

TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Servicio Ecosistémico de Polinización en Sistemas Productivos con Diferentes Usos del Suelo del Espinal Entrerriano, Argentina.

por

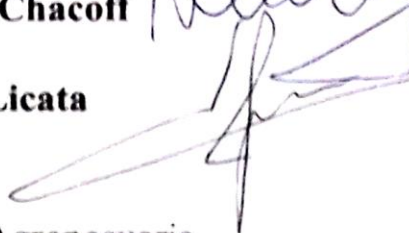
Biol. Pablo Cavigliasso



Directora: Dra. Natacha P. Chacoff



Co-Director: Dr. Julian Licata



Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria,
Estación Experimental Agropecuaria Concordia



**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES
UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA**

Córdoba, Argentina 2019

COMISIÓN ASESORA

Dr. Mariano Devoto, Facultad de Agronomía (CONICET-UBA)

Dra. Lorena Ashworth, Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV, CONICET-UNC)

Dra. Natacha P. Chacoff, Instituto de Ecología Regional (IER, CONICET-UNT)

DEFENSA ORAL Y PÚBLICA

Lugar y Fecha: 30 de abril de 2020 (defensa por videoconferencia)

Calificación: Sobresaliente (10)

TRIBUNAL

Firma:

Aclaración: Dr. Mariano Devoto

Firma:

Aclaración: Dra. Lorena Ashworth

Firma:

Aclaración: Dra. Julia Astegiano

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer tanto a mis directores doctorales Natacha Chacoff y Julián Licata como a mi directora de beca Beatriz Díaz, por haberme aconsejado y guiado en el proceso de realización de la tesis.

A mi Consejo Asesor, Mariano Devoto y Lorena Ashworth, quienes estuvieron guiándome siempre con la mejor predisposición y con aportes que mejoraron en gran medida esta tesis.

A todos aquellos que me ayudaron en la identificación de polinizadores, ensayos de laboratorio y otras tareas relacionadas con la tesis: Mariano Lucia, Leopoldo Álvarez, Arturo Roig-Alsina, Vanesa Lare, Cecilia Chaliol, entre otros tantos.

A los compañeros, Marina Basualdo, Fernanda Rivadeneira, Alejandro Batistella, Daniel Paulino, Fernando Bello, Daniel Vazquez, Javier Rosenbaum, Ciro Mastrandrea, Javier Oberschelp, Leonel Harrant, que siempre están presentes para darme un buen consejo.

A mi tan apreciado colega, compañero y amigo, Colin C. Phifer, con el que emprendimos tantos proyectos juntos y, aun cansados, siempre con la mejor energía.

A todos los que me ayudaron con el trabajo de campo, sin los cuales no hubiera podido realizarlo, en especial a: Samuel Oliveira, Erika Adams, Nicolas Monzón y Sandra Debona.

Al personal de la Estación Experimental Agropecuaria Concordia y Doctorado en Ciencias Biológicas de la UNC.

A todo el equipo de trabajo y compañeros del Programa Nacional Apícola quienes me han apoyado y brindado la libertad necesaria para proyectar este trabajo.

A mis compañeros de cursos y a mis amigos presentes y pasados.

Un agradecimiento especial para mi pareja, compañera y madre de mi hija, Natalia Guidobaldi, la cual me acompañó en todo el proceso de la tesis, apoyándome y aguantando mis momentos aun en tiempos difíciles. A mi hija, Emma Cavigliasso, quien cambio mi forma de percibir mis días.

Por último, quiero agradecer a mi familia, ya que sin el apoyo de ellos no hubiera llegado hasta aquí. Ervin, Nora, Agustín y Nicolas, gracias por estar siempre que los necesito.

PUBLICACIONES DERIVADAS

Capítulo 2: **Cavigliasso, Pablo;** Bello, Fernando; Rivadeneira, Maria Fernanda; Monzón, Nicolas Oscar; Gennari, Gerardo Pablo; Basualdo, Marina (2020). **Pollination efficiency of managed bee species (*Apis mellifera* and *Bombus pauloensis*) in highbush blueberry (*Vaccinium corymbosum*) productivity.** Journal of Horticultural Research. En prensa (JHR-02050-2019-04)

Capítulo 2-3: Dainese M.; Martin E.A.; Aizen M.; Albrecht M.; Bartomeus I.; Bommarco R.; ...; **Cavigliasso P.;** ... & Ghazoul, J. (2019). **A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production.** Science advances, 5(10), eaax0121 DOI: 10.1126/sciadv.aax0121

Capítulo 4: **Pablo Cavigliasso;** Colin C. Phifer; Erika M. Adams; David Flaspohler; Gerardo P. Gennari; Julián A. Licata; Natacha P. Chacoff (2019). **Spatio-Temporal Dynamics of Landscape Use by the Bumblebee *Bombus pauloensis* (Hymenoptera: Apidae) and its relationship with pollen provisioning.**

bioRxiv (2019) 612564 (<http://biorxiv.org/cgi/content/short/612564v1>). En revisión

INDICE GENERAL

COMICION ASESORA	i
AGRADECIMIENTOS	ii
PUBLICACIONES DERIVADAS	iii
INDICE GENERAL	iv
ÍNDICE DE IMÁGENES, MAPAS, TABLAS Y FIGURAS	vii
RESUMEN	xiii
SUMMARY	xiv

Introducción general

1

I.1	Heterogeneidad espacial: Conceptos y percepción	5
I.2	Servicios ecosistémicos: definición y alcance	8
I.3	Area de estudio: Principales usos y transformación del paisaje	14
I.4	Objetivos y estructura de la tesis	17

CAPITULO 1

20

Influencia de la composición del paisaje en las comunidades de abejas

1.1	INTRODUCCIÓN	20
1.1.1	Objetivo específico, hipótesis y predicciones	24
1.2	METODOLOGÍA	25
1.2.1	Zona de estudio	25
1.2.2	Diseño experimental	26
1.2.3	Análisis de datos	29
1.2.3.1	Comunidades de abejas en relación a la heterogeneidad del paisaje	31
1.2.3.2	Heterogeneidad configuracional del paisaje: diversidad de recursos florales (Índice de Recursos Florales)	34
1.2.3.3	Heterogeneidad compositiva del paisaje	38
1.2.3.4	Estructura funcional de las comunidades de abejas en relación a la heterogeneidad del paisaje	39
1.3	RESULTADOS	42
1.3.1	Comunidades de abejas en relación a la heterogeneidad del paisaje	46
1.3.2	Estructura funcional de las comunidades de abejas en relación a la heterogeneidad del paisaje	52
1.4	DISCUSIÓN	58
1.4.1	Conclusiones	65

CAPITULO 2

Dependencia y eficiencia de la polinización entomófila en *Vaccinium corymbosum* var. Emerald: Efectos sobre la formación y calidad de fruta 67

2.1	INTRODUCCIÓN	67
2.1.1	Objetivos específico, hipótesis y predicciones	71
2.2	METODOLOGÍA	72
2.2.1	Material vegetal utilizado	72
2.2.2	Dependencia de <i>V. corymbosum</i> var. Emerald a la polinización entomófila	73
2.2.2.1	Análisis de datos	78
2.2.3	Eficiencia de polinizadores comerciales	78
2.2.3.1	Análisis de datos	84
2.3	RESULTADOS	84
2.3.1	Dependencia a la polinización entomófila de la var. Emerald	84
2.3.2	Eficiencia de polinizadores comerciales	88
2.4	DISCUSIÓN	92
2.4.1	Dependencia de <i>V. corymbosum</i> var. Emerald a la polinización entomófila	92
2.4.2	Eficiencia de polinizadores comerciales	93
2.4.3	Conclusiones	96

CAPITULO 3

Efecto de la heterogeneidad espacial sobre las interacciones planta-polinizador 98

3.1	INTRODUCCIÓN	98
3.1.1	Objetivos específico, hipótesis y predicciones	100
3.2	METODOLOGÍA	101
3.2.1	Zona de estudio	101
3.2.2	Estructura del paisaje	104
3.2.3	Interacciones planta-polinizador	105
3.2.4	Análisis de datos	106
3.3	RESULTADOS	107
3.3.1	Influencia de la heterogeneidad espacial sobre las interacciones planta – polinizador	107
3.3.2	Formación y calidad de los frutos de arándano en relación a las interacciones planta – polinizador	113
3.4	DISCUSIÓN	116
3.4.1	Influencia de la heterogeneidad espacial sobre las interacciones planta – polinizador	116
3.4.2	Formación y calidad de los frutos de arándano en relación a las interacciones planta – polinizador	120
3.4.3	Conclusiones	123

CAPITULO 4		
	Dinámica espacio-temporal de <i>Bombus pauloensis</i> entorno a los recursos del agroecosistema	127

4.1	INTRODUCCIÓN	127
4.1.1	Objetivo específico, hipótesis y predicciones	130
4.2	METODOLOGÍA	131
4.2.1	Zona de estudio	131
4.2.2	Técnica de captura y seguimiento mediante radio telemetría	131
4.2.3	Métricas de movimiento	134
4.2.4	Selección de hábitats en torno al agroecosistema	135
4.2.5	Uso del recurso floral en torno al agroecosistema	136
4.2.6	Análisis de datos	137
4.3	RESULTADOS	138
4.3.1	Métricas de movimiento	138
4.3.2	Uso del paisaje y los recursos florales entorno al agroecosistema	140
4.4	DISCUSIÓN	143
4.4.1	Conclusiones	146

CAPITULO 5		
	Discusión y conclusiones generales	148

5.1	Escala regional de observación	157
5.2	Escala de paisaje (agroecosistema) y local de observación	159
5.3	Escala puntual de observación	160
5.4	Dinámica de movimiento y uso de los recursos en el agroecosistema	161
5.5	Líneas de investigación a futuro	162
5.6	Limitaciones del estudio	164
5.7	Conclusiones finales	165
5.7.1	Aportes para el área temática	166
5.7.2	Aportes para el manejo de polinización en cultivos	167
5.7.3	Aportes para los tomadores de decisiones	168
	BIBLIOGRAFIA	170
	ANEXOS	209
	Videos	209
	Figuras	210
	Tablas	225
	Estadísticos	266

ÍNDICE DE IMÁGENES, MAPAS, TABLAS Y FIGURAS

Introducción general. 1

Figura I.1. Esquema simplificado de la tesis que incluye la región con sus diferentes configuraciones de paisaje (a), y desglosado el agroecosistema de estudio (b), junto con sus entidades ecológicas (especies, poblaciones de plantas y polinizadores y comunidades). Se presentan la relación de los capítulos y las preguntas abordadas en cada caso con las diferentes escalas de observación (local, paisaje y región). Dentro de las cajas asociadas a las preguntas y su escala espacial (flecha lateral izquierda que denota la superficie de influencia), se muestran las relaciones que serán analizadas (Variables Respuestas ~ Variables Categóricas/Factores). Modificado de **Poggio (2012)**.13

Imagen I.1. Cobertura de los usos del suelo predominantes para la región bajo estudio en tres momentos temporales. Se muestra el cambio contextual de la región con énfasis en los sistemas con mayor representación de la región (**Verón et al., datos sin publicar**, en el marco del proyecto “*OISE-PIRE: Sustainability, Ecosystem Services, and Bioenergy Development across the Americas (A. N°: 1243444)*”). 16

CAPÍTULO 1. 20

Mapa 1.1. Ubicación espacial de la zona bajo estudio comprendida por el departamento Concordia y Colon de la Provincia de Entre Ríos. Las imágenes detallan la estructura fisonómica de los usos del suelo estudiados. De izquierda a derecha y de arriba abajo se observan las plantaciones Forestales, monte Espinal, sistema Agro/Ganaderos y usos Mixtos (en este caso se detalla la presencia de cultivos de arándano). Créditos de las fotos: *Colin C. Phifer*.26

Mapa 1.2. Imagen satelital donde se resaltan los sitios bajo estudio (polígonos de 300 ha.) donde se realizaron los muestreos sistematizados de insectos. 27

Imagen 1.1. Diseño de las Pantraps utilizadas para el muestreo de comunidades de visitantes florales en los diferentes usos del suelo bajo estudio. Se presenta un detalle del estado de las colectas y el sistema de purga de agua para los periodos de lluvias. 28

Tabla 1.1. Escala utilizada para ponderar el parámetro “ P_{fl} ” en cada especie floral por unidad de área. 35

Tabla 1.2. Ejemplos del cálculo del Índice de Recursos Florales correspondiente a dos LUC contrastantes. 36

Tabla 1.3. Ejemplo del cálculo del Índice de Recursos Florales correspondiente a dos unidades muestrales (polígonos) contrastantes. 37

Tabla 1.4. Rasgos funcionales utilizados para describir a cada especie de abeja que comprenden las comunidades censadas. Los rasgos funcionales fueron tomados de la base de datos de “U.S. Geological

Survey Great Lakes Science Center” facilitada por Jeff Schaeffer y Sara Friedline-Diller (**USGS Bee Inventory and Monitoring Lab, 2016**). El rasgo que describe el tamaño (SIZE) fue agregado dada la información que facilita (**Greenleaf et al., 2007**). 40

Tabla 1.5. GLMM para los Estimadores de las comunidades de abejas en función de los usos del suelo estudiados. 43

Figura 1.1: Comparación de los usos del suelo bajo estudio mediante GLMM. Se grafican las diferencias encontradas en cada uno de los estimadores seleccionados para las comunidades de abejas, en media (\pm EE). A) Abundancia y B) Riqueza de abejas; C) diversidad de Chao-1 y D) diversidad equivalente de especies “D”. 44

Figura 1.2. Curvas de Acumulación de Especies de abejas para cada uno de los usos del suelo comparados (Usos Mixtos, Agro-ganaderos, plantaciones Forestales y Espinal). Las curvas representan la acumulación de especies en muestreos sucesivos, a nivel de transecta, en el total de polígonos de un mismo uso del suelo. El eje de las abscisas está representando el número de transectas (observaciones) acumuladas. 45

Tabla 1.6. Resumen de los estadísticos de cada modelo para los estimadores de las comunidades de abejas en función de la diversidad de recursos florales. Se presenta el correspondiente valor de AIC. 46

Figura 1.3. Riqueza de las comunidades de abejas en función a la diversidad de recursos florales en el paisaje (IRF). Los puntos negros corresponden a la totalidad de los datos para denotar la dispersión de los mismos, los puntos representan los estimadores calculados para cada polígono (*Grises*: Uso forestal, *Amarillos*: Uso mixto, *Rojos*: Uso agrícola, *Azules*: Bosque espinal, 1|Polígono/Transecta) y la línea roja a la función del mejor modelo GLMM entre las variables relacionadas (curva estimada a través de la función “*predict*”). 47

Tabla 1.7. Estimadores de las comunidades de abejas en relación al efecto aditivo de las variables elegidas para representar la heterogeneidad del paisaje (GAMM). Se presenta el estimador para los factores fijos (Est_F) y su error estándar (EE_F), la significancia para cada término del modelo (*p-F*, *p-S1* y *p-S2*), el coeficiente de determinación ajustado para el modelo (R-sq(adj)), el porcentaje de la devianza explicada (Dev. expl. %), el valor de Akaike para cada modelo (AIC) y su Δ AIC (los mejores modelos tienen un valor Δ AIC = 0). 48

Figura 1.4. Representación tridimensional del mejor modelo aditivo (Función: N° de spp. de abejas ~ IRF + s(SPP.FL) + s(LUC)). En el mismo se plasma el efecto aditivo presentado por la heterogeneidad configuracional, representada por la diversidad de recursos florales (IRF), y la compositiva, representada por el número de LUCs en relación a la riqueza de abejas, mostrando el aporte adicional de usos del suelo diversificados con mayor oferta de recursos florales. 49

Tabla 1.8. Regresión Múltiple Stepwise, con dirección aditiva de los pasos de selección de las variables predictoras (porcentaje de coberturas vegetales predominantes), para los estimadores de las comunidades de abejas a escala regional. 50

Figura 1.5. Riqueza de abejas en relación al porcentaje de cobertura por plantaciones Forestales y cultivos Agrícolas. Los puntos negros corresponden a la totalidad de los datos para denotar la dispersión de los mismos, los puntos azules representan los estimadores calculados para cada polígono, (1|Polígono/Transecta) y la línea roja a la función del mejor modelo GLMM entre las variables relacionadas (curva estimada a través de la función “*predict*”). 51

Tabla 1.9. Influencia a escala regional de los usos del suelo estudiados sobre la abundancia de especies de abejas que representan diferentes rasgos funcionales en las comunidades. Resumen de los estadísticos de cada modelo (GLMM). Se reportan los estadísticos de la prueba de Wald (valor de *F* y *p*) para la comparación de la variable categórica “LU” usada como factor fijo. Los modelos se encuentran en el **Estadístico S1.6**. 53

Figura 1.6. Análisis multivariado de Componentes Principales para los grupos de rasgos funcionales SOC y NSM en relación con la heterogeneidad compositiva (A) y configuracional (B) del paisaje. ... 56

Figura 1.7. Análisis multivariado de Componentes Principales para los grupos de rasgos funcionales FOR, TOL y SIZE en relación con la heterogeneidad compositiva (A) y configuracional (B) del paisaje. 57

CAPITULO 2. 67

Imagen 2.1. Fenología de *Vaccinium corymbosum* var. Emerald. 73

Imagen 2.2. Planta de *Vaccinium corymbosum* var. Emerald en plena floración con los 3 tratamientos en curso. 74

Imagen 2.3. Detalle de ramillete excluido para el tratamiento de autogamia. 75

Imagen 2.4. Detalle de la metodología de polinización manual en ramillete del tratamiento de polinización exógama. 75

Imagen 2.5. Detalle del proceso de emasculación floral. La imagen de la izquierda muestra un ramillete floral antes del procedimiento y la derecha, posterior al mismo. La imagen detalle central muestra a un operador que, mediante tijera de disección, se encuentra extirpando las corolas y anteras. 76

Imagen 2.6. Croquis de la distribución de los tratamientos detallando los diferentes elementos del diseño experimental. 80

Imagen 2.7. Esquema de las dimensiones de las jaulas de exclusión para los tratamientos AP y BP. . 81

Imagen 2.8. Tratamientos con exclusiones. A- Jaula donde se realizó el BP, se puede observar la ubicación de la colmena comercial de *B. pauloensis*; B- Detalle de la colmena comercial producida por la empresa *Brometan* S.A. usada para el servicio de polinización; C- Jaula donde se realizó el tratamiento AP donde se ve la colmena de *A. mellifera*; D- Exclusión total para el AU. 82

Figura 2.1. Formación de frutos en plantas de <i>V. corymbosum</i> con diferentes tratamientos de polinización. Las cajas se encuentran representando el rango intercuartil (Q1-Q3), dentro del cual se denota, con un punto la media y con una línea transversal la mediana. Las barras de error marcan la variabilidad de los datos con su límite mínimo y máximo.	85
Imagen 2.9. A)- Ramilletes de cada tratamiento sobre la misma planta. B)- Detalle de la fruta cosechada en cada tratamiento.	86
Figura 2.2. Peso (g) de las bayas formadas en plantas de <i>V. corymbosum</i> para cada uno de los 4 tratamientos de polinización. Resultados presentados en promedio \pm EE.	87
Figura 2.3. Número de semillas fecundadas por bayas formadas en plantas de <i>V. corymbosum</i> para cada uno de los 4 tratamientos de polinización. Resultados presentados en promedio \pm EE.	87
Figura 2.4. Frecuencia de visitas observada, expresada como número de visitas en un periodo de 5 minutos, para cada uno de los tratamientos con polinización entomófila planteados. Resultados presentados en promedio \pm EE.	88
Figura 2.5. Box plot que muestra la variabilidad del porcentaje de fruta formada en cada uno de los tratamientos de polinización realizados sobre plantas de <i>V. corymbosum</i>	89
Figura 2.6. Numero de semillas fecundadas por fruto en plantas de <i>V. corymbosum</i> bajo los tratamientos con polinización entomófila planteados y contrastados con lo observado para la reproducción autogámica	90
Tabla 2.1. Tabla resumen de los estimadores de productividad, fecundidad, morfología y calidad de fruta de <i>V. corymbosum</i> para cada tratamiento.	91
CAPITULO 3.	98
Mapa 3.1. Distribución geoespacial de los lotes de <i>Vaccinium corymbosum</i> bajo estudio. El mapa de la parte superior corresponde a la región (Mapa 1.2) y detalla con que uso del suelo se encuentran asociados los lotes. A- Lotes ubicados al sur de la intercepción entre la RN14 y la RP4 en la provincia de Entre Ríos; B- Lotes ubicados al norte de la intercepción entre la RN14 y la RP4.	103
Imagen 3.1. Representación de la clasificación en diferentes categorías de hábitats dentro de los polígonos circulares de 1000 m de radio donde se incluyen los lotes de arándano estudiados.	105
Tabla 3.1. Detalle de los modelos seleccionados para cada variable respuesta extraída de los ensambles de visitantes florales en lotes de arándano, con los factores fijos (solo se incluyen los factores que quedaron seleccionados en los modelos mejor clasificados según su valor de Akaike). Además, se muestra la estructura del error, el estimador, el error estándar (ES), el valor <i>Z</i> y el valor <i>p</i>	109

Figura 3.1. Número de visitas de *Apis mellifera* en lotes de *Vaccinium corymbosum* en función del Índice de Recursos Florales dentro de los polígonos circularares donde están insertos los lotes estudiados. Los puntos azules corresponden al número de visitas realizadas por *A. mellifera* sobre los ramilletes florales en los diferentes lotes (1|Momento). La línea roja indica la curva de tendencia y las líneas negras el intervalo de confianza entre las variables. 110

Figura 3.2. Influencia de la cantidad de recursos florales (IRF) y la Riqueza de categorías de hábitats presentes dentro de los polígonos circularares donde están insertos los lotes estudiados (LUCs), en relación a la frecuencia de visita de *Bombus pauloensis* en cultivos de *Vaccinium corymbosum*. Se muestra el efecto aditivo de ambos indicadores (**Estadístico S4.1**, grafico realizado mediante la función “*vis.gam*” del paquete *mgcv*). 110

Figura 3.3. Se presenta el efecto del momento de la floración de *Vaccinium corymbosum* sobre el número de visitas de *Bombus pauloensis* en función a las variables número de LUCs y IRF. Los puntos azules corresponden al número de visitas realizadas por *B. pauloensis* sobre los ramilletes florales de arándano en los diferentes sitios. La línea roja indica la curva de tendencia y las líneas negras la zona de confianza entre las variables. 111

Tabla 3.2. Detalle de los modelos seleccionados para cada una de las variables respuestas extraídas de los ensambles de visitantes florales en cultivos de arándano, con las coberturas vegetales como factores fijos (solo se incluyen los factores que quedaron seleccionados en el modelo final). Además, se muestra la estructura del error, el estimador, el error estándar (ES), el valor *Z* y el valor *p*. 112

Tabla 3.3. Presentación de los modelos que mejor explican la formación de fruta en plantas de arándano. 114

Figura 3.4. Formación de frutos en función a la frecuencia de visita de (A) *Bombus pauloensis* y (B) *Syrphus ribesii*. Los puntos negros corresponden a la totalidad de los datos para denotar la dispersión de los mismos, los puntos azules representan los estimadores calculados para cada polígono, (1|Lote/Planta) y la línea roja a la función del mejor modelo GLMM entre las variables relacionadas (curva estimada a través de la función “*predict*”). 115

CAPITULO 4. 127

Imagen 4.1. A) Inmovilización del individuo a seguir en un tubo de goma suave con un émbolo de espuma; El transmisor se adjuntó con pegamento de acción rápida. B) Reina de *B. pauloensis* con transmisor forrajeando en flores de arándanos. C) Método de censo y seguimiento mediante operadores con receptor y antena. *Créditos de las fotos: P. Cavigliasso.* 133

Tabla 4.1. Valor de Media (\pm Desviación Estándar) de los parámetros de tamaño y forma de los MCP determinados por telemetría, en ambas etapas de forrajeo para reinas de *Bombus pauloensis*. 138

Figura 4.1. Ubicación de los MCP observados en ambas etapas de monitoreo. Se resaltan las áreas de forrajeo (MCP) de las diferentes reinas de <i>B. pauloensis</i> y, en el caso de la etapa post- establecimiento de los nidos se incluye la ubicación de los nidos.	139
Figura 4.2. Mapas de densidad de kernel de ambas etapas de seguimiento de las reinas de <i>B. pauloensis</i> . Los valores rojos (colores cálidos) indican alta probabilidad de presencia, mientras que los colores fríos (azul) tienden a valores de baja probabilidad.	140
Tabla 4.2. Ocupación proporcional (proporción de puntos) dentro de las diferentes coberturas vegetales (LU) cuantificadas en áreas de forrajeo utilizadas por reinas de <i>Bombus pauloensis</i> capturadas pre- y post- nidificación. Se presentan los estimadores calculados mediante GLMM. ...	141
Tabla 4.3. Media (\pm Desviación Estándar) de la diversidad de polínica y la proporción de polen de las especies florales mejor representadas en reinas de <i>B. pauloensis</i> para cada momento de la floración del arándano.	142
CAPITULO 5.	148
Figura 5.1. Diagrama simplificado de la tesis que resume los principales resultados obtenidos en las diferentes escalas de observación (Regional y local). La dirección y color de las flechas de relación determinan la influencia (+/-) de las variables predictoras (origen de las flechas) sobre los estimadores. Además, se incluye la dinámica de utilización de los recursos presentes en el agroecosistema por las reinas de <i>B. pauloensis</i> (flechas amarillas) en donde se explicitan los principales recursos utilizados al momento pre- (T1) y post- (T2) fundación de sus nidos y en que usos del suelo principalmente los adquiere.	156

RESUMEN

Servicio Ecosistémico de Polinización en Sistemas Productivos con Diferentes Usos del Suelo del Espinal Entrerriano, Argentina.

La intensificación agrícola y la heterogeneidad del paisaje afectan la composición de las comunidades bióticas, estructurando los recursos presentes en el paisaje y las especies e interacciones que sostienen los agroecosistemas. Para evaluar esto, se estudió el sistema en torno a lotes de arándano, insertos en el paisaje del espinal entrerriano, el cual está compuesto por diferentes usos del suelo (agroganadero, forestal y mixto) que modelan las comunidades de polinizadores interactuantes, especialmente a las abejas.

En este trabajo, se consideraron componentes de la heterogeneidad configuracional y composicional del paisaje a diferentes escalas de observación (regional, paisaje y local) para evaluar el efecto de cambios en el paisaje sobre el servicio ecosistémico de polinización brindado por la entomofauna. Durante la primera temporada se examinó a escala regional la influencia de los usos del suelo representativos de la región sobre las comunidades de abejas (taxonómicamente y funcionalmente). En una segunda etapa se exploró la dinámica espacio-temporal del uso de los recursos (nutricionales y nidificación) presentes en agroecosistemas de arándano por los polinizadores nativos, usando a *Bombus pauloensis* como modelo. Como tercer etapa, se evaluó el grado de dependencia de *Vaccinium corymbosum* var. Emerald a la polinización entomófila (formación y calidad de los frutos) relacionando los componentes de la heterogeneidad del paisaje con el grado de interacción del ensamble de polinizadores, para analizar la influencia del paisaje local sobre las interacciones arándano-polinizadores y el servicio que proveen. Finalmente, en una cuarta etapa, se evaluó la eficiencia de los polinizadores manejados utilizados en los lotes de arándano sobre la formación y calidad de los frutos.

En general, la mayor escala (región) fue la más importante y consistente en la estructuración de las comunidades de abejas, aunque la escala local (entorno predial) afectó la regulación del servicio de polinización, mediante el aporte generado por el ensamble de polinizadores dentro de los lotes. Los procesos (regulación de la biodiversidad) ocurridos en escalas superiores (regional) se reflejaron en el aporte del ensamble de polinizadores a escala local, resultando en la formación y calidad diferencial de frutos de arándano. A esta escala, diferentes polinizadores presentan efectos particulares a cambios en los componentes de la heterogeneidad espacial, modificando su frecuencia de interacción y, por ello, la contribución a los rindes (eficiencia de cada especie). Al respecto, la conservación de los recursos florales y una riqueza de hábitats, principalmente en sistemas de producción extensiva (sistemas agrícolas y plantaciones forestales), parecerían ser fundamentales para sostener comunidades diversas de polinizadores en el tiempo y aumentar la calidad del servicio de polinización en los agroecosistemas.

Se concluye que es de importancia considerar todos los componentes de la heterogeneidad espacial y las interacciones entre el manejo local y los elementos del paisaje a la hora de realizar gestiones tanto a escala local como regional. Las interacciones particularmente observadas, resaltan la necesidad de mantener la heterogeneidad tanto de hábitats como de recursos florales para sostener comunidades de polinizadores diversas y de esta forma proveer de un servicio de polinización adecuado y de calidad a nuestros agroecosistemas.

Palabras clave: Heterogeneidad del paisaje – Agroecosistemas – Comunidades de abejas – Ensamble de polinizadores – *Vaccinium corymbosum* – Polinización

SUMMARY

Ecosystem Service of Pollination in Productive Systems with Different Land Uses of Entrerriano Espinal, Argentina.

Agricultural intensification and landscape heterogeneity affect the composition of biotic communities, structuring the resources present in the landscape and the species and interactions that support agroecosystems. To evaluate this, the system was studied around blueberry fields, inserted in the Entre Ríos spinal landscape, which is composed of different land uses (agro- cattle rancher, forestry and mixed) that model the communities of interacting pollinators, especially to bees.

In this work, components of the configurational and compositional heterogeneity of the landscape were considered at different observation scales (regional, landscape and local) to evaluate the effect of changes in the landscape on the pollination ecosystem service provided by the entomofauna. During the first season, the influence of representative land uses of the region on bee communities (taxonomically and functionally) was examined on a regional scale. In a second stage, the spatio-temporal dynamics of the use of resources (nutritional and nesting) present in blueberry agroecosystems by native pollinators was explored, using *Bombus pauloensis* as a model. As a third stage, the degree of dependence of *Vaccinium corymbosum* var. Emerald to entomophilic pollination (fruit formation and quality) relating the components of landscape heterogeneity with the degree of interaction of the pollinator assembly, to analyze the influence of the local landscape on the blueberry-pollinator interactions and the service they provide. Finally, in a fourth stage, the efficiency of the managed pollinators used in the blueberry fields on fruit formation and quality was evaluated.

In general, the largest scale (region) was the most important and consistent in the structuring of bee communities, although the local scale (farm environment) affected the regulation of the pollination service, through the contribution generated by the assembly of pollinators within of the fields. The processes (regulation of biodiversity) that occurred on higher scales (regional) were reflected in the contribution of the pollinator assembly to the local scale, resulting in the formation and differential quality of blueberry fruits. At this scale, different pollinators present particular effects to changes in the components of spatial heterogeneity, modifying their frequency of interaction and, therefore, the contribution to yields (efficiency of each species). In this regard, the conservation of floral resources and richness, of habitats, mainly in extensive production systems (agricultural systems and forest plantations), would seem to be fundamental to sustain diverse pollinator communities over time and increase the quality of the pollination service in agroecosystems.

It is concluded that it is important to consider all the components of spatial heterogeneity and the interactions between local management and the elements of the landscape when carrying out actions at both local and regional levels. The particularly observed interactions highlight the need to maintain the heterogeneity of both habitats and floral resources to sustain diverse pollinator communities and thus provide an adequate and quality pollination service to our agroecosystems.

Keywords: Landscape Heterogeneity - Agroecosystems - Bee communities - Pollinator assembly - *Vaccinium corymbosum* - Pollination

Introducción General

Las síntesis meta-analíticas recientes han demostrado que, en general, la reducción en la riqueza de especies resulta en una disminución en la abundancia o producción de biomasa a nivel trófico, lo que se ve reflejado en un agotamiento de los recursos que sustentan las comunidades (**Cardinale et al., 2006; Tylianakis et al., 2008b; Sanchez-Bayo & Wayckhuys, 2019**) afectando negativamente a los servicios de los ecosistemas (**Balvanera et al., 2006; Dainese et al., 2019**). Sin embargo, los resultados sobre esta temática son notablemente variables (**Hedlund et al., 2003**) habiendo trabajos que encuentran tendencias negativas (**Finke & Denno, 2004**) y otros más sin efectos consistentes (**Rodríguez & Hawkins, 2000**). Un importante avance en la literatura, ha sido el reconocimiento de que tanto la tendencia como la dirección de la relación entre la biodiversidad y el funcionamiento del ecosistema pueden depender en mayor medida de la heterogeneidad espacial, definida por la composición y configuración de los hábitats presentes en un paisaje determinado (**Cardinale et al., 2000; Wellnitz & Poff, 2001; Fridley, 2002; Mouquet et al., 2002; Dimitrakopoulos & Schmid, 2004; Wardle & Zackrisson, 2005; Aguilar et al., 2018**) lo que podría explicar en parte la variabilidad en los resultados observados entre diferentes estudios. A escala regional, definida por **Meyer et al. (2000)** como un mosaico de uso del suelo muy heterogéneos que puede incluir conurbaciones extensas y áreas municipales (área >1000 km²), el efecto de la diversidad de polinizadores sobre el producto neto de la polinización (en este caso la formación de frutos) depende del sistema reproductivo de la planta y la actividad de las especies de visitantes florales, la cual cambia frente a variaciones en los recursos presentes en el paisaje (**Steffan-Dewenter & Westphal, 2008**). Asimismo, la persistencia de los polinizadores dependerá de la conservación de ciertos hábitats que brindan recursos de calidad entorno a los cultivos como de las prácticas de manejo local que puedan mitigar el impacto de una agricultura convencional (Ej.: manejo agroecológico u orgánico) (**Kennedy et al., 2013**). Partiendo de este marco, esta tesis pretende conocer cómo diferentes componentes del paisaje de la ecorregión del Espinal entrerriano afectan la estructura de las comunidades de abejas y el



servicio ecosistémico que éstas brindan en agroecosistemas con alta dependencia a la polinización como es el cultivo de arándano.

El desarrollo de nuevos métodos de cultivo desde la década de 1960 acarrió la mecanización, la implementación de sistemas de monocultivo, el aumento del uso de insumos agronómicos (riego, fertilizantes, pesticidas, herbicidas químicos) y el mejoramiento de variedades de alto rendimiento (**Tilman et al., 2002**), promoviendo la intensificación agrícola. El crecimiento demográfico impulsó un aumento de la productividad de los cultivos (**Tilman et al., 2002**) lo que generó un costo para la biodiversidad (**Krebs et al., 1999; Sanchez-Bayo & Wayckhuys, 2019**). Esta tendencia redujo la calidad del hábitat a escala local en lo que respecta a la capacidad de proveer recursos para el mantenimiento de comunidades biodiversas, lo que resultó en paisajes agrícolas simplificados con menor diversidad y disponibilidad de hábitats naturales o seminaturales (**Tscharntke et al., 2005**) y la reducción del aprovisionamiento de servicios ecosistémicos en todas las escalas (**Cardinale et al., 2012**). En general, la evidencia resalta que los modelos productivos post-revolución verde van en contra de la conservación de los servicios ecosistémicos, afectando negativamente la diversidad de insectos polinizadores y controladores de plagas en el tiempo (**Biesmeijer et al., 2006; Hendrickx et al., 2007**), de aves y carnívoros, lo que modifica el servicio de dispersión de semillas y control de especies transmisoras de enfermedades zoonóticas (Ej.: roedores) (**Medan et al., 2011**), además de reducir la fertilidad del suelo (**Power, 2010**). En todos los casos, la producción agrícola depende en cierta medida de estos servicios ecosistémicos (**Tscharntke et al., 2012**) y, aun así, su intensificación emerge como una de las mayores presiones de cambio (**Potts et al., 2010**).

Ante la intensificación agrícola, los paisajes naturales con una estructura botánica originalmente diversa y altamente estructurada se han convertido en áreas mucho más uniformes que consisten casi exclusivamente en unidades agrícolas de uso intensivo (**Robinson & Sutherland, 2002**). Este cambio de uso del suelo, sumado a los factores derivados del actual modelo productivo, altera permanentemente los hábitats y destruye áreas naturales ricas en recursos florales y sitios de nidificación para abejas silvestres (**McKinney, 2002; Banaszak-Cibicka & Zmihorski, 2012; Basu et al., 2016**). Estos hallazgos son alarmantes en términos de seguridad alimentaria para el futuro cercano (**Allen-Wardell et al., 1998**), ya que el 75% de las especies cultivadas de mayor importancia dependen en cierta medida de los servicios de polinización, contabilizando el 35% de la producción mundial de cultivos para consumo humano (**Klein et al., 2007; Winfree et al., 2011^a; Bartomeus et al., 2014**). A modo de ejemplo de cómo la producción agrícola se ve influenciada por áreas naturales colindantes, en

cultivos de sandía (*Citrullus lanatus*) se ha demostrado que en parcelas con manejo orgánico cercanas a hábitats naturales las comunidades de insectos nativos podrían proporcionar servicios completos de polinización, aun sin la suplementación con abejas melíferas, siendo este servicio superior al observado en cultivos con manejo orgánico o convencional sin hábitats naturales cercanos (**Kremen et al., 2002**); relación que se encuentra reflejada en una mayor cantidad de frutos formados (**Garantonakis et al., 2016**). Sin embargo, hasta la fecha tales estimaciones siguen siendo especulativas dado que la disminución de los servicios de polinización locales, no parecen tener una colinealidad con la disminución global observada en el rendimiento de los cultivos dependientes de polinizadores (**Aizen et al., 2008; Ghazoul & Koh, 2010**). Por lo tanto, desde el punto de vista de la conservación como de la seguridad alimentaria, es crítico determinar en qué medida los efectos locales de la intensificación agrícola observados sobre la biodiversidad afectan el rendimiento de cultivos dependientes a la polinización entomófila, temática que se convierte en una cuestión de interés político nacional e internacional (**IPBES-7, 2019**). El abordaje de esta temática a escala de país es particularmente relevante ya que las directivas relativas a los objetivos agrícolas y de conservación a menudo se generan a este nivel (**Deguines et al., 2014**). En el caso del cultivo de arándano en Argentina, cuya producción se destina a la exportación, los beneficios a la producción producto de la conservación de hábitats naturales o semi-naturales colindantes y el uso de manejos agroecológicos u orgánicos se percibirían tanto en mejoras en la rentabilidad de producción, aumento del mercado (destinos) e inocuidad de los frutos comercializados, al mismo tiempo que se contribuiría a la concientización sobre los beneficios de la biodiversidad en la provisión de servicios ecosistémicos y a la conservación del ambiente.

Estudios anteriores han demostrado que la intensificación agrícola es una de las principales causas de la disminución de la riqueza de especies a escala local (**Dauber et al., 2005; Tylianakis et al., 2008b**). En ese sentido, **Kleijn et al. (2011)** predijeron que la diversidad de especies locales aumentaría en sistemas agrícolas con manejo orgánico, pero no encontraron los resultados esperados, posiblemente debido a efectos confusos del paisaje circundante. Esto demuestra que los procesos ecológicos, como la dinámica de las comunidades y ciclo del agua, que actúan en escalas espaciales regionales pueden impactar en la diversidad de especies locales y, a menudo, tienen un efecto interactivo con la intensidad del uso de la tierra o cambio del uso (Ej.: cambios en la incidencia de plagas, la polinización y/o productividad en cultivos) (**Tscharntke et al., 2005**). Dichos efectos generados por el paisaje pueden manifestarse a dos niveles no exclusivos: 1) heterogeneidad del



paisaje, pudiéndose estimar como la cantidad de recursos presentes (**Tews et al., 2004; Hendrickx et al., 2007**), (2) así también como la cantidad de un hábitat determinado (Ej.: cobertura semi-natural) (**Bergman et al., 2004; Schmidt et al., 2005; Lindborg et al., 2008**). Frente a este contexto, las especies se verán afectadas de diferente manera por la fragmentación del hábitat, modificándose la estructura de la comunidad (**Medan et al., 2011**), las interacciones inter-específicas (**Weiner et al., 2011; Ferreira et al., 2013**) y las funciones ecológicas (**Rader et al., 2014**). En consecuencia, cuando parches de hábitat considerados fuente de diversidad de especies se reducen simultáneamente en tamaño y conectividad, debido a la simplificación del paisaje bajo manejo agrícola, las tasas de extinción resultantes de los efectos estocásticos intrínsecos y extrínsecos a escala local no se compensan, lo que resulta en una recolonización escasa (**Fahrig, 2003; Parvinen, 2004**). Esto se traduce en la disminución de los atributos de las comunidades, la pérdida de diversidad génica y el aumento de la depresión endogámica, dificultando la persistencia de la (meta) población y de ciertas especies (**Burel & Baudry, 2005; Baguette et al., 2013; Aguilar et al., 2019**).

En paisajes producto de la fragmentación, los esfuerzos de conservación se han centrado típicamente en grandes áreas de hábitat natural que se encuentran intactas y bien conectadas (**Fischer et al., 2010**). Estos parches pueden acumular más especies (**MacArthur & Wilson, 1967**), con un gran tamaño de población (**Akçakaya et al., 2007**) y proporcionar hábitats centrales de alta calidad (**Laurance, 2000**). Comparativamente, los parches pequeños de hábitat relegado reciben menor atención en las iniciativas de conservación, incluso cuando pueden desempeñar un papel importante en el mantenimiento de la vegetación remanente (Ej.: especies endémicas), siendo un complemento valioso para el mantenimiento de la conectividad dentro de paisajes agrícolas (debate de SLOSS, ver **RöSch et al., 2015; Tulloch et al., 2015; Aguilar et al., 2018**). Esto ha sido demostrado a través de modelos de red generalizada de conectividad del hábitat, en donde los escalones (parches pequeños) son cruciales para la dispersión de las especies a larga distancia y la reducción del aislamiento de hábitats mayores, contribuyendo a la persistencia espacio-temporal de especies funcionalmente relevantes (**Saura et al., 2014; Herrera et al., 2017**). En regiones dominadas por el hombre, es particularmente importante comprender la relación entre la heterogeneidad espacial y la biodiversidad en paisajes agrícolas (**Benton et al., 2003; Tschardt et al., 2005; Le Roux et al., 2008**). Los paisajes contienen mayor o menor heterogeneidad según la cantidad de diferentes tipos de usos del suelo en producción (Ej.: diferentes cultivos intensivos, tierras ganaderas, huertas, frutales) que se intercalan con otros tipos de cobertura más naturales (Ej.: bosques, humedales, remanentes lineales,

etc.) en un patrón complejo. Estos patrones son característicos de cada sistema de producción agrícola (tradicional, intensivo o extensivo) (Sirami et al., 2007; Fahrig et al., 2011). A partir del anterior planteo se desprende el desafío de, ¿Cómo podría la humanidad minimizar el impacto de producir alimentos para 9 mil millones de personas sobre la biodiversidad? Y, suponiendo que es posible compatibilizar adecuadamente la conservación de la biodiversidad y la producción de alimentos, ¿Qué tipo de agricultura podría ser sostenible generando el menor daño a la biodiversidad? Dado que los sistemas agrícolas se encuentran insertos dentro de paisajes complejos la respuesta correcta siempre será específica del contexto, y tratar de encontrar respuestas suficientemente equilibradas requerirá compromisos a largo plazo. Sin embargo, el modelo actual de producción se encuentra muy cuestionado por una creciente sociedad que demanda por alimentos productos de una agricultura más sostenibles y más amigables y respetuosas con el ambiente. (Kleijn et al., 2009; Geiger et al., 2010; Godfray et al., 2010; Barnosky et al., 2011; Phalan et al., 2011; Vides-Borrell et al., 2019). Lo que señala una necesidad urgente de formas alternativas de producción agrícola. Pablo Tittone (2014) expone que la intensificación ecológica, por otro lado, se define como el medio para hacer un uso intensivo e inteligente de las funcionalidades naturales del ecosistema (soporte, regulación) para producir alimentos, fibra, energía y servicios ecológicos de manera sostenible y a través de un enfoque paisajístico, con el objetivo de diseñar agroecosistemas multifuncionales sostenidos por la naturaleza y sostenibles en su naturaleza. Como consecuencia, las acciones para apoyar la intensificación ecológica a menudo requieren una toma de decisiones colectiva, basadas en conocimiento empírico de campo de buena calidad que también requiere innovación institucional.

1.1- Heterogeneidad espacial: Conceptos y percepción

La disminución global de la biodiversidad ha provocado una reciente explosión de estudios experimentales que abordan la relación entre la biodiversidad y el funcionamiento del ecosistema (Loreau et al., 2001; Hooper et al., 2005). La mayor parte de esta investigación se ha centrado en la relación entre la diversidad y la producción primaria en las comunidades vegetales (Tilman et al., 1997; Hector et al., 1999) debido a que la pérdida de biodiversidad puede tener consecuencias críticas para la producción de alimentos, el secuestro de carbono y el funcionamiento del ecosistema. La polinización se ha examinado dentro de este marco, ya que la pérdida de diversidad de especies en las comunidades de visitantes florales puede reducir la tasa de polinización amenazando la productividad

de los cultivos (**Kremen et al., 2002; Klein et al., 2003; Fontaine et al., 2005; Garibaldi et al., 2016; 2017b**). A pesar de que la polinización por animales es un proceso que se da a escala local (producto del encuentro entre un polinizador y la flor), este encuentro depende de las abundancias de ambas especies (polinizador y flores) y esas abundancias están moduladas por diferentes componentes del paisaje presentes a escala local y también a escala regional (hábitats con comunidades más o menos diversas).

Estudios teóricos sugieren que la heterogeneidad estructural (características físicas) y funcional (recursos brindados por los diferentes hábitats) del paisaje pueden modular la fuerza de la relación diversidad-productividad (**Cardinale et al., 2000**), conociéndose que dicha heterogeneidad promueve la coexistencia de especies a través de la partición de los recursos dentro del paisaje (**Tilman & Kareiva, 2018**). Los trabajos de Leonore Fahrig conceptualizan la heterogeneidad espacial reconociendo explícitamente dos componentes: *heterogeneidad composicional*, que se define como el número y proporción de diferentes tipos de cobertura y/o un patrón espacial más complejo de ellos, y la *heterogeneidad configuracional*, definida como la disposición espacial de los tipos de cobertura (**Fahrig & Nuttle, 2005**). Un paisaje más heterogéneo es un paisaje con mayor variedad de tipos de cobertura. Para ambos componentes, los tipos de cobertura del suelo pueden definirse considerando o no su relevancia para una especie o grupo de especies en particular. Por lo tanto, se hace una distinción importante entre la *heterogeneidad estructural del paisaje*, donde los diferentes tipos de cobertura se identifican por sus características físicas, sin referencia a una especie particular o grupo de especies (Ej.: utilizando imágenes de satélite clasificadas), y la *heterogeneidad funcional del paisaje*, donde se identifican distintos tipos de cobertura en base a diferencias en la dependencia por ciertos recursos que sustentan a una especie o grupos de especies (**Fahrig et al., 2011**). A medida que la disponibilidad del espacio físico asociado con un nicho ecológico aumenta a lo largo de gradientes espaciales, las especies pueden complementarse entre sí ocupando secciones ligeramente diferentes del espacio dentro de este nicho (**Loreau et al., 2003; Dimitrakopoulos & Schmid, 2004**); por lo que es de esperar que los efectos de complementariedad y suplementación se expresen con mayor fuerza en hábitats más heterogéneos con nichos variados, aumentando de esta forma la influencia de la biodiversidad en el funcionamiento de los ecosistemas.

Se ha demostrado que diferentes grupos de polinizadores son atraídos por distintos diseños florales, formas y colores, abundancias y densidades dependiendo en gran medida de su comportamiento de forrajeo (**Thompson, 2001; Hegland & Boeke, 2006**). Por ejemplo, se sabe que las



especies generalistas como las abejas melíferas (*Apis spp.*) responden rápidamente a cambios en la disponibilidad de recursos florales a través de señales emitidas entre la casta de obreras, tendiendo a ser atraídas por parches con alta abundancia o densidad de recursos nutricionales (**Westphal et al., 2003**), mientras que las obreras de abejorros (*Bombus spp.*) forrajea de manera independiente y presentan una mayor especialización en la utilización de los recursos florales (**Thomson, 2004**). Dado que las diferentes especies de polinizadores varían en su comportamiento alimenticio (**Greenleaf & Kremen, 2006**) y en su respuesta frente a diseños de las comunidades florales, se esperaría que al aumentar la diversidad de polinizadores esto diera lugar a una mayor complementariedad en el uso de los recursos y, por lo tanto, un realce de su funcionamiento a nivel comunitario (**Tylianakis et al., 2008**). **Carvell et al. (2007; 2011)** presentan un estudio muy interesante al respecto. Ellos han estimado los recursos necesarios para sustentar las colonias de abejorros en paisajes agrícolas cultivados con oleaginosas, a través del mejoramiento de los márgenes no cultivados mediante implantación de diferentes pools de especies florales conocidas por su valor melitofilo. Mediante sus análisis han llegado a calcular que, como mínimo, es necesario una cobertura del 2% del hábitat con usos del suelo ricos en recursos florales para sostener estas poblaciones. Esto sugiere que paisajes con porcentajes similares de cobertura por sistemas con una apropiada disponibilidad de recursos, deberían permitir que abejorros de la mayoría de las especies se alimenten adecuadamente (**Carvell et al., 2015**) resultando en una mayor supervivencia de sus colonias. Esta aproximación, aunque basada en diferentes sistemas de producción, nos da la idea de que la pérdida de hábitats que presenten recursos de calidad (alimento y/o sustratos para nidificar) en paisajes agrícolas es uno de los factores más importantes del deterioro en los ecosistemas (**Carvell et al., 2006; Carvalheiro et al., 2013; Ollerton et al., 2014; Dicks et al., 2015**).

Los estudios que exploran la respuesta de las comunidades de polinizadores a rasgos característicos de hábitats disturbados a diferentes escalas espaciales son relativamente nuevos (**Aizen & Feinsinger, 2003; Calvillo et al., 2010; Kennedy et al., 2013; Tangtorwongsakul et al., 2018**). Las abejas presentes en los agroecosistemas están influenciadas por el manejo local (Ej.: uso de agroquímicos), la heterogeneidad estructural y funcional del paisaje (escala de paisaje), y por la capacidad que tienen las diferentes especies para buscar y utilizar los recursos necesarios para su ciclo de vida. A escala de paisaje, es probable que los paisajes homogéneos (áreas cultivadas) contengan una menor diversidad de recursos para las comunidades de abejas (**Roulston & Goodell, 2011**). Sin embargo, tanto el manejo sobre el cultivo (Ej.: manejo integrado de plagas, agricultura orgánica) como el manejo del paisaje agrícola (uso de corredores, fragmentos de áreas naturales, diversidad de cultivos)



pueden afectar positivamente a comunidades de abejas (**Kremen et al., 2007**). Estas prácticas de manejo del paisaje, conocidas como intensificación ecológica pueden mejorar la abundancia, riqueza y eficiencia de las abejas en paisajes con poca cobertura de hábitat natural o semi-natural (**Kennedy et al., 2013**). Esto implicaría que el aumento de la complejidad del paisaje, en términos de heterogeneidad configuracional, podría mejorar o mantener buenos rindes para la producción al mismo tiempo que se mantiene un ensamble de polinizadores diverso.

I.2- Servicios ecosistémicos: definición y alcance

Los ecosistemas naturales proporcionan grandes beneficios a las sociedades humanas. El agua limpia y potable, la estabilización del suelo realizada por las plantas, el amortiguamiento de pandemias transmitidas por vectores, el control de especies plagas de cultivos y la polinización tanto de especies botánicas silvestres como de importancia económica son servicios de los ecosistemas que en la mayoría de los casos son irremplazables o, en el caso que el hombre deba suplir dichos servicios, la tecnología necesaria para reemplazarlos es prohibitivamente costosa (**Palmer et al., 2004**). Partiendo de esta premisa **Palmer et al. (2004)** definen a los servicios ecosistémicos, de una forma amigable, como “*los beneficios para el bienestar humano proporcionados por los organismos que interactúan en los ecosistemas*”. Esto nos lleva a pensar que el mantenimiento de los servicios ecosistémicos requiere una considerable comprensión de los patrones naturales y los procesos que los sustentan (**Daily, 1997**) para, posteriormente, poder determinar cómo los sistemas naturales brindan estos servicios.

La biodiversidad es reconocida como un apoyo clave para la vida estable en la Tierra (**Hautier et al., 2015**) y desempeña un papel esencial y especialmente complejo en todos los niveles de producción de servicios ecosistémicos (**Balvanera et al., 2006; Mace et al., 2012**). Es fundamental contar con una definición y caracterización precisa de los servicios y las condiciones que los propician para gestionar, valorar y conservar adecuadamente. Los proveedores de servicios dentro de los ecosistemas son las especies u organismos que los componen y tanto la identificación como la caracterización de sus relaciones funcionales se encuentran entre las áreas de investigación clave para aumentar la comprensión del vínculo entre la biodiversidad y la producción de servicios por los ecosistemas (**Kremen, 2005; Duncan et al., 2015**). Un desequilibrio en su abundancia poblacional puede ser la causa de la reducción de la producción de un servicio ecosistémico, como podría ser la aparición de nuevas plagas en cultivos por falta de su controlador (**Rasmussen et al., 2017**), la propagación de

enfermedades zoonóticas (**McCauley et al., 2015**) o la disminución de formación de frutos y semillas (**Perfectti et al., 2009**). A nivel mundial, la evidencia sugiere que la causa de tales desequilibrios puede deberse al cambio del uso de la tierra y cobertura, predominantemente por la intensificación agrícola en lo que fueron ecosistemas naturales (**Wilby & Thomas, 2002; McCauley et al., 2015**). El cambio del uso de la tierra y su cobertura se consideran como la presión de cambio más importante sobre la pérdida de la biodiversidad y función del ecosistema (**MEA, 2005; Gutiérrez-Arellano & Mulligan, 2018; IPBES-7, 2019**).

A raíz de lo anteriormente planteado y en forma de aclaración, es importante definir a qué nos referimos con hábitats “naturales” o “semi-naturales”. La cobertura natural se podría definir como los hábitats que comprenden estructuras de vegetación y especies que se encuentran naturalmente o se parecen a la composición que se esperaría de forma nativa en una región específica. En comparación, los hábitats semi-naturales consisten en bosques, matorrales y praderas con mínimo manejo antrópico y en diferentes densidades con especies nativas y exóticas, pero no incluyen plantas cultivadas. Estos hábitats pueden ofrecer refugios para especies benéficas durante todo el año (**Bianchi et al., 2006; Tschardt et al., 2007; Chaplin-Kramer et al., 2011**), además de abundantes recursos forrajeros para su alimentación (**Holzschuh et al., 2009; Mandelik et al., 2012**). Partiendo de esta premisa, es de esperar que campos cultivados con un mayor porcentaje de hábitats naturales y semi-naturales en su paisaje circundante puedan recibir un mayor control de plagas y polinización que en cultivos rodeados con una menor proporción de estos hábitats (**Eilers & Klein, 2009; Holzschuh et al., 2010**). Aun así, estos mismos hábitats pueden promover la presencia de especies que afectan negativamente la producción agrícola, ya sea directamente como indirectamente (**Keesing et al., 2010; Blitzer et al., 2012; Schackermann et al., 2015**), generando dis-servicios que son frecuentemente pasados por alto (**Ghazoul, 2007; da Silva Días, 2010; Godfray et al., 2010**).

Los polinizadores facilitan el movimiento y dispersión del polen entre individuos, incrementando la cantidad total de granos de polen depositados en los estigmas de las flores y aumentando la calidad del servicio de polinización beneficiando a la formación de frutos en los cultivos (**Ricketts et al., 2008**). La calidad del servicio de polinización para una floración en particular se puede determinar a partir de la medición de variables reproductivas, como el número de visitas que recibe un individuo o unidad floral durante cierto tiempo, el número de granos de polen conoespecífico depositados por estigma, el éxito reproductivo (Ej.: proporción de frutos maduros respecto del número de flores o proporción de semillas formadas respecto del número de óvulos disponibles en el ovario) y/o la

abundancia de polen de la especie focal en las cargas polínicas corporales de sus polinizadores (**Dafni et al., 2005; Noriega et al., 2018**). Esta información, idealmente, debería conducir a estrategias de manejo útiles para resguardar los servicios ecosistémicos mejorando el funcionamiento de los agroecosistemas (**Lavandero et al., 2006; Isaacs et al., 2009**).

Dentro de los insectos polinizadores, los apiformes (de ahora en más “abejas”) son los más importantes visitantes de plantas con flores, dado que todas las especies se alimentan de productos florales tanto en la etapa larval como de adultos (**Winfree et al., 2011**). Particularmente, en la etapa adulta, recogen activamente néctar (carbohidratos) y polen (proteínas) con el que se alimentan y crían a los estados inmaduros (**Martin, 2015**). *Apis mellifera* L., de todas las especies de abejas, es la que suministra la mayor proporción de interacciones sobre las unidades florales en las especies cultivadas debido a sus altas densidades poblacionales, la versatilidad en su manejo frente a diferentes entornos y su bajo costo (**Klein et al., 2007**). Lo que la convierte en el principal aliado, comparativamente con otras especies de abejas nativas, al momento de proveer servicios de polinización en agroecosistemas. Aun así, los polinizadores silvestres, aunque se encuentran en menor densidad, cumplen un rol fundamental en la formación de semillas y frutos de un gran abanico de especies cultivadas (**Garibaldi et al., 2013; Rader et al., 2016**) proveyendo resiliencia funcional a los sistemas donde se encuentran presentes (**Oliver et al., 2015**). Además de las abejas, dentro de la biodiversidad de especies animales se observa un amplio número de taxones que realizan este servicio. En los agroecosistemas podemos encontrar, además de otros Himenópteros (Ej.: parasitoides, avispas y hormigas), especies de Coleópteros, Dípteros (resaltando la función de la familia Syrphidae, ver **Inouye et al., 2015**), Lepidópteros (**Wojcik & Buchmann, 2012**) y algunos vertebrados como las aves y murciélagos (**Winfree et al., 2011**).

A nivel mundial, se encuentra ampliamente respaldado el hecho de que la gran mayoría de los cultivos de importancia económica se benefician de la polinización realizada por insectos para una adecuada formación de frutos y semillas (**Klein et al., 2007; Ashworth et al. 2009; Chacoff et al., 2010; Novais et al., 2016**). Hasta fines de la década pasada, los estudios estuvieron centrados en destacar y cuantificar el valor de la polinización en general, además de evaluar su estado de conservación a gran escala. En el transcurso de esta década, numerosos estudios han alertado sobre una creciente crisis debido a la pérdida de especies que brindan el servicio de polinización en sistemas agrícolas (**Potts et al., 2010; Garibaldi et al., 2011; Polce et al., 2014; Borie & Hulme, 2015; Traveset et al., 2018; Sanchez-Bayo & Wayckhuys, 2019**). Aun frente a esta tendencia, es discutida e



incluso a veces exagerada dicha afirmación (**Aizen & Harder, 2009; Martin, 2015**) dada la falta de estudios a largo plazo y modelos basados en pocas especies, sobre todo en las gestionadas por el hombre, como *A. mellifera* o representantes del género *Bombus spp.* Sumado a esto, la mayoría de la información proviene de estudios realizados en otros continentes (Europa, fundamentalmente del Reino Unido, Alemania y los Países Bajos, y Norteamérica) (**Potts et al., 2003; Weiner et al., 2011**) en donde exhiben considerables evidencias de la disminución y extinción local de poblaciones de polinizadores en sistemas agrícolas a causa de factores antrópicos (**FAO, 2013; Vanbergen & the Insect Pollinators Initiative, 2013**). Entre las principales causas del declive de los polinizadores silvestres en torno a los agroecosistemas, se puede mencionar la homogeneización de recursos florales (**Biesmeijer et al., 2006**), el uso indebido e innecesario de productos de síntesis química usados para el agro (**Goulson et al., 2015**), el cambio climático y la introducción de especies exóticas (**Winfrey et al., 2009; Potts et al., 2010**).

La intensificación agrícola, disminución de la heterogeneidad del paisaje y modificación de los hábitats naturales se encuentran afectando negativamente a las comunidades de abejas en una variedad de escalas (**Klein et al., 2007; Kremen et al., 2007; Ricketts et al., 2008**) y, en general, su respuesta a estos factores varía entre y dentro de diferentes regiones según la historia geográfica y de uso del suelo. Esta tesis presenta un estudio de un sistema jerárquico anidado, teniendo en cuenta diferentes escalas de observación, donde los niveles ecológicos superiores (Ej.: ecosistema, uso del suelo) son el contexto, de los niveles inferiores (Ej.: hábitats, comunidades, especies). Los criterios para definir los niveles de jerarquía biológica son diversos, y en general, dependen del objetivo del estudio. Una población es definida como el conjunto de individuos de la misma especie que coexisten en un sitio (**Begon et al., 2006**). Una comunidad es un conjunto de poblaciones que coexisten en un mismo sitio e interactúan con el ambiente y entre ellas (**Begon et al., 2006**). Sin embargo, cada especie en una comunidad puede percibir el paisaje de manera diferente (**Allen & Hoekstra, 1992**). Debido a esto, es que, en la mayoría de las investigaciones sobre comunidades el efecto de la escala es principalmente una función de la movilidad de las especies (**Jackson & Fahrig, 2012**).

Los polinizadores tienen un rango diferenciado de forrajeo, particular de cada especie, que establece una escala espacial de acción (**Greenleaf et al., 2007**), y que comúnmente está asociado con ciertos rasgos morfológicos (tamaño corporal y su capacidad de vuelo) (**Kendall et al., 2019**). Por esta razón, los estudios en donde intervienen especies voladoras tienden a utilizar escalas más grandes que en estudios de especies caminadoras del mismo tamaño (**Jackson & Fahrig, 2014**). En general, las

abejas pequeñas suelen tener un rango de forrajeo restringido comparado con abejas más grandes y con mayor grado de sociabilidad como *A. mellifera* y algunas especies de *Bombus* spp. (Steffan-Dewenter et al., 2002). Sin embargo, la mayoría de las especies se ven restringidas a distancias cortas (cientos de metros) y pocas pueden alcanzar recursos lejanos (> 1.5 km) (Zurbuchen et al., 2010).

A raíz de lo anteriormente expresado, esta tesis combina estudio de biología reproductiva del arándano y cambios de escala y, por consiguiente, cambios en el criterio de análisis con la finalidad de obtener datos adecuados y fiables en cada caso. Para explorar el grado de dependencia a la polinización entomológica presentado por las plantas de arándano y la influencia de la frecuencia de visita y sus visitantes, se estudiaron en plantas de arándano los diferentes tipos de reproducción sexual, asexual e interacciones con especies manejadas de polinizadores y su fructificación resultante. Para indagar cómo las interacciones observadas en el cultivo afectan a la formación de frutos, se seleccionaron lotes (o fincas, que fueron las unidades muestrales) donde se realizaron censos de polinizadores (escala denominada como local o predial, cuyas unidades tienen aproximadamente 1 a 2 ha y están representadas en el área de estudio por unas ~ 300 ha). Esta escala de observación se incluye en una mayor, en donde se pretende determinar la influencia de la heterogeneidad compositiva (número de hábitats y porcentaje de cobertura) y configuracional (diversidad de recursos florales) del paisaje en relación con las interacciones planta-polinizador en general y para especies particulares (escala de paisaje agroecosistema, con unidades de 300 ha y representan unas ~ 50000 ha). Además, estos agroecosistemas, definidos como la unidad de manejo productivo, se encuentran insertos en un paisaje complejo compuesto por diferentes usos del suelo asociados entre sí (zonas de usos mixtos, plantaciones forestales y cultivos agro-ganaderos) que modelan la biodiversidad interactuante dentro de la región fitogeográfica de Espinal (escala de paisaje regional, con unidades de 300 ha y representando un área de influencia ~ 1000000 ha). A esta escala, se contrastarán las comunidades de abejas presentes en diferentes usos del suelo de la región y cómo se ven afectadas por la heterogeneidad del paisaje.

A continuación, se plantea un diagrama, adaptado del estudio de Poggio (2012), con diferentes escalas de observación (local, paisaje a nivel de agroecosistema y regional). Cada una de estas escalas presenta determinados aspectos estructurales, entidades ecológicas y procesos que influyen en las interacciones, cantidad de recursos presentes y biodiversidad de polinizadores (Figura I.1).

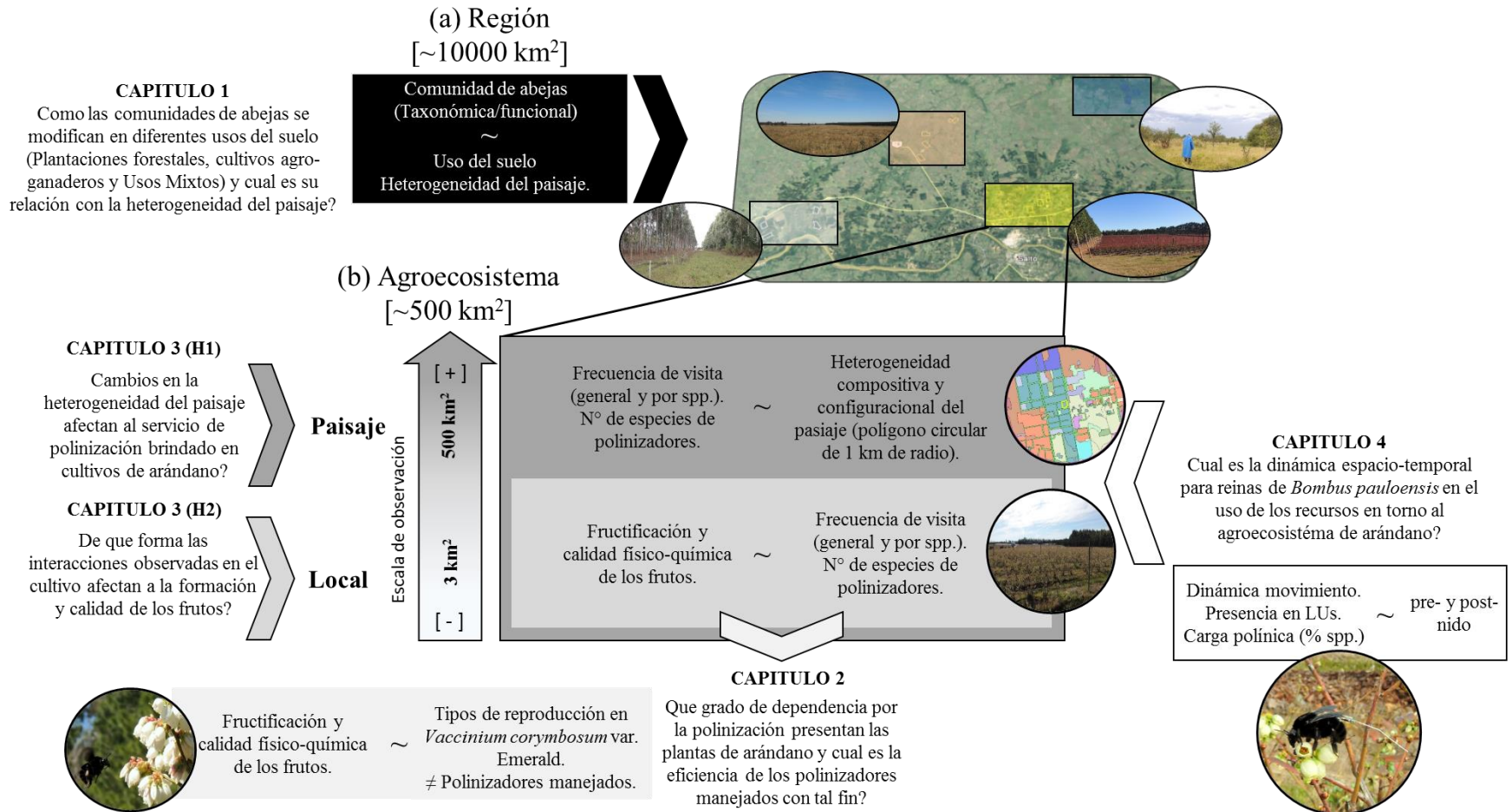


Figura I.1. Esquema simplificado de la tesis que incluye la región con sus diferentes configuraciones de paisaje (a), y desglosado el agroecosistema de estudio (b), junto con sus entidades ecológicas (especies, poblaciones de plantas y polinizadores y comunidades). Se presentan la relación de los capítulos y las preguntas abordadas en cada caso con las diferentes escalas de observación (local, paisaje y región). Dentro de las cajas asociadas a las preguntas y su escala espacial (flecha lateral izquierda que denota la superficie de influencia), se muestran las relaciones que serán analizadas (Variables Respuestas ~ Variables Categóricas/Factores). Modificado de Poggio (2012).



1.3- Área de estudio: Principales usos y transformación del paisaje

La región donde se realizó este estudio se encuentra inmersa dentro de la provincia Fitogeográfica del Espinal, específicamente ocupando gran parte del Ñandubayzal y Selva de Montiel en donde podemos observar tres comunidades (**Oyarzabal et al., 2018**):

- a) El “bosque xerofítico abierto” de *Prosopis affinis*, ocupando llanuras planas y lomas bajas. Las especies acompañantes son *Aspidosperma quebrachoblanco*, *Celtis ehrenbergiana* y *Prosopis nigra*, y puede ser abundante la palmera *Trithrinax campestris*.
- b) La “sabana abierta” con gramíneas megatérmicas o mesotérmicas e individuos de *Prosopis affinis* o *Vachellia caven*. Diferenciándose la sabana con gramíneas megatérmicas (*Andropogon lateralis*) en colinas del norte, y la de gramíneas mesotérmicas (*Nassella* spp.) sobre lomas altas del sur ("cuchillas").
- c) El “palmar de *Butia yatay*” desarrollado sobre lomadas arenosas y terrazas del río Uruguay. Además, se puede hallar bosque en galería con especies paranaenses en ríos y arroyos.

Gran parte del Espinal y su entorno, se localiza en tierras de profundo desarrollo agrícola/forestal y urbano, por lo que su superficie se ha visto marcadamente reducida desde hace décadas. De un total de 24.384.381 ha, hasta el 2005, el 37% se encuentra transformado y solo el 0,03% de la superficie se estima que está protegida (**Brown & Pacheco, 2005**). Debido al clima y los suelos de esta región, los usos agrícolas son dominantes y a menudo se rotan sobre una base estacional. Sobre la cuenca del Río Uruguay las plantaciones a gran escala de *Eucalyptus sp.* afín *grandis* (> 500 ha) son predominantes, generalmente con una densidad de plantación de entre 600 y 900 árboles/ha, cosechándose a los 10-15 años, resultando en monocultivos densos y uniformes con poca vegetación de sotobosque y canopias cerradas. En el oeste del departamento Concordia los cultivos de soja son predominantes, sembrándose en noviembre (**DPEBA, 2011**), aunque también se cultiva arroz, trigo, maíz y sorgo. En el centro-este del departamento se realiza la fruticultura convencional, en predios < 50 ha de cítricos, arándanos, nueces pecan, verdeos y pasturas, junto a pequeños bloques de *Eucalyptus sp.* (< 20 ha) creando un mosaico de diferentes usos del suelo. Al sur del mismo, los remanentes de praderas espinosa nativa con árboles de *Vachellia caven* y *Prosopis affinis* de corta estatura, también están presentes en el paisaje, siendo esta sabana históricamente la vegetación dominante de la región. A pesar de su pastoreo por ganado bovino, esta cobertura terrestre es un hábitat de alto valor como refugio de especies (**Phifer et**

al., 2017) y, al igual que los pastizales originales, se ha convertido en un hábitat amenazado (WWF, 2010).

El cambio de uso de la tierra asociado con la agricultura ha transformado gran parte del Espinal dejando sólo el 10% del hábitat original fragmentado (Medan et al., 2011). En la última década, se ha visto una reducción significativa (~ 50%) de la superficie cubierta por montes representativos del espinal en toda la región bajo estudio (Imagen I.1 y Fig. SI.1-A) observándose que en el 12 % de los casos, la tendencia es reemplazar el Espinal por cultivos forrajeros, en general, y por plantaciones forestales o cultivos estacionales (Verón et al., datos sin publicar) (Fig. SI.1-B). Tales transformaciones del territorio ocasionan la pérdida de hábitats, de su biodiversidad asociada, alteración de la estructura y del funcionamiento de los ecosistemas, además de la disminución de su capacidad para sostener la provisión de servicios ecosistémicos. Dada la alta proporción de superficie que se encuentra bajo uso, la conservación del Espinal no podría concentrarse exclusivamente en el establecimiento de áreas protegidas. Partiendo de esta base, los cambios experimentados en el paisaje dependerán de las tendencias productiva del uso del suelo de la región determinada por las políticas de estado, rentabilidad y/o arraigo a prácticas productivas, lo que nos ofrece condiciones adecuadas para abordar los objetivos propuestos. De esta forma los resultados obtenidos en esta tesis podrían incidir en el ordenamiento y la planificación territorial de cada zona asociada a una producción en particular, con el fin de proponer un diseño del paisaje que conserve áreas naturales y seminaturales conectadas entre sí de forma que sirvan de refugio para comunidades de insectos diversas, se genere un mayor flujo de individuos entre (meta-) poblaciones y, de esta forma, se propicie interacciones benéficas (servicios ecosistémicos de regulación) a los usos del suelo en donde se producen alimentos.

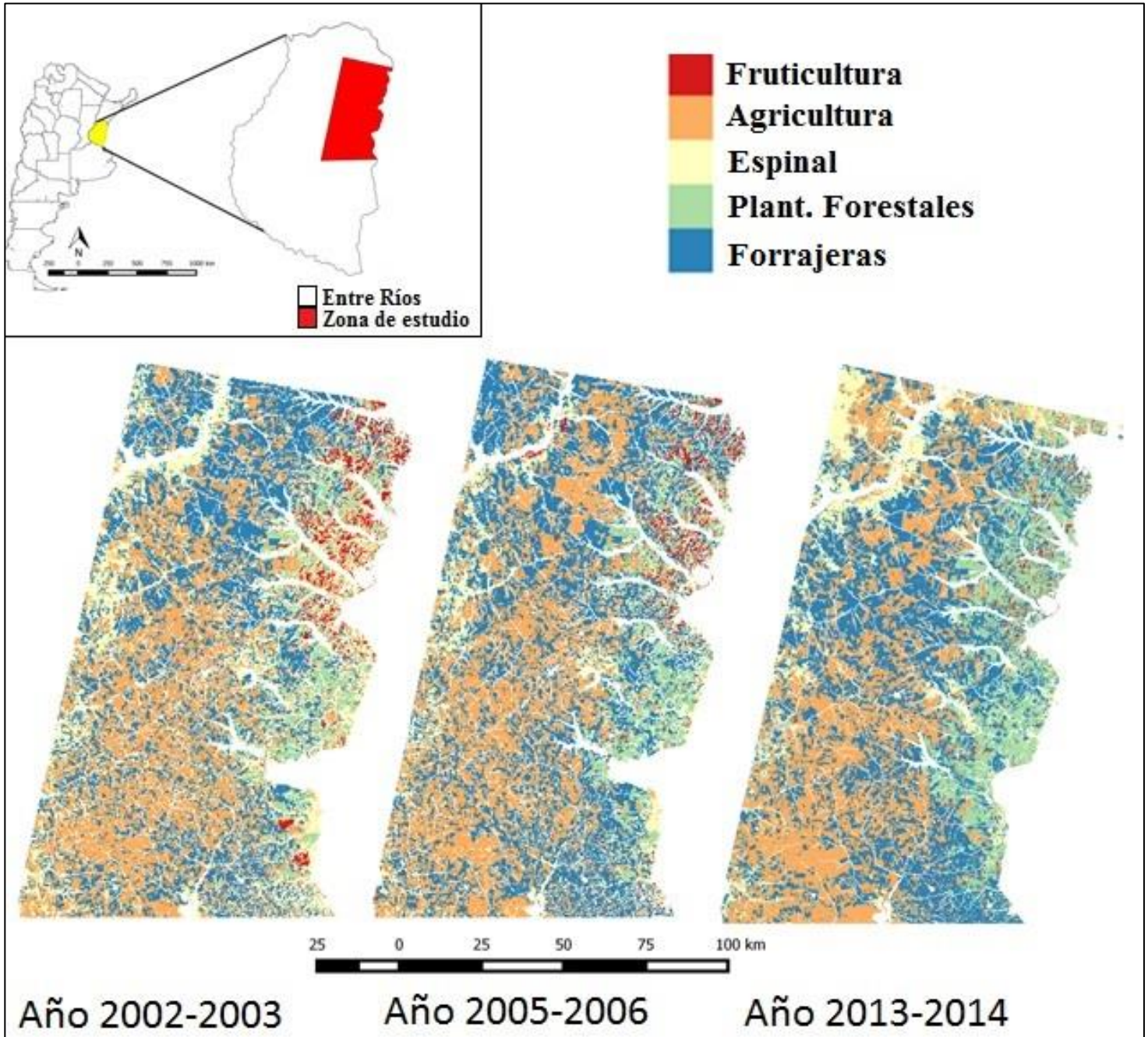


Imagen I.1. Cobertura de los usos del suelo predominantes para la región bajo estudio en tres momentos temporales. Se muestra el cambio contextual de la región con énfasis en los sistemas con mayor representación de la región (**Verón et al., datos sin publicar**, en el marco del proyecto “OISE-PIRE: Sustainability, Ecosystem Services, and Bioenergy Development across the Americas (A. N°: 1243444)”).

I.4- Objetivo y estructura de la tesis

El objetivo general de la tesis fue conocer cómo los distintos tipos de usos del suelo presentes en la ecorregión del Espinal afectan los ensambles de insectos polinizadores, evaluar las interacciones Planta-Polinizador, el servicio que estos brindan e implicancias en la producción de arándano (*Vaccinium corymbosum*). A partir de este objetivo general, se definieron los siguientes objetivos específicos:

- 1- Establecer las principales diferencias de las comunidades de apiformes presentes en usos del suelo representativos de la región del Espinal entrerriano (Bosque Espinal, Predios agro/ganaderos, Plantaciones forestales y Sistemas de Usos Mixtos) con respecto a su estructura taxonómica y funcional.
- 2- Evaluar la dependencia por la polinización entomófila de *V. corymbosum* var. Emerald y la eficiencia de la interacción con especies manejadas (*Apis mellifera* y *Bombus pauloensis*) sobre la formación y calidad de los frutos.
- 3- Analizar cómo la heterogeneidad del paisaje, en términos compositivos (número de categorías de hábitats y porcentaje de coberturas vegetales predominantes) y configuracional (determinada por la diversidad de recursos florales), modelan las interacciones “cultivo – ensamble de polinizadores”. Además de evaluar cómo cambios en el grado de interacción (frecuencia de visitas) afectan la formación y calidad de los frutos del arándano.
- 4- Evaluar los patrones de movimiento de *Bombus pauloensis*, a través de un seguimiento con Telemetría, para estimar cuál es su dinámica de movimiento y uso de los recursos en un entorno agroecosistémico (Cultivo convencional de arándano).

Además de este capítulo introductorio, la tesis consta de otros cinco capítulos. Los capítulos 1 (1° objetivo), 2 (2° objetivo), 3 (3° objetivo) y 4 (4° objetivo) presentan los resultados obtenidos en la investigación, mientras que el sexto capítulo presenta la discusión general de la tesis y las conclusiones finales:

CAPITULO 1. Influencia de la composición del paisaje en las comunidades de abejas. Aquí se compara el efecto de usos del suelo representativos de la región (bosque Espinal, cultivos agro/ganaderos, plantaciones forestales y sistemas de usos mixtos) sobre la estructura de las comunidades de abejas. Asimismo, dentro de cada tipo de uso, se evalúa a escala de paisaje, la influencia de la heterogeneidad configuracional (diversidad de recurso floral) y compositiva del paisaje (número de hábitats diferentes y cobertura por áreas naturales y semi-naturales, cultivos agrícolas, praderas forrajeras, plantaciones de frutales y forestales) sobre las comunidades de abejas y ciertos rasgos funcionales que describen los hábitos de vida de las diferentes especies que la componen (sociabilización, nidificación, forrajeo, tamaño de lengua y corporal).

CAPITULO 2. Dependencia y eficiencia de la polinización entomófila en *Vaccinium corymbosum* var. Emerald: Efectos sobre la formación y calidad de fruta. En este capítulo, en primer lugar, se comprueba la dependencia en plantas de *Vaccinium corymbosum* var. Emerald a la polinización entomófila (fructificación, fecundidad y tamaño de fruta). Posteriormente, se presenta la eficiencia particular de los polinizadores manejados dentro del agroecosistema de arándano (*Apis mellifera* y *Bombus pauloensis*) en la formación, fecundidad, y características físico-químicas de los de frutos.

CAPITULO 3. Efecto de la heterogeneidad espacial sobre las interacciones planta – polinizadores. Se analizó la influencia de la heterogeneidad configuracional (cantidad de recurso floral) y la heterogeneidad compositiva en torno a los lotes de arándano (número de hábitats diferentes y cobertura de los principales usos del suelo) sobre las interacciones de las especies dominantes. Además, se describe el ensamble de polinizadores de arándano a nivel local, evaluando cómo afectan las interacciones (desde el ensamble total a la influencia de cada especie particular) en los parámetros productivos y de calidad físico-químicos.

CAPITULO 4. Dinámica espacio-temporal de *Bombus pauloensis* entorno a los recursos del agroecosistema. Aquí se pretende profundizar y relacionar procesos que ocurren a escala de paisaje que afectan a nivel local la polinización en los agroecosistemas de cultivo de arándano, utilizando como modelo a la especie *Bombus pauloensis* Friese (1913). Se evaluó la dinámica de su movimiento, las distancias de vuelo, la presencia en diferentes usos del suelo entorno a los lotes de arándano y el uso de los recursos florales en las etapas críticas del ciclo de vida de la especie, teniendo en cuenta la fenología del cultivo de arándano. Además, se especifica las preferencias para su nidificación.

CAPITULO 5. Discusión y conclusiones finales. Aquí se resumen los principales resultados de cada capítulo, se discute su relación con los procesos y teorías mencionadas en la Introducción general, y se presentaran recomendaciones aplicadas para la gestión del servicio de polinización en este agroecosistema. Por último, se expondrán posibles temas a investigar en el futuro, las conclusiones finales y reflexiones finales a modo de aportes temáticos.

- CAPITULO 1 -

Influencia de la composición del paisaje en las comunidades de abejas

1.1- INTRODUCCION

La agricultura es una de las actividades que intervienen y modelan con mayor intensidad nuestro entorno, cambiando los patrones de uso de la tierra a través del paisaje que nos rodea y afectando ampliamente a la biodiversidad (**Tscharntke et al., 2005; Newbold et al., 2015**). Los paisajes dominados por la agricultura convencional frecuentemente reducen y simplifican los hábitats naturales, fragmentándolos a medida que grandes parcelas de tierra se convierten en áreas de cultivo homogéneas y con un solo uso del suelo (**Aizen & Feinsinger, 1994; Foley et al., 2005; Aizen et al., 2019**). Estos cambios generan desequilibrios dentro de los ecosistemas, reduciendo la presencia de especies claves para el cumplimiento de roles funcionales de regulación en los agroecosistemas (Ej.: descomposición, control de plagas, polinización) y por ende se producen interrupciones en procesos ecosistémicos (**Borie & Hulme, 2015**). En este contexto, conciliar la intensificación de la agricultura convencional con la conservación de la biodiversidad y el desarrollo socio-económico regional, se presenta como un gran desafío, dado que esta actividad acciona para satisfacer el crecimiento de pocas especies cultivadas tanto para producir alimentos, como granos, fibras y biocombustibles en todo el mundo, pero atenta contra la sustentabilidad de los sistemas de producción y especies botánicas no manejadas. Este es uno de los mayores desafíos que enfrenta el crecimiento demográfico de la humanidad a escala global.

Examinar las diferencias en estructura y composición de las comunidades de insectos a través de gradientes bióticos y abióticos es un enfoque fundamental para comprender cómo las diferentes presiones de cambio modelan su composición (**Goundel et al., 2010**). Para las abejas, tales estudios aún no son tan comunes (**Goulson et al., 2008**), especialmente aquellos que evalúan el efecto relativo de diferentes contextos ambientales en la composición de sus comunidades (**Potts et al., 2003b; Brosi et al., 2008; Schaffers et al., 2008**). El estudio de **Kennedy et al. (2013)** ha encontrado que factores locales de manejo (Ej.: reducción de la diversidad botánica, aplicación de agroquímicos, incremento del área cultivada) tienen un efecto negativo sobre una amplia gama de hábitats utilizados por las abejas dentro de los agroecosistemas. Con respecto, tanto la heterogeneidad del paisaje como las prácticas



agroecológicas en sistemas agrícolas convencionales tienen impactos positivos sobre la abundancia y riqueza de abejas silvestres. En consonancia, al aumentar la diversidad botánica en cultivos bajo manejo convencional se pudo llegar a ampliar la abundancia de polinizadores en la misma medida que en campos manejados orgánicamente con baja presencia de diversidad botánica en su entorno (**Winfree et al., 2008**). Las interacciones de los factores locales y paisajísticos sugirieron que los beneficios locales de un cultivo diversificado, la vegetación natural y el manejo orgánico podrían trascender al campo o lote donde se generan, mejorando la calidad del hábitat y beneficiando al entorno (**Kennedy et al., 2013**). De esta forma se convierte al paisaje agrícola en una matriz multifuncional que sostiene tanto la productividad de los cultivos como el capital natural, en lugar de solo ser un simple paisaje con un valor limitado de biodiversidad (**Potts et al., 2016b**). Partiendo de esto, se puede afirmar que la composición del paisaje en el que se incluye un sistema de cultivo en floración emerge como un importante motor para la composición de la comunidad de polinizadores, no debiendo obviarse al pretender vincular un uso del suelo con su servicio y los beneficios de la polinización en cultivos extensivos (**Lonsdorf et al., 2009; Garibaldi et al., 2014**). Por lo que, son importantes las comparaciones entre sistemas contextualmente diferentes a grandes escalas para mejorar el entendimiento del efecto de cambios en el uso del suelo sobre la composición de las comunidades de abejas (**Potts et al., 2003b; Biesmeijer et al., 2006**).

La polinización asistida por animales es importante para casi el 90% de las angiospermas (**Ollerton et al., 2011**). Los cultivos polinizados por insectos aportan calorías esenciales (**Klein et al., 2007**) y micronutrientes (por ejemplo, vitamina A, hierro y ácido fólico) beneficiando la salud humana (**Chaplin-Kramer et al., 2014; Ellis et al., 2015**). Económicamente, los polinizadores contribuyen a nivel mundial con el 75% de las especies de cultivos, un servicio ecosistémico estimado en aproximadamente U\$A 240-500 billones en todo el mundo (**Díaz et al., 2015**). Además de las abejas melíferas manejadas con tal fin, los polinizadores silvestres son una fuente importante de este servicio para muchos cultivos (**Garibaldi et al., 2016**). Incluso cultivos que presentan alto grado de autopolinización, como la soja, tienen mayores tasas de polinización y producción de frutos cosechados debido a las visitas de polinizadores asociados a hábitats naturales y semi-naturales (**Monasterolo et al., 2015**).

El crecimiento de la demanda de cultivos dependientes de polinizadores coincide con una disminución mundial de las poblaciones de abejas nativas y manejadas (**Potts et al., 2010**). Se cree que la disminución de las poblaciones de abejas es resultado de la confluencia de cambios en la



composición del paisaje, la intensificación agrícola (Vanbergen et al., 2013) y sus tecnologías asociadas (Whitehorn et al., 2012; Rundlof et al., 2015; Hladik et al., 2016), el cambio climático (Miller-Struttman et al., 2015), enfermedades y especies invasoras (Morales et al., 2013; Fürst et al., 2014; Graystock et al., 2015). Estas presiones de cambio en las comunidades generalmente se examinan independientemente unas de otras, aunque su influencia es aditiva interfiriendo en la interpretación de patrones globales (Goulson et al., 2015). La Plataforma Intergubernamental científico-normativa sobre Biodiversidad y Servicios de los Ecosistemas (IPBES) informó una disminución de las abejas silvestres en América del Norte y Europa (Potts et al., 2016) pero este conocimiento es todavía escaso para las poblaciones de abejas sudamericanas, debido principalmente a la falta de programas de monitoreo estandarizados de estas comunidades a largo plazo (Archer et al., 2014).

Otro efecto del cambio en la composición del paisaje sobre las comunidades de abejas se refleja en su estructura funcional. Con respecto, comunidades diversas pueden ser más resistentes a perturbaciones ambientales contribuyendo a una mayor redundancia en la función de polinización dentro de los ecosistemas y aumentando la resiliencia de la comunidad frente a cambios en el contexto espacial (Astegiano et al., 2015). Debido a esto, la evaluación de la diversidad de rasgos funcionales encontrados en una comunidad biológica particular se ha documentado como la forma más directa de establecer una conexión entre la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas, en comparación con un enfoque centrado únicamente en la diversidad taxonómica (Díaz & Cabido, 2001; Hooper et al., 2005; Díaz et al., 2007; Gagic et al., 2015). Hay dos dimensiones relacionadas con los rasgos funcionales: rasgos de efecto y respuesta (Luck et al., 2012). Los rasgos “de efecto” median la contribución de una o más especies al funcionamiento del ecosistema, determinando procesos y servicios ecosistémicos (Ej.: cambios en la dispersión de semillas, en la regeneración de la vegetación o en la polinización) (Wood et al., 2015). Estos rasgos de efecto establecen que la presencia o aparición de una especie que posee un rasgo funcional determinado, en cualquier punto espacio-temporal, dependa de filtros ambientales que predisponen a esta especie (Luck et al., 2012). Por otro lado, los rasgos “de respuesta” funcional son los que reflejan algún cambio funcional de las especies a lo largo de un gradiente de cambio ambiental (Violle et al., 2007; Laliberte & Legendre, 2010). Generalmente estos últimos se encuentran relacionados con características morfológicas, fisiológicas o de comportamiento que definen la distribución espacio-temporal de los organismos (Ej.: cambios en la



alimentación, la tasa reproductiva o el potencial de dispersión) (**Kremen & McGonigle, 2015; Gagic et al., 2015; Wood et al., 2015**).

Las abejas son el grupo de polinizadores más importante (**Klein et al., 2007**). Los principales rasgos de respuesta utilizados para explicar la estructura funcional de su comunidad en agroecosistemas son los patrones de sociabilidad, ubicación y comportamiento de nidificación, tamaño corporal y de su lengua, y preferencias nutricionales (**Rader et al., 2014; Ahrenfeldt et al., 2015; Warzecha et al., 2016; da Encarnação Coutinho et al., 2018**). Algunos estudios empíricos se han centrado en explicaciones mecanicistas para determinar la influencia de diferentes predictores ambientales sobre la diversidad de abejas de acuerdo con sus rasgos de respuesta funcional (**Williams et al., 2001; Le Féon et al., 2016**). Aun así, los procesos ecológicos que operan a diferentes escalas espaciales se complementan entre sí para explicar la estructura de una comunidad particular, pero, según el rasgo de respuesta considerado en el análisis, la importancia relativa de estos procesos puede variar (**Klein et al., 2008; Forrest et al., 2015; Martins et al., 2015; Ekroos et al., 2013**). La identificación de rasgos de respuesta relevantes para el mantenimiento de las funciones ecosistémicas, dentro de un contexto dado, es un desafío para la persistencia sustentable de los agroecosistemas.

En este estudio, se evaluó la estructura taxonómica y funcional de comunidades de abejas presentes en los principales usos del suelo (plantaciones forestales extensivas con bloques de *Eucalyptus grandis*, pasturas implantadas para ganadería y cultivos anuales extensivos y pequeñas explotaciones de uso mixto con una alta heterogeneidad ambiental) encontrados en la región fitogeográfica del Espinal de la provincia de Entre Ríos, Argentina.

El desafío de compatibilizar la intensificación agrícola con la conservación de la biodiversidad se hace evidente en Argentina, donde el cambio de uso de la tierra asociado con la agricultura ha transformado gran parte del bosque Espinal en un paisaje agrícola orientado a la exportación de cultivos estacionales (predominantemente proto de soja) y pasturas para el ganado, dejando sólo el 10% del hábitat original fragmentado (**Medan et al., 2011**). En la Mesopotamia Argentina se está realizando otra conversión a nivel de paisaje: plantaciones forestales para producción de madera, celulosa y biomasa (**Baldi & Paruelo, 2008; Azpiroz et al., 2012; MacDicken, 2015; Köhl et al., 2015**) debido a políticas favorables que promueven la plantación forestal amparadas bajo la Ley N ° 25.080 y N ° 26.432. Actualmente, en nuestro país existen más de 1.2 millones de hectáreas de plantaciones forestales, proporcionando más del 90% de la madera utilizada en Argentina (**FAO, 2015**). Frente a este panorama, podría llegarse a pensar que tales transformaciones del territorio



ocasionan pérdidas de la función brindada por los hábitats semi-naturales como las de refugio para la biodiversidad, estructuración y funcionamiento de los ecosistemas, y disminución de la capacidad para sostener servicios ecosistémicos.

1.1.1- Objetivo específico, hipótesis y predicciones

Objetivo Específico 1:

Establecer las principales diferencias de las comunidades de apiformes presentes en usos del suelo representativos de la región del Espinal entrerriano (Bosque Espinal, Predios agro/ganaderos, Plantaciones forestales y Sistemas de Usos Mixtos) con respecto a su estructura taxonómica y funcional.

Hipótesis:

H1: La heterogeneidad compositiva del paisaje, en términos de número de categorías de hábitats y porcentaje de coberturas vegetales predominantes, que define la región del Espinal entrerriano se encuentra modelando las comunidades de abejas (abundancia, riqueza, diversidad de especies y estructura funcional) dado que, diferencias en la heterogeneidad compositiva del paisaje afectan la disponibilidad de sitios de nidificación, refugios y recursos alimenticios.

H2: La heterogeneidad configuracional del paisaje, en términos de diversidad de recursos florales, se encuentra estructurando las comunidades de abejas (abundancia, riqueza, diversidad de especies y estructura funcional) debido a los diferentes requerimientos nutricionales, estrategias de visita y grado de especialización de las especies que la componen.

Predicciones:

PI.1- La abundancia, riqueza y diversidad de las comunidades de abejas serán diferentes en usos del suelo contrastantes presentes en el Espinal entrerriano. El Espinal alojara a las comunidades más ricas y las plantaciones forestales presentaran las comunidades de abejas más pobres con respecto al resto. Se espera que los usos mixtos del suelo y los usos agro-ganaderos alberguen



comunidades de abejas de diversidad intermedia (mayor a las plantaciones forestales y menor al espinal).

P1.2- La abundancia, riqueza y diversidad de las comunidades de abejas presentes en el paisaje se relacionan positivamente con una mayor riqueza de hábitats (número de categorías de hábitats).

- **1.2 a-** Mayor porcentaje de cobertura con cultivos agrícolas, ganaderos y plantaciones forestales tendrán un efecto negativo.
- **1.2 b-** Mayor porcentaje de cobertura con áreas naturales, semi-naturales y frutales tendrán un efecto positivo.

P1.3- La abundancia de especies con rasgos de respuesta funcional peculiares (tipos de sociabilización, nidificación, forma de la lengua y tamaño) que integran las comunidades de abejas de los diferentes usos del suelo tendrán una diversidad de respuestas frente a la misma heterogeneidad compositiva del paisaje (número de categorías de usos del suelo y porcentaje de coberturas vegetales predominantes) en función de sus hábitos de vida.

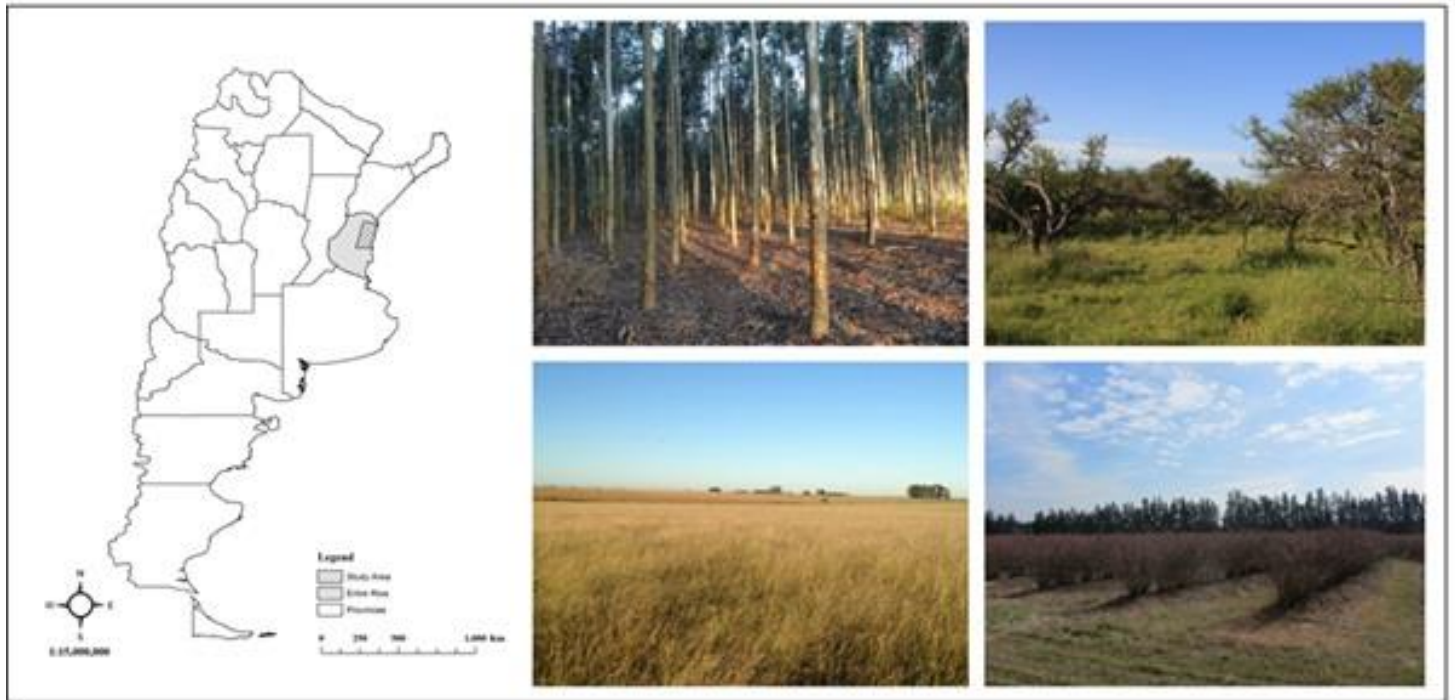
P2.1- La diversidad de recursos florales (IRF) explica la abundancia, riqueza, diversidad y abundancia de especies con rasgos de respuesta funcional peculiares que integran las comunidades de abejas de los diferentes usos del suelo.

1.2- METODOLOGÍA

1.2.1- Zona de estudio

Este estudio fue realizado en la provincia de Entre Ríos, Argentina, centrado en la ciudad de Concordia (31° 24' S - 58° 02' O, **Mapa 1.1**). Esta zona se encuentra inmersa dentro de la provincia Fitogeográfica del Espinal (descripción en la sección I.3).

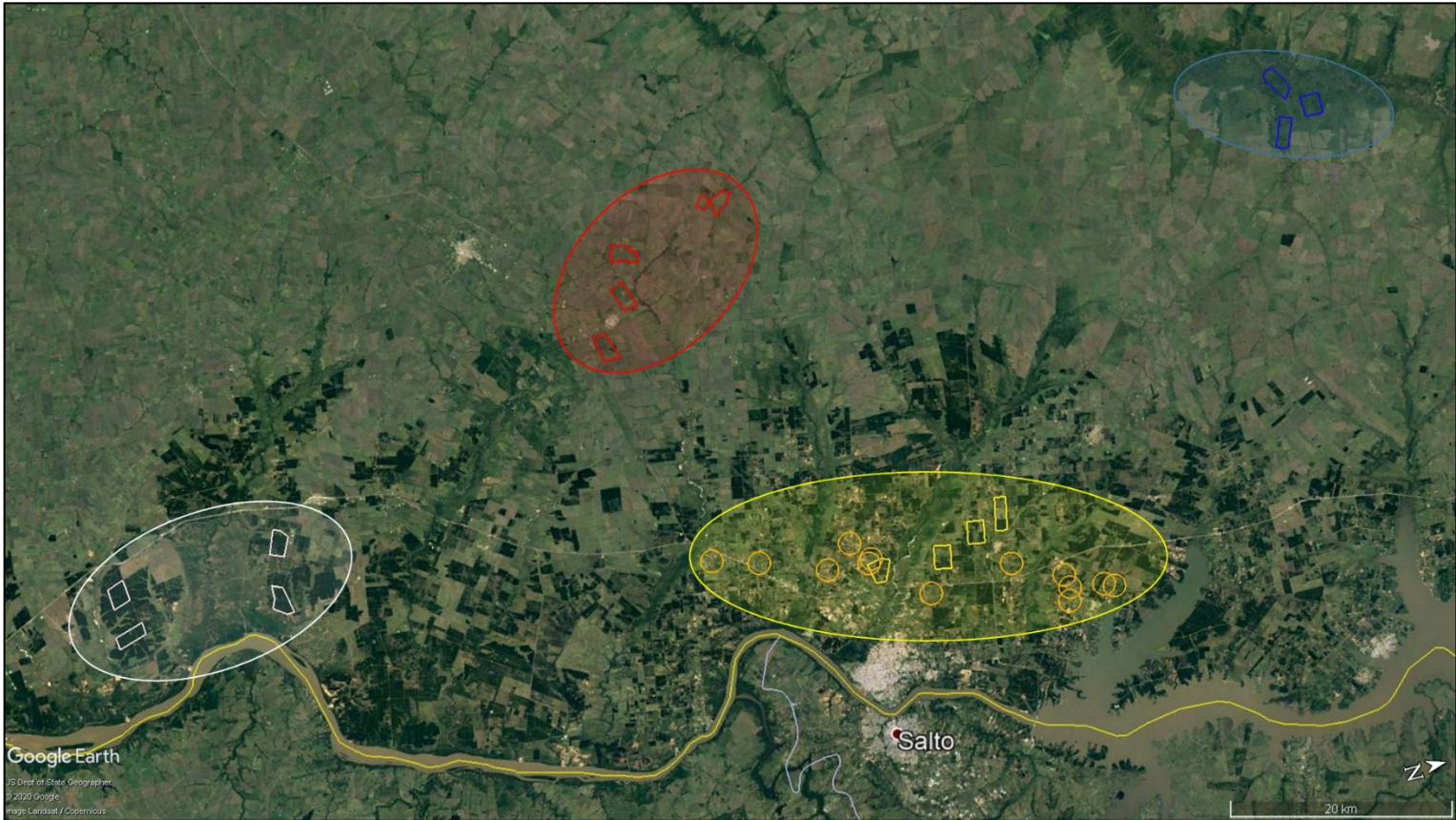




Mapa 1.1. Ubicación espacial de la zona bajo estudio comprendida por el departamento Concordia y Colon de la Provincia de Entre Ríos. Las imágenes detallan la estructura fisonómica de los usos del suelo estudiados. De izquierda a derecha y de arriba abajo se observan las plantaciones Forestales, monte Espinal, sistema Agro/Ganaderos y usos Mixtos (en este caso se detalla la presencia de cultivos de arándano). Créditos de las fotos: *Colin C. Phifer*.

1.2.2- Diseño experimental

Con el fin de evaluar el efecto de diferentes usos del suelo sobre la riqueza, abundancia y diversidad de abejas a escala de paisaje, se eligieron 4 usos de suelo representativos de la región: 1) Bosque nativo con fisonomía de Espinal, 2) parcelas con manejo Agro/Ganadero, 3) plantaciones forestales de *Eucaliptus spp.* y 4) plantaciones frutícolas de Usos Mixtos refiriéndose, en este caso, a zonas donde no se encuentran grandes extensiones del mismo cultivo, sino un uso diversificado del suelo. Se seleccionaron 4 réplicas para cada uso del suelo de 300 ha cada una y distribuidas en el paisaje separadas por no menos de 1000m, tomando la precaución de que cada polígono (unidad muestral) este comprendido mayormente por el uso del suelo al que representa (**Mapa 1.2**).



Mapa 1.2. Imagen satelital donde se resaltan los sitios bajo estudio (polígonos de 300 ha.) donde se realizaron los muestreos sistematizados de insectos. **Referencia:** *Azul:* Bosque Espinal; *Amarillo:* Usos Mixtos del suelo, se incluye la ubicación de los polígonos circulares que incluyen los lotes de arándano utilizados para el estudio correspondiente al Capítulo 3; *Rojo:* Agro/Ganaderos; *Blanco:* plantaciones forestales.

Dentro de cada una de las réplicas de los usos del suelo (polígonos) se delimitaron 4 transectas (100 m c/u), totalizando 16 transectas por uso del suelo. Cada una de las transectas estuvieron comprendidas por 5 series de Pantraps (Tuell & Isaacs, 2009; Saunders & Luck, 2013; Gonzalez et al., 2020). Las Pantraps consistían en 1 soporte en forma de “T” que eleva un metro desde el suelo los 4 recipientes de 200 cm³ (6.5 cm de diámetro) rellenos con agua jabonosa (color rojo, amarillo, celeste y blanco) (Imagen 1.1). La ubicación de cada transecta fue realizada mediante puntos al azar teniendo la precaución de que, en todos los casos, se encuentren contenidas dentro del polígono a la que corresponde la muestra. Esto fue asegurado mediante la delimitación de una zona buffer de 100m en el perímetro de cada polígono. Las transectas fueron expuestas durante 5 días antes de su recolección. Esta metodología fue repetida 1 vez por mes, durante el período de mayor floración de la temporada

2014/15 (septiembre del 2014 – febrero del 2015), sumando en total 320 puntos de muestreos mensuales y alcanzando al finalizar la temporada de toma de datos una totalidad de 1600 muestras colectadas.

Se tuvo la precaución de colocar las Pantraps con la menor diferencia temporal posible entre usos del suelo para poder observar variaciones en las fenofases de las especies de insectos colectadas. Al comenzar la temporada de muestreo, uno de los polígonos que representaba el bosque Espinal se tuvo que retirar del estudio dado inconvenientes tanto por la imposibilidad de acceso al mismo, como por la predisposición de los dueños y encargados del predio. Por esto, se decidió distribuir las transectas correspondientes a esta replica en los polígonos restantes, continuando el estudio con solo 3 polígonos para este uso del suelo.



Imagen 1.1. Diseño de las Pantraps utilizadas para el muestreo de comunidades de visitantes florales en los diferentes usos del suelo bajo estudio. Se presenta un detalle del estado de las colectas y el sistema de purga de agua para los periodos de lluvias.

El material recolectado fue determinado en un 100% a nivel de familias para cada morfo especie colectada. Se concentró el esfuerzo en el grupo de Abejas (Familias Andrenidae, Apidae, Colletidae, Halictidae y Megachillidae) los cuales se identificaron a nivel de Género y Especie, en la medida que

fue posible. Esto fue realizado a través de análisis taxonómico bajo lupa estereoscópica empleando claves dicotómicas, colecciones de referencia y/o mediante la ayuda de taxónomos especializados. Se agradece especialmente al Dr. Arturo Roig-Alsina del Museo de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (Buenos Aires), Dr. Mariano Lucia y Dr. Leopoldo Álvarez del Museo de Ciencias Naturales (La Plata) y a la Dra. Noelia Maza del Museo Miguel Lillo (Tucumán) por la experticia.

1.2.3- Análisis de datos

Las muestras de cada uno de los polígonos donde se estimaron las comunidades de abejas se discriminaron por cada transecta, en donde fueron incluidos los 5 puntos correspondientes, no separando por color de Pantraps. De este muestreo se obtuvo la abundancia, riqueza y diversidad de las comunidades de insectos presentes en cada polígono muestreado durante 5 meses consecutivos, de las cuales se extrajo la información pertinente a las comunidades de abejas: estructura taxonómica y funcional de sus poblaciones.

Para contrastar los estimadores asintóticos de las comunidades de abejas de cada sistema se utilizó a los valores absolutos en el caso de la abundancia y riqueza, y para ponderar la diversidad se puso a prueba dos índices de diversidad alfa:

- **El índice no paramétrico “Chao-1” (Chao, 1984):** Estimador de la riqueza basado en la abundancia de las especies raras. Se requiere saber cuántas especies están representadas por sólo un individuo en la muestra (*singletons*), y cuántas especies están representadas por exactamente dos individuos (*doubletons*):

$$S_{est} = S_{obs} + F^2/2G,$$

Dónde: S_{est} es el número de clases (en este caso, número de especies) que deseamos conocer, S_{obs} es el número de especies observado en una muestra, F es el número de *singletons* y G es el número de *doubletons*.

- **Exponencial del Índice de Shannon “D” (Lou & Gonzáles-Oreja, 2012):** el índice de Shannon [1] es una medida de la entropía presente en un sistema o de la incertidumbre



asociada con el resultado de un proceso, por ello, el índice de Shannon es una medida razonable de la complejidad biológica, pero no es la diversidad per se.

$$[1] H_{\text{Shannon}} = - \sum p_i \times \log_b(p_i)$$

Dónde: p_i es la abundancia relativa de la especie i , es decir, la abundancia de la especie i dividida entre la suma de las abundancias de las S especies que componen la comunidad; $\log_b(p_i)$ es el logaritmo en base b de p_i ; y la sumatoria (\sum) se extiende a las S especies.

Desde este punto de vista, el índice H es una pobre herramienta con la que juzgar los efectos que las actividades humanas causan en la biodiversidad, y por extensión para evaluar los cambios espaciales y temporales en la propia diversidad. Ahora bien, si convertimos los valores del índice H a un número equivalentes de especies, el análisis se aclara y concuerda con el razonamiento intuitivo. La medida de diversidad más adecuada [2] y la única que pondera a todas las especies según su importancia relativa, equivale a la exponencial del índice de Shannon.

$$[2] D = e^{(H\text{-Shannon})}$$

El análisis comparativo de los estimadores de las comunidades de abejas (variables respuesta) fue realizado mediante Modelos Generalizados Lineales Mixtos (GLMM por sus siglas en inglés). Se usó como factor fijo a la variable “Uso del Suelo” (de ahora en más se denotará como “LU” por las siglas en inglés de “Land Use”) y “Fecha” y se agregó como factor aleatorio a “Polígono” y “Transecta” (Función: $VR \sim LU + Fecha + (1|Polígono/Transecta)$). Como variable respuesta se usaron para cada transecta el valor de abundancia, riqueza y diversidad estimada de Chao-1 y el valor del índice “D”. Para detectar colinealidad entre las variables explicativas, se realizó un test de correlaciones múltiples con todas las variables respuestas (**Figura S1.1**), empleando el test de Pearson, considerando 0,7 el umbral de correlación. Para ajustar el modelo y estimar sus parámetros se utilizó el método de estimación de máxima verosimilitud restringida (**REML**), con una distribución poisson en todos los casos (**Zuur et al., 2013**). Se usó el criterio de Akaike para la selección del modelo que mejor representa nuestra variabilidad, eligiendo el modelo no nulo con menor valor de AIC. Esto se realizó



planteando, en primer lugar, el modelo más simple y se le fue agregando los diferentes factores fijos y aleatorios hasta obtener el modelo más complejo (modelo que incluía todas las variables) los cuales fueron comparados mediante la función *anova* del paquete “*stats*” versión 3.3.3. Se compararon los diferentes LUs utilizando el software estadístico “R versión 3.6.0” (**R Development Core Team, 2019**) recurriendo a la función *glm*, *glmer* y *glmer.nb* del paquete “*lme4*” versión 1.1-12 y para determinar la significancia entre LUs la función *anova* del paquete “*stats*” versión 3.3.3. Para facilitar su representación, las comparaciones entre LUs fueron presentadas mediante el test de la diferencia mínima significativa (*LSD*) de Fisher.

Para complementar la comparación de riqueza de abejas entre los LUs estudiados, se calculó una curva de acumulación de especies (rarefacción) por LU las cuales se compararon entre sí. Estas curvas proveen una representación gráfica de la cantidad de especies que podría encontrarse en una submuestra aleatoria de individuos tomados de un censo o una muestra de mayor tamaño, dándonos una idea de si la toma de datos es representativa de las comunidades estudiadas (**Jiménez-Valverde & Hortal, 2000**).

1.2.3.1- Comunidades de abejas en relación a la heterogeneidad del paisaje

Se clasificó la cobertura vegetal del área incluida dentro de cada uno de los 15 polígonos (4 para cada uno de los LUs, a excepción del espinal que estaba representado por 3 polígonos) seleccionados utilizando la opción "Google Satélite" de la herramienta "OpenLayers plugin" de QGIS Essen 2.14.3 (**QGIS Development Team, 2016**), con una proyección WGS / Pseudo Mercator (EPSG: 3857).

En primer lugar, para explorar su influencia sobre las comunidades de abejas, cada polígono se clasificó en siete grupos representativos de coberturas vegetales (**Tabla S1.1**):

- 1) **FRUTALES:** área ocupada por especies frutales implantadas, en su mayoría cítricos y arándanos, con un manejo productivo convencional. Se encuentra comprendido por 8 subcategorías de usos del suelo (de ahora en más y para no generar confusiones se denotarán como “hábitats”): Arándano, Citrus, Pecan, otros Berrys, *Prunus spp.*, Vid, Manzana y Kiwi;
- 2) **PLANTACIONES FORESTALES:** Bloques implantados, principalmente de *Eucalyptus grandis*, con manejo convencional. Se encuentra comprendido por 4 subcategorías:



Eucalyptus menores a 3 años de implantación, *Eucalyptus* mayores a 3 años de implantación, Cortinas forestales y plantaciones de Pino;

- 3) **SEMI-NATURALES:** áreas que incluyen matorrales y pastizales manejados o no (sin fines productivos), lotes abandonados, áreas en recuperación, entre otras áreas remanentes. Se encuentra comprendido por 8 subcategorías: Bosque nativo, sabana, arboleda, pastizal natural, lote frutal abandonado, Palmar, suelo desnudo, bajos inundables;
- 4) **AGRICOLAS:** Incluyen parcelas con manejo extensivo y estacionales, generalmente cereales implantados (soja y sorgo). Se encuentra comprendido por 2 subcategorías: Soja y parcela agrícola con Poaceas;
- 5) **GANADERIA:** se caracterizan por presentar verdeos implantados o praderas silvopastoriles con carga de ganado vacuno;
- 6) **URBANO:** Representando áreas con estructuras modificadas por el hombre (edificaciones, galpones) y caminos asfaltados.
- 7) **AGUA:** Fuentes de agua natural o artificial.

Debido a que algunas de estas 7 categorías de coberturas vegetales estaban representadas por diferentes hábitats, se hizo una subclasificación de algunas de estas categorías para determinar con mejor precisión el número de especies y cantidad de recursos florales. Así por ejemplo dentro de las coberturas con frutales se subclasificaron de acuerdo al cultivo de frutal predominante: arándano, pecan, vid, manzana, kiwi, etc. (**Tabla S1.2**). Otras categorías de cobertura como el agrícola se subclasificó en soja y otros cultivos de forraje. De esta misma forma, dentro de cada polígono independientemente del uso del suelo al que representa, se encontró un mosaico de diferentes hábitats que estaban representados en mayor o menor medida a lo largo del paisaje. A modo de ejemplo, en el caso del polígono N° 1 que representa al uso del suelo forestal contiene un 8.1% de cobertura semi-natural (compuesto por 3 subcategorías) además de 2 subcategorías forestales, el polígono N° 3 que representa el uso agro-ganadero contiene estas dos tipos de coberturas (72.2 % agrícola y 12.6% ganadera) pero además hay un 15% de cobertura semi-natural (compuesta por 3 subcategorías), y el polígono N° 1 que representa los usos mixtos del suelo contiene un 8.5% de cobertura agrícola, 36.6% de cobertura forestal, 18.9% de cobertura con frutales, 15.5% de cobertura ganadera y un 19.9% de cobertura semi-natural. Por este motivo, se determinaron las 25 categorías de hábitats (que de ahora en más se denotara



como “LUC” por las siglas en ingles de “Land Use Categories”) con diferencias en su estratificación y/o dominancia por especies vegetales como una forma de representar la heterogeneidad configuracional del paisaje (**Tabla S1.2**; ver detalle grafico de la caracterización de cada polígono en **Tabla S1.1**).

Para estimar la diversidad de recursos florales en cada hábitat, en primer lugar, se realizó un inventario de las especies florales con importancia melitofílica presentes en la región. Esta información fue compilada de diferentes fuentes: censos propios: en los hábitats SN1 (septiembre 2014 - febrero 2015, cuadratas de 2 m² en el punto central de las transectas (n= 80) una vez por mes), FR1, FR4 y U (agosto – noviembre 2016, cuadratas de 1 m² (n=13) una vez por mes); censos realizados por técnicos de la Estación Experimental Agropecuaria Concordia (INTA): relevamientos por técnicos del área forestal de flora en hábitats relacionados a plantaciones forestales en el año 2012 (FO1, FO2, SN2, SN3, SN4, SN7, G) mediante cuadratas de 1 m²; publicaciones con información botánica del área de estudio: Tesis doctoral **Fagundez, 2014** (A1 y A2) y **Fagundez et al., 2016** (SN2, SN4, SN8); y tesis de posgrado realizadas en la zona: tesis de maestría del Ing. Agr. C. Gomez en los hábitats FR2, FR3, FR5, FR6, FR7 (mediciones a través de cuadratas de 0.5 m²). El criterio utilizado para incluir la información botánica fue que la información provista proviniera de censos con cuadratas (0,5, 1 y 2 m²) en hábitats específicos (Ej.: cultivos cítricos, arándano, plantaciones forestales de corta o avanzada edad, praderas, etc.). En segundo lugar, una vez armada la lista de especies botánicas, en cada uno de los hábitats se definió la cobertura estimada para cada especie. Finalmente, se le otorgó un valor estimado a cada especie vegetal según el grado de representación en cada hábitat y se determinó su curva de floración (**Fagundez et al., 2016**) (ver bibliografía utilizada para el listado de especies y detalles en **Tabla S1.3- A y B**).

Para cada pixel de cada polígono, se determinó el porcentaje de ocupación de cada una de las subcategorías de hábitats determinadas. Se utilizó como “unidad de pixel” al equivalente del 1% de cobertura total (3 ha) para facilitar el cálculo posterior. La diversidad de recursos florales de cada pixel fue estimada según el porcentaje de cobertura de cada hábitat, obteniendo finalmente una valoración cuantitativa de la diversidad (riqueza y abundancia) de especies florales. Para estimar la cantidad de recursos florales de cada polígono, se promedió la cantidad de flores de los pixeles que lo forman, con una media y varianza asociada. Por ejemplo, el número de especies melitofílicas del espinal oscilo entre 146 y 157, mientras que los usos agrícolas tuvieron entre 132 y 162. Se resalta que cada categoría de hábitat presenta un número de especies con importancia melitofílica asociado (Ej.: una parcela de



arándano tiene ~34 especies de plantas melitofilicas, mientras que en forestaciones de menos de 3 años de implantación ~69 y el bosque nativo ~146 especies botánicas).

1.2.3.2- *Heterogeneidad configuracional del paisaje: diversidad de recursos florales (Índice de Recursos Florales)*

El Índice de Recursos Florales (IRF) es un estimador que se diseñó para ponderar la complejidad del paisaje en base al aporte que realiza cada especie vegetal en el aprovisionamiento de recursos nutricios (Néctar y Polen) dentro de cada una de las LUC. El IRF se define como “*la disponibilidad espacio-temporal de flores (riqueza y abundancia del recurso) dentro de un área determinada*”. Es una métrica semi cuantitativa que se utilizó para comparar la cantidad relativa de recursos florales que ofrece a los polinizadores cada hábitat. Esta métrica toma valores de entre 0, en el caso que no hubiese flores (ej. 100% de cobertura de agua o suelo desnudo), y ~ 19 (para esta región y caso de estudio) para un 100% de cobertura de Palmar exclusivo de *Butea yatay* con una densidad de plantación superior a las 100 plantas/ha. Cabe aclarar que la ponderación de cada LUC, dado que está conformada por el aporte promedio de las especies seleccