupales) como por el análisis de vías, indica que la densidad floral opera directamente sobre la deposición de polen sin mediar a través de la duración de la visita individual. La

incorporación de esta vía no mejoró el ajuste en ninguno de los dos tipos de ensayo: en visitas grupales el AIC aumentó de 164,91 a 166,37 ($\Delta AIC = 1,46$), y en visitas únicas el CFI disminuyó de 1,000 a 0,801. Este resultado sugiere que el efecto negativo de la densidad floral sobre la eficiencia de polinización no se expresa mediante un cambio en el comportamiento temporal de la abeja dentro de la flor, sino a través de la redistribución del forrajeo entre múltiples flores disponibles y la dilución del recurso polínico por flor receptora, mecanismos que actúan a una escala espacial más amplia que la de la visita individual (Adlerz, 1966; Artz & Nault, 2011; Knapp & Osborne, 2019).

Respecto a la relación entre densidad floral y luminosidad, se detectó una correlación moderada y significativa en el ensayo de visitas grupales ($r = 0.461$; $p = 0.047$), sugiriendo que en condiciones de mayor luminosidad tiende a registrarse una mayor densidad de flores estaminadas, posiblemente asociado a la dinámica fenológica del cultivo. No obstante, los valores de VIF obtenidos en el modelo final fueron bajos ($GVIF^{(1/(2 \cdot Df))} = 1.36$ para densidad floral y 1,34 para luminosidad), descartando colinealidad problemática entre ambas variables en el modelo de deposición de polen.

La evaluación del rol de la luminosidad ambiental como posible proxy de la hora del día demostró que, si bien ambas variables comparten una correlación moderada, no operan de manera intercambiable como predictores de la deposición de polen. Tal como se presentó en los resultados, el modelo basado en luminosidad presentó un ajuste considerablemente inferior al modelo que incorpora la hora del día como variable categórica, diferencia que se mantiene incluso al considerar la penalización por número de parámetros mediante el AIC (AIC luminosidad = 804.33 ; AIC hora = 872.06; Burnham & Anderson, 2002). Este resultado indica que el patrón horario captura información biológica adicional que va más allá de la variación lumínica. En *Cucurbita maxima*, la receptividad del estigma, la viabilidad del polen y la disponibilidad de néctar alcanzan su máximo en las primeras horas de la mañana y disminuyen progresivamente hacia el mediodía (Nepi & Pacini, 1993; Nepi et al., 2001; Nakamura et al., 2021), de modo que la hora del día integra esta dinámica floral de manera más precisa que la luminosidad por sí sola. A su vez, aunque la luz influye en la actividad locomotora y de forrajeo de *Apis mellifera* (Moore & Rankin, 1993; Erdem et al., 2026), su variación a lo largo de la mañana no refleja necesariamente los cambios en la receptividad floral ni en la disponibilidad de recursos. Cabe señalar además que la luminosidad ambiental fue registrada en lux, unidad que pondera la energía lumínica según la sensibilidad del ojo humano y que no captura

el espectro ultravioleta; sin embargo, *Apis mellifera* presenta una sensibilidad visual marcada precisamente en ese rango espectral, sensibilidad que ha demostrado modular su actividad locomotora y de forrajeo (Moore & Rankin, 1993; Erdem et al., 2026;), por lo que la medición en lux podría subestimar la información lumínica que efectivamente percibe la abeja durante el forrajeo. Esta limitación instrumental podría explicar, al menos parcialmente, el menor ajuste del modelo basado en luminosidad respecto del modelo horario: si la variable lux no captura la componente ultravioleta relevante para *A. mellifera*, entonces subestima parte de la señal lumínica que efectivamente orienta su actividad de forrajeo, reduciendo su capacidad predictiva frente a la hora del día, la cual integra de manera indirecta tanto la dinámica floral como los cambios en el espectro lumínico completo a lo largo de la mañana. En consecuencia, luminosidad y hora del día deben considerarse predictores complementarios en el contexto de visitas individuales, y no variables equivalentes.

Respecto a la posible conexión entre el tiempo de permanencia y el número de visitas en el ensayo grupal, los datos no evidenciaron una relación significativa entre ambas variables ($r = 0.055$; $p = 0.822$) y la incorporación de esta vía en el análisis de vías no mejoró el ajuste del modelo ($\Delta AIC = 1,98$). Este resultado confirma que la duración promedio de las visitas y la tasa de visitas por hora constituyen dimensiones independientes del comportamiento de forrajeo colectivo de *Apis mellifera*, probablemente porque responden a estímulos distintos. La duración reflejaría la calidad del recurso en cada flor individual, mientras que la tasa de visitas reflejaría la actividad general del parche floral en respuesta a factores como la densidad floral, la humedad relativa y el estado fenológico del cultivo (Pyke, 1984; Chittka et al., 1997).

En cuanto a la deposición de polen, los resultados muestran una alta coherencia entre visitas individuales y visitas grupales. La densidad de flores estaminadas presentó un efecto negativo significativo sobre la deposición de polen por cm^2 , tanto en visitas únicas como en visitas grupales, indicando que una mayor oferta floral masculina reduce la cantidad de polen depositado por unidad de superficie del estigma. Este patrón ha sido descrito previamente en cucurbitáceas y se asocia a un efecto de dilución del forrajeo, donde los polinizadores distribuyen su actividad entre múltiples flores masculinas, reduciendo la transferencia efectiva hacia las flores pistiladas (Adlerz, 1966; Artz & Nault, 2011; Knapp & Osborne, 2019). Este comportamiento podría estar relacionado con el hecho

de que *Apis mellifera*, como polinizador generalista, visita las flores de zapallo principalmente en búsqueda de néctar y no de polen. Estudios en cultivos de cucurbitáceas han documentado que la proporción de granos de polen de *Cucurbita* en las corbículas de *A. mellifera* es muy reducida, lo que sugiere que la abeja evita activamente la recolección del polen de esta especie (Brochu et al., 2020). Esto sugiere que la deposición de polen observada en este estudio no derivaría de un comportamiento activo de recolección, sino de un contacto incidental entre el cuerpo de la abeja y las estructuras reproductivas de la flor durante la búsqueda de néctar. En términos de eficiencia polinizadora, esto implica que *1* actuaría como un polinizador pasivo en este sistema: su contribución a la deposición de polen dependería más de la frecuencia y duración de sus visitas florales que de una carga activa de polen transportada en las corbículas, lo que es consistente con los predictores conductuales (duración y tasa de visita) identificados como determinantes en los modelos de deposición de polen de este estudio. Determinar si este patrón se reproduce en *C. maxima* var. *Paine* bajo condiciones chilenas requeriría estudios complementarios mediante trampas de polen en colmenas y análisis del contenido de celdas de cría, lo que constituye una línea de investigación futura relevante para comprender la motivación de forrajeo de *A. mellifera* en este cultivo.

De manera consistente, el estado de floración del cultivo influyó negativamente sobre la deposición de polen en ambos tipos de ensayo, con una reducción progresiva a medida que avanzó la floración. En visitas únicas, el estado de floración final presentó una deposición significativamente menor respecto al estado inicial (Floración final: $\beta = -1.467$; $p < 0.001$), mientras que en visitas grupales tanto el estado medio como el final mostraron reducciones significativas respecto al inicio (floración media: $\beta = -0.848$; $p < 0.001$; floración final: $\beta = -0.584$; $p < 0.001$). Esta tendencia es coherente con la biología reproductiva de *Cucurbita maxima*, donde la disponibilidad y viabilidad del polen disminuyen progresivamente a lo largo del período de floración, reduciendo la eficiencia de transferencia polínica independientemente de la escala de análisis (Nepi et al., 2001; Free, 1993). Este patrón es consistente con lo planteado en H1, en la medida en que la fenología floral constituye una de las condiciones bióticas de la flor pistilada que modulan la actividad polinizadora y, en consecuencia, la eficiencia de deposición. La coherencia de este patrón entre ambos tipos de ensayo refuerza la robustez del efecto fenológico sobre la deposición de polen como un factor determinante de la eficiencia de polinización en este cultivo.

3.8.2. Conexión entre duración de la visita, tasa de visitas y deposición de polen

Los resultados de este estudio evidencian que la duración de las visitas, la tasa de visitas y la deposición de polen están funcionalmente conectadas, aunque la naturaleza de esta relación varía según la escala de observación. A nivel de visita única, se observó una relación positiva y significativa entre el tiempo de permanencia en la flor y la deposición de polen, indicando que visitas más prolongadas favorecen un mayor contacto entre el cuerpo del polinizador y el estigma.

Este patrón coincide con lo reportado por Harder y Thomson (1989) y Cresswell (1999), quienes señalaron que la eficiencia de transferencia de polen depende en gran medida del tiempo de interacción floral y de la probabilidad de contacto efectivo con las estructuras reproductivas. Hallazgos similares han sido reportados recientemente en otros sistemas florales: Paul et al. (2024) documentaron que la eficiencia de deposición de polen por visita varía según el comportamiento de forrajeo de distintos visitantes florales generalistas, mientras que Broussard et al. (2022) encontraron que tanto la identidad del polinizador como su comportamiento de visita influyen directamente en el éxito de polinización en un cultivo dioico, reforzando la relevancia de la duración de la visita como predictor conductual de la eficiencia polinizadora. De manera similar, Elsafy et al. (2021) reportaron que el momento del día de la polinización afecta significativamente la viabilidad del polen y el cuajado de fruto en palma datilera, evidenciando que la ventana temporal de interacción floral constituye un factor determinante y transversal en distintos sistemas reproductivos vegetales.

En el análisis de visitas grupales, la deposición de polen estuvo principalmente determinada por el número de visitas por hora, mostrando una relación positiva y altamente significativa que refleja un efecto acumulativo donde múltiples visitas contribuyen a incrementar la deposición total de polen en el estigma. Sin embargo, este incremento no fue proporcional al aumento en la tasa de visitas cuando la densidad floral era alta: bajo condiciones de mayor disponibilidad de flores estaminadas, el aumento en el número de visitas produjo incrementos menores en la deposición de polen por unidad de superficie del estigma. Esta aparente paradoja se explica por tres mecanismos que operan simultáneamente bajo condiciones de alta actividad de forrajeo. El primero es el acicalamiento del

polen (pollen grooming), proceso mediante el cual *Apis mellifera* transfiere activamente los granos de polen adheridos a su cuerpo hacia las corbículas de sus patas traseras, donde los compacta con néctar. Este proceso reduce drásticamente la cantidad de polen disponible para la transferencia al estigma —se estima que entre el 60% y el 95% del polen cargado por la abeja termina empaquetado en las corbículas y no es depositado en las flores pistiladas visitadas (Harder, 1990)—. Sin embargo, evidencia reciente sugiere que el acicalamiento no solo reduce la carga polínica disponible, sino que también reorganiza su distribución sobre el cuerpo de la abeja, lo que puede facilitar su transporte hacia flores visitadas posteriormente (Marcelo et al., 2022). A medida que la abeja acumula más polen durante visitas sucesivas, el acicalamiento se intensifica, reduciendo progresivamente la eficiencia de transferencia por visita individual, aunque este efecto podría compensarse parcialmente mediante un mayor arrastre de polen (carryover) hacia flores subsiguientes. El segundo mecanismo es la redistribución del forrajeo (foraging redistribution) entre múltiples flores disponibles. Bajo condiciones de alta densidad floral, las abejas distribuyen su actividad entre un mayor número de flores, siguiendo los principios de la teoría del forrajeo óptimo — el individuo maximiza la tasa de recolección visitando múltiples flores en lugar de explotar exhaustivamente una sola (Pyke, 1984). En *Cucurbita*, la alta disponibilidad de flores masculinas actúa además como un diluyente del servicio de polinización, ya que las abejas las prefieren por su mayor oferta de néctar y polen, reduciendo la proporción de visitas destinadas a flores pistiladas (Adlerz, 1966; Nicolson & Thornburg, 2007; Artz & Nault, 2011). El tercer mecanismo es la saturación progresiva del estigma (stigmatic saturation). El estigma de *Cucurbita maxima* presenta una superficie receptiva limitada con capacidad máxima de retención de granos de polen. Estudios en cucurbitáceas han documentado que esta saturación se alcanza con relativamente pocas visitas: en *Cucurbita pepo*, entre 6 y 8 visitas de *Apis mellifera* son suficientes para alcanzar el umbral mínimo de granos necesarios para la fructificación (Artz & Nault, 2011; Kamo et al., 2022). Una vez alcanzado ese umbral, las visitas adicionales generarían rendimientos decrecientes en la deposición efectiva de polen (Harder & Barrett, 1995); sin embargo, en el presente estudio la relación entre tasa de visitas y deposición de polen siguió un patrón lineal dentro del rango de visitas registrado, lo que sugiere que el umbral de saturación estigmática no fue alcanzado de manera generalizada en las condiciones del cultivo evaluado.

La acción conjunta de estos tres mecanismos explica por qué bajo condiciones de alta densidad floral, una mayor frecuencia de visitas no se traduce en una mayor eficiencia de polinización por flor receptora y constituye el sustento biológico del efecto negativo de la densidad floral sobre la deposición de polen observado en ambos tipos de ensayo.

3.8.3. Influencia del estado fenológico del cultivo

El estado de floración del cultivo mostró efectos diferenciados sobre la actividad de *A. mellifera* y la deposición de polen. Durante los ensayos de visita única, la deposición de polen fue mayor durante los períodos inicial e intermedio de floración y disminuyó hacia el final del ciclo. En contraste, la frecuencia de visitas grupales fue mayor durante los estados intermedio y final del cultivo. Este patrón sugiere que al inicio de la floración existe una menor competencia floral, lo que favorece una mayor eficiencia por visita. A medida que avanza la floración, el aumento en la oferta floral incrementa la actividad de visitas, pero reduce la deposición efectiva por flor receptora debido a los efectos de dilución y redistribución del forrajeo descritos en la sección anterior (Adlerz, 1966; Artz & Nault, 2011). Cambios en la proporción de flores masculinas y femeninas a lo largo del ciclo fenológico también pueden modificar las rutas de forrajeo y la eficiencia de transferencia de polen (Nepi & Pacini, 1993).

Las variables microclimáticas mostraron efectos diferenciados según el tipo de ensayo y el estado fenológico. La humedad relativa presentó un efecto positivo sobre la tasa de visitas grupales, lo que es consistente con estudios que señalan que condiciones de humedad moderada favorecen la actividad de forrajeo de *A. mellifera* al reducir el estrés hídrico de las abejas y mantener la viscosidad del néctar en rangos óptimos para su recolección (Willmer & Stone, 2004). La temperatura, aunque no resultó significativa en el modelo grupal debido a su alta colinealidad con la luminosidad ($r = 0,660$) y la humedad relativa ($r = -0,917$), fue significativa en el modelo de visita única, donde presentó un efecto positivo sobre la deposición de polen, coherente con su rol en la volatilización de compuestos florales asociados con la atracción de los polinizadores y la actividad enzimática del estigma (Clarke & Robert, 2018).

3.8.4. Comparación visita observada vs visita proyectada entre modelos

Si bien el objetivo central de este estudio fue evaluar la actividad y eficiencia de *Apis mellifera* como visitador floral del zapallo camote, la construcción de modelos funcionales a partir de datos de visitas grupales ofrece una perspectiva adicional para interpretar la eficiencia de polinización individual: comparar lo que la abeja deposita en una visita única con lo que el modelo predice que debería depositar bajo condiciones grupales equivalentes. Esta comparación permite inferir si las visitas sucesivas de *A. mellifera* en un contexto colectivo se comportan de forma aditiva, sinérgica o subaditiva respecto al desempeño individual.

El GLM, seleccionado como el de mejor ajuste según AIC (AIC = 539,82) frente al modelo asintótico (AIC = 753,97) y al exponencial (AIC = 1423,96), proyectó una deposición esperada de $44,00 \pm 3,55$ granos·cm⁻² para una duración de visita equivalente al promedio registrado en visitas únicas. Este resultado es coherente con la naturaleza lineal de la relación entre tasa de visitas y deposición de polen dentro del rango observado, lo que implica que cada visita adicional de *A. mellifera* contribuye de manera proporcional y constante a la deposición acumulada en el estigma, sin evidencia de saturación estigmática generalizada en las condiciones del cultivo evaluado. La ausencia de un ajuste asintótico significativo dentro del rango de visitas registrado indica que el umbral de saturación del estigma no fue alcanzado de manera sistemática, lo que contrasta con lo reportado en *Cucurbita pepo*, donde entre seis y ocho visitas serían suficientes para alcanzar el mínimo de granos necesarios para la fructificación (Artz & Nault, 2011; Kamo et al., 2022), y sugiere que las densidades de visita registradas en *C. maxima* var. Paine operan por debajo de ese umbral.

La comparación entre el valor proyectado ($44,00 \pm 3,55$ granos·cm⁻²) y el observado promedio en visitas únicas ($23,55 \pm 7,91$ granos·cm⁻²) reveló una diferencia estadísticamente significativa ($t = -2,584$; $gl = 24$; $p = 0,016$). Sin embargo, esta discrepancia no refleja necesariamente una menor eficiencia intrínseca de *A. mellifera* en visitas individuales, sino que es consecuencia de que el modelo fue ajustado con datos de visitas grupales en cuyo contexto operó también *B. terrestris*, cuya presencia incrementó sustancialmente la deposición de polen. Por lo tanto, el valor proyectado por el modelo incorpora implícitamente el efecto aditivo del abejorro, y su comparación directa con visitas únicas de *A. mellifera* no es equivalente desde el punto de vista de las condiciones de referencia. En este sentido, la sobreestimación del modelo puede interpretarse como una medida

indirecta del efecto diferencial de *B. terrestris* sobre la deposición polínica en el contexto grupal, tema que se desarrolla con mayor detalle en la sección 3.8.5.

Al estratificar el análisis por bloque horario, el patrón de discrepancia entre valores observados y proyectados mostró una variación temporal que aporta información biológicamente relevante. A las 11:00 horas, período de máxima receptividad estigmática y mayor actividad polinizadora de *A. mellifera*, la deposición observada en visitas únicas ($56,66 \pm 35,11$ granos·cm⁻²) no difirió significativamente del valor proyectado por el modelo lineal ($44,01 \pm 3,55$ granos·cm⁻²; $t = 0,360$; $gl = 4$; $p = 0,737$). Este resultado indica que bajo las condiciones de mayor disponibilidad de recursos florales, la eficiencia de una visita individual de *A. mellifera* es compatible con la proyectada a partir del comportamiento grupal, evidenciando una interacción de tipo aditivo o potencialmente sinérgico entre las visitas sucesivas durante ese bloque horario. En contraste, en los bloques restantes (9:00 h, 10:00 h, 12:00 h y 13:00 h), los valores observados en visitas únicas fueron consistentemente inferiores a los proyectados por el modelo, lo que sugiere interacciones subaditivas fuera del período de máxima actividad floral, posiblemente asociadas a la menor receptividad del estigma y a la reducida disponibilidad de polen viable en esas horas (Nepi & Pacini, 1993; Nepi et al., 2001).

En conjunto, estos resultados indican que la eficiencia de polinización de *A. mellifera* en *C. maxima* var. Paine no es constante a lo largo de la jornada, sino que está fuertemente modulada por el período horario y las condiciones de receptividad floral asociadas. La convergencia entre el desempeño observado y el proyectado exclusivamente a las 11:00 horas, refuerza la relevancia de este bloque como ventana crítica de polinización efectiva, con implicancias directas para el manejo del cultivo en términos de la sincronización entre la actividad de las colmenas y el estado de máxima receptividad de las flores pistiladas.

3.8.5. Diferencias entre *Apis mellifera* y *Bombus terrestris*

El diseño de este estudio centró su análisis en *Apis mellifera* como polinizador principal, decisión fundamentada en observaciones preliminares de la temporada 2024-2025 en las que esta especie fue el único visitante floral registrado de manera consistente, lo que es coherente con lo señalado

por Vieli & Barahona (2023) respecto al predominio de *A. mellifera* como polinizador manejado en cultivos agrícolas de Chile. No obstante, durante el ensayo de visitas grupales se registró la presencia ocasional de *Bombus terrestris*, lo que permitió incorporar su análisis de manera complementaria.

La revisión de registros de video indicó que ambas especies visitaban las flores en momentos distintos sin coincidir simultáneamente. Aun así, la presencia de *B. terrestris* se asoció negativamente con la tasa de visitas de *A. mellifera* en el modelo GLM ($\chi^2(1) = 291,18$; $p < 2,2 \times 10^{-16}$), lo que sugiere que su efecto operaría a través de mecanismos indirectos como la competencia por el recurso floral o la inhibición conductual ante la presencia del abejorro en el parche, más que por desplazamiento físico directo dentro de la corola (Goulson, 2010).

A pesar de esta reducción en la frecuencia de visitas de *A. mellifera*, la deposición de polen fue significativamente mayor en flores con presencia conjunta de ambas especies ($142,80 \pm 116,0$ vs $44,40 \pm 28,4$ granos·cm⁻²; Wilcoxon $W = 11$; $p = 0,007$). Este resultado es atribuible a los atributos morfológicos y conductuales de *B. terrestris*: su mayor tamaño corporal, la elevada densidad de pelos ramificados y su patrón de movimiento dentro de la corola generan contactos más frecuentes y consistentes con los órganos reproductivos en comparación con *A. mellifera* (Goulson, 2010; Artz & Nault, 2011; Kamo et al., 2022). En *Cucurbita maxima*, cuyas flores son grandes y profundas, estas características favorecen especialmente a polinizadores de mayor tamaño capaces de contactar completamente las estructuras reproductivas durante cada visita. En consecuencia, la eficiencia por visita de *B. terrestris* compensa con creces la reducción en la frecuencia de visitas de *A. mellifera*, resultado consistente con el predominio conjunto de ambas especies como principales visitantes florales de *C. maxima* var. Paine reportado previamente en Chile central (Donoso & Murúa, 2021), aunque este estudio no había evaluado previamente su eficiencia relativa por visita.

Estos resultados apoyan la hipótesis de complementariedad funcional entre polinizadores, que postula que la coexistencia de especies con distintos atributos morfológicos y conductuales incrementa la eficiencia global del servicio de polinización más allá de lo que lograría cualquier especie de forma aislada (Hoehn et al., 2008; Brittain et al., 2013; Garibaldi et al., 2013). En el contexto del zapallo camote, esto sugiere que estrategias de manejo orientadas a fomentar la diversidad de polinizadores —mediante la conservación de hábitats para abejas silvestres en bordes

del cultivo o la introducción de colonias de *B. terrestris*— podrían optimizar el servicio de polinización, especialmente en condiciones de alta densidad floral donde la eficiencia individual de *A. mellifera* disminuye (Ricketts et al., 2008; Garibaldi et al., 2013).

Sin embargo, el uso de *B. terrestris* como polinizador manejado no está exento de consecuencias ambientales que deben ser consideradas en el contexto productivo. En Chile, esta especie fue introducida comercialmente en 1997 y desde entonces se ha asilvestrado y expandido hasta la costa atlántica de Sudamérica, constituyéndose en una especie invasora con impactos documentados sobre polinizadores nativos, flora silvestre y la apicultura (Smith-Ramírez et al., 2018). Entre los efectos más relevantes se encuentran la declinación de hasta un 99,4% en la abundancia relativa del abejorro nativo *Bombus dahlbomii* en zonas de Chiloé, la transmisión de patógenos —incluyendo *Crithidia bombi*, *Nosema spp.* y el virus de alas deformadas— a abejas silvestres y melíferas, y el robo de néctar en plantas nativas y cultivadas que reduce la disponibilidad de recursos para otros polinizadores (Smith-Ramírez et al., 2018). Adicionalmente, su superabundancia puede generar efectos de sobre-polinización con consecuencias negativas en cultivos como frambuesa (Sáez et al., 2014, citado en Smith-Ramírez et al., 2018). Desde una perspectiva ecológica más amplia, Morales (2007) advierte que los abejorros introducidos son altamente polilécticos, adquieren recursos de manera más eficiente que las especies nativas y tienden a excluirlas espacial y temporalmente, favoreciendo además la polinización de malezas invasoras. En este contexto, los resultados del presente estudio sugieren que si bien la complementariedad funcional entre *A. mellifera* y *B. terrestris* puede aprovecharse productivamente, su implementación en cultivos al aire libre debe evaluarse bajo criterio de precaución, privilegiando estrategias que minimicen el escape de individuos y fomenten la conservación de polinizadores nativos mediante el mantenimiento de hábitat en los bordes del cultivo (Morales, 2007; Smith-Ramírez et al., 2018).

Es importante señalar que esta comparación tiene limitaciones metodológicas, dado que la presencia de *B. terrestris* no fue manipulada experimentalmente sino registrada de manera oportunista durante el ensayo de visitas grupales, lo que impide establecer una relación causal directa entre su presencia y el incremento en la deposición de polen. Estudios futuros con diseños que controlen explícitamente la composición del ensamblaje de visitantes permitirán cuantificar con mayor precisión la contribución diferencial de cada especie al servicio de polinización en este cultivo.

3.9. Referencias

- Adlerz, W. C. (1966). Honey bee visit numbers and watermelon pollination. *Journal of Economic Entomology*, 59(1), 28–30. <https://doi.org/10.1093/jee/59.1.28>
- Artz, D. R. & Nault, B. A. (2011). Performance of *Apis mellifera*, *Bombus impatiens*, and *Peponapis pruinosa* as pollinators of pumpkin. *Journal of Economic Entomology*, 104(4), 1153–1161. <https://doi.org/10.1603/EC10431>
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H. & White, J. S. S. (2009). Generalized linear mixed models: A practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(3), 127–135. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.008>
- Brittain, C., Williams, N., Kremen, C., & Klein, A.M. (2013). Synergistic effects of non-*Apis* bees and honey bees for pollination services. *Proceedings of the Royal Society B*, 280, 20122767. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2767>
- Brochu, K.K., van Dyke, M.T., Milano, N.J. et al. Pollen defenses negatively impact foraging and fitness in a generalist bee (*Bombus impatiens*: Apidae). *Sci Rep* 10, 3112 (2020). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-58274-2>
- Broussard, M. A., Howlett, B. G., Evans, L. J., McBrydie, H., Cutting, B. T., Read, S. F. J., & Pattemore, D. E. (2022). Pollinator identity and behavior affect pollination in kiwifruit (*Actinidia chinensis* Planch.). *PeerJ*, 10, e12963. <https://doi.org/10.7717/peerj.12963>
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R. (2002). Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach (2nd ed.). Springer. <https://doi.org/10.1007/b97636>

Caselles, A., Soto, C., & Galmarini, R. (2019). Effect of environmental factors on bee activity and onion (*Allium cepa* L.) seed yield. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Cuyo*, 51(2), 13-26.

Chittka, L., Gumbert, A., & Kunze, J. (1997). Foraging dynamics of bumble bees: correlates of movements within and between plant species. *Behavioral Ecology*, 8(3), 239–249. <https://doi.org/10.1093/beheco/8.3.239>

Clarke, D. & Robert, D. (2018). Predictive modelling of honey bee foraging activity using local weather conditions. *Apidologie*, 49(3), 386-396. <https://doi.org/10.1007/s13592-018-0565-3>

Cresswell, J. E. (1999). The influence of nectar and pollen availability on pollen transfer by individual flowers of *Antirrhinum majus* (Scrophulariaceae) when pollinated by bumblebees. *Annals of Botany*, 84(3), 309–315.

Dobson, A. J., & Barnett, A. G. (2018). *An Introduction to Generalized Linear Models* (4th ed.). CRC Press. 392 pp.

Donoso, S. & Murúa, M. (2021). Floral Patches and Their Impact on Pollinator Attraction and Yield Production on *Cucurbita maxima* Var. *Paine* in Central Chile. *Diversity*, 13(12), 608. MDPI AG. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.3390/d13120608>

Dreisig, H. (1995). Ideal free distributions of nectar foraging bumblebees. *Oikos*, 72(2), 161–172. <https://doi.org/10.2307/3546218>

Elsafy, M., Makhoulf, S., Awad, M. A., et al. (2021). Effect of pollination time, the hour of daytime, pollen storage temperature and duration on pollen viability, germinability, and fruit set of date palm (*Phoenix dactylifera* L.) cv "Deglet Nour". *Saudi Journal of Biological Sciences*, 29(2), 1085–1091. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2021.09.062>

Erdem, B., Fidan, I., Turgut, A. E., Sahin, E., Gozen, A. G., & Alemdar, H. (2026). Specific wavelengths of light modulate honey bee locomotor activity. *Scientific Reports*, 16(1), 9037. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-34255-1>

Fox, J. & Weisberg, S. (2019). *An R companion to applied regression* (3rd ed.). Sage Publications. <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>

Free, J. B. (1993). *Insect pollination of crops* (2nd ed.). Academic Press. 684 pp.

Garibaldi, L. A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M. A., Bommarco, R., Cunningham, S. A., Kremen, C., Carvalheiro, L. G., Harder, L. D., Afik, O., Bartomeus, I., Benjamin, F., Boreux, V., Cariveau, D., Chacoff, N. P., Dudenhöffer, J. H., Freitas, B. M., Ghazoul, J., Greenleaf, S., Hipólito, J., Holzschuh, A., Howlett, B., Isaacs, R., Javorek, S. K., Kennedy, C. M., Krewenka, K. M., Krishnan, S., Mandelik, Y., Mayfield, M. M., Motzke, I., Munyuli, T., Nault, B. A., Otieno, M., Petersen, J., Pisanty, G., Potts, S. G., Rader, R., Ricketts, T. H., Rundlöf, M., Seymour, C. L., Schüepp, C., Szentgyörgyi, H., Taki, H., Tscharrntke, T., Vergara, C. H., Viana, B. F., Wanger, T. C., Westphal, C., Williams, N., & Klein, A. M. (2013). Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science*, 339(6127), 1608–1611. <https://doi.org/10.1126/science.1230200>

Goulson, D. (2010). *Bumblebees: behaviour, ecology, and conservation*. Oxford University Press. 317pp.

Harder, L. D. (1990). Pollen removal by bumble bees and its implications for pollen dispersal. *Ecology*, 71(3), 1110–1125. <https://doi.org/10.2307/1937381>

Harder, L. D., & Barrett, S. C. H. (1995). Mating cost of large floral displays in hermaphrodite plants. *Nature*, 373(6514), 512–515. <https://doi.org/10.1038/373512a0>

Harder, L. D. & Thomson, J. D. (1989). Evolutionary options for maximizing pollen dispersal of animal-pollinated plants. *The American Naturalist*, 133(3), 323–344. <https://doi.org/10.1086/284922>

Hoehn, P., Tschardtke, T., Tylianakis, J. M., & Steffan-Dewenter, I. (2008). Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings. Biological Sciences*, 275(1648), 2283–2291. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0405>

INE 2024. Encuesta de superficies de hortalizas. 2024, p.15. Disponible online: https://www.ine.gob.cl/docs/default-source/hortalizas/cuadros-estadisticos/resultados/superficie-sembrada-o-plantada-2024.xlsx?sfvrsn=fdc02384_4 (acceso 5 febrero 2026).

Kamo, T., Ushimaru, A. & Tamaki, I. (2024). Bee size increases pollen deposition in *Cucurbita maxima* crops. *Apidologie*, 53, 29. <https://doi.org/10.1007/s13592-024-01065-9>

Klein AM, Vaissière BE, Cane JH, Steffan-Dewenter I, Cunningham SA, Kremen C, Tschardtke T. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc Biol Sci*. 2007 febrero 7;274(1608):303-13. doi: 10.1098/rspb.2006.3721

Knapp, J. L., & Osborne, J. L. (2019). Cucurbits as a model system for crop pollination management. *Journal of Pollination Ecology*, 25, 89–102.

Krarup, P. & Konar, P. (1998). Hortalizas de Estaciones Cálidas. Disponible en línea: http://www7.uc.cl/sw_educ/hortalizas/html/zapallo/zapallo.html (consultado el 30 de noviembre de 2023).

Klein, A. M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., & Tschardtke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1608), 303–313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>

Marcelo, V. G., Marquitti, F. M. D., Vallejo-Marín, M., & Brito, V. L. G. de (2022). Pollinator grooming behavior alters pollen landscapes on bees' bodies and increases pollen carryover to other flowers. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2022.07.14.499901>

Microsoft Corporation. (2025). *Microsoft Excel* (versión 16.100.3) [Software]. <https://www.microsoft.com/excel>

Moore, D., & Rankin, M. A. (1993). Light and temperature entrainment of a locomotor rhythm in honeybees. *Physiological Entomology*, 18(3), 271–278. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1993.tb00599.x>

Morales, C. L. (2007). Introducción de abejorros (*Bombus*) no nativos: causas, consecuencias ecológicas y perspectivas. *Ecología Austral*, 17(1), 51–65.

Nakamura, S., Taki, H. & Konno, Y. (2021). Diurnal dynamics of nectar secretion in *Cucurbita maxima*. *Japan Agricultural Research Quarterly*, 55(4), 323–331. <https://doi.org/10.6090/jarq.55.323>

Nepi, M. & Pacini, E. (1993). Pollination, pollen viability and pistil receptivity in *Cucurbita pepo*. *Annals of Botany*, 72(6), 527–536. <https://doi.org/10.1006/anbo.1993.1047>

Nepi, M., Pacini, E. & Willemse, M. T. M. (2001). Pollen-stigma interaction in *Cucurbita pepo* L. *Protoplasma*, 202(1–2), 47–56.

Nicolson, S. W. & Thornburg, R. W. (2007). Nectar chemistry. En S. W. Nicolson, M. Nepi, & E. Pacini (Eds.), *Nectaries and nectar* (pp. 215–264). Springer.

Paul, S., Roy, R., Singha, T., Debbarma, P., & Datta, B. K. (2024). Foraging behavior and pollination efficiency of generalist floral visitors of *Leucas aspera* (Willd.) link (Lamiaceae). *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, 17(4), 644–652. <https://doi.org/10.1016/j.japb.2024.04.015>

Posit Team. (2025). RStudio: Integrated Development Environment for R (Versión 2025.05.1+513) [Computer software]. Posit Software, PBC. <https://posit.co/>

Possingham, H. P. (1989). The distribution and abundance of resources encountered by a forager. *The American Naturalist*, 133(1), 42–60. <https://doi.org/10.1086/284900>

Pyke, G. H. (1984). Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15, 523–575. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.15.110184.002515>

Ramello, P. J. (2021). Importancia de las abejas (Hymenoptera: Apoidea) en la polinización de cultivos de cucurbitáceas (Cucurbitaceae) en el área productiva del Cinturón Hortícola Platense. Doctoral dissertation, Universidad Nacional de La Plata. <https://doi.org/10.35537/10915/126257>

Ricketts, T. H., Regetz, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., Bogdanski, A., Gemmill-Herren, B., Greenleaf, S. S., Klein, A. M., Mayfield, M. M., Morandin, L. A., Ochieng, A., & Viana, B. F. (2008). Landscape effects on crop pollination services: Are there general patterns? *Ecology Letters*, 11(5), 499–515. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01157.x>

Rosseel, Y. (2012). lavaan: An R package for structural equation modeling. *Journal of Statistical Software*, 48(2), 1–36. <https://doi.org/10.18637/jss.v048.i02>

Sáez, A., Morales, C. L., Ramos, L. Y., & Aizen, M. A. (2014). Extremely frequent bee visits increase pollen deposition but reduce drupelet set in raspberry. *Journal of Applied Ecology*, 51(6), 1603–1612. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12325>

Schneider, C. A., Rasband, W. S. & Eliceiri, K. W. (2012), "NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis", *Nature methods* 9(7): 671-675

Smith-Ramírez, C., Vieli, L., Barahona-Segovia, R. M., Montalva, J., Cianferoni, F., Ruz, L., Fontúrbel, F. E., Valdivia, C. E., Medel, R., Pauchard, A., Celis-Diez, J. L., Riesco, V., Monzón, V., Vivallo, F., &

Neira, M. (2018). Las razones de por qué Chile debe detener la importación del abejorro comercial *Bombus terrestris* (Linnaeus) y comenzar a controlarlo. *Gayana*, 82(2), 118–127. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-65382018000200118>

Valdés, C.A. (2002). Evaluación de la actividad de *Apis mellifera* L. y otros insectos asociados a la floración del palto (*Persea americana* Mill.) cv. Hass en dos localidades de la Quinta región (Quillota y La Ligua): Undergraduate thesis: Universidad Católica de Valparaíso.

Venables, W. N. & Ripley, B. D. (2002). *Modern applied statistics with S* (4th ed.). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-21706-2>

Vieli, L. & Barahona, R. (2023). Polinización en agrosistemas. En: L. Flores-Prado (Ed.), *ABEJAS EN CHILE: desde su biología hacia su conservación* (1ra ed., pp 102-115) Ediciones Fremen.

Willmer, P. (2011). *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press. 778 pp.

Willmer, P. G., & Stone, G. N. (2004). Behavioral, ecological, and physiological determinants of the activity patterns of bees. *Advances in the Study of Behavior*, 34, 347–466.

3.9.1. Agradecimientos

La autora agradece al Instituto de Entomología de la Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación (UMCE) por el apoyo académico brindado durante el desarrollo de este estudio, y a la Dirección de Investigación y Postgrado de la UMCE por el financiamiento otorgado mediante beca de arancel.

4. CONCLUSIONES

La presente tesis contribuyó a profundizar el conocimiento sobre la actividad de *Apis mellifera* y su eficiencia como polinizador del zapallo camote (*Cucurbita maxima* var. Paine), mediante el análisis integrado de la densidad floral, el microclima y la actividad de forrajeo a dos escalas de observación. Los resultados obtenidos permiten avanzar desde una aproximación centrada únicamente en la frecuencia de visitas hacia una comprensión más funcional del proceso de polinización, considerando tanto la escala individual como la colectiva.

Conclusiones teóricas

En primer lugar, la relación entre actividad de visitas y eficiencia de polinización no es lineal. Una mayor densidad floral favoreció la frecuencia de visitas grupales, pero se asoció simultáneamente a una disminución en la deposición de polen por unidad de superficie del estigma, evidenciando un efecto de dilución del forrajeo que reduce la transferencia efectiva de polen hacia las flores femeninas.

En segundo lugar, el microambiente floral constituye un factor determinante en la expresión del servicio de polinización. La luminosidad y la temperatura influyeron significativamente en la duración de las visitas individuales y en la deposición de polen, condicionando tanto las decisiones individuales de forrajeo como los patrones colectivos de visita. El patrón horario no lineal de deposición de polen, con un pico a las 11:00 horas, refleja la interacción entre la dinámica de antesis, la receptividad del estigma y las condiciones ambientales a lo largo de la mañana.

En tercer lugar, la comparación entre visitas individuales y grupales evidenció un patrón variable según las condiciones horarias: en la mayoría de los bloques horarios la eficiencia por visita individual fue inferior a la proyectada por el modelo grupal, evidenciando interacciones subaditivas asociadas al acicalamiento del polen y la redistribución del forrajeo entre flores disponibles. Sin embargo, a las 11:00 horas —período de máxima receptividad estigmática— la deposición observada en visitas únicas no difirió significativamente de la proyectada por el modelo grupal, lo que indica una interacción de tipo aditivo en esa ventana de máxima eficiencia. El GLM presentó el mejor ajuste global a los datos grupales ($AIC = 539,82$; R^2 McFadden = 0,661), describiendo adecuadamente la relación entre la tasa de visitas y la deposición de polen a escala colectiva.

En cuarto lugar, la presencia ocasional de *Bombus terrestris* como visitante floral reveló una contribución significativamente mayor a la deposición de polen en comparación con *A. mellifera* en solitario, con una deposición 3,2 veces superior en flores con presencia conjunta de ambas especies. Este resultado es consistente con la hipótesis de complementariedad funcional entre polinizadores, que postula que la coexistencia de especies con distintos atributos morfológicos y conductuales puede optimizar el servicio de polinización más allá de lo que lograría cualquier especie de forma aislada.

Conclusiones prácticas

La introducción de colmenas de *A. mellifera* debería concentrarse en el inicio de la floración del cultivo, período en que la eficiencia por visita es máxima dada la menor competencia floral y la mayor disponibilidad y viabilidad del polen, y no cuando la floración ya está avanzada como suele ocurrir en la práctica agrícola habitual.

La densidad floral masculina debe ser considerada en el manejo del cultivo, dado que densidades elevadas de flores estaminadas pueden reducir la deposición efectiva de polen en las flores femeninas aun cuando la actividad de visitas sea alta.

Dado que *Bombus terrestris* es una especie invasora asilvestrada en Chile, no se recomienda la provisión deliberada de colonias comerciales de esta especie, por los riesgos que representa para la conservación de los polinizadores nativos. Sin embargo, los resultados de este estudio muestran que

su presencia espontánea en condiciones naturales del cultivo puede tener un impacto positivo sobre la deposición de polen, lo que constituye un servicio ecosistémico relevante para la agricultura. En consecuencia, se recomienda favorecer el incremento de la diversidad de polinizadores en los cultivos mediante el manejo del hábitat, a través del establecimiento de franjas florales en los bordes del cultivo y la instalación de hoteles de abejas, medidas que promueven la presencia de polinizadores silvestres nativos y complementan la actividad de *A. mellifera*, especialmente en condiciones de alta densidad floral donde su eficiencia individual disminuye.

En conjunto, esta investigación demuestra que la eficiencia de polinización del zapallo camote depende de la interacción entre densidad floral, microclima y comportamiento de forrajeo de *Apis mellifera*, y no exclusivamente de la frecuencia de visitas. Estos hallazgos entregan bases científicas relevantes para el manejo de polinizadores en sistemas hortícolas dependientes de insectos en Chile central, destacando la importancia de considerar tanto la calidad de las visitas como el contexto ambiental y la composición del ensamblaje de polinizadores. En particular, el manejo del hábitat mediante franjas florales y hoteles de abejas emerge como una estrategia promisorio para incrementar la diversidad de polinizadores silvestres y optimizar el servicio de polinización del cultivo de manera ecológicamente sustentable.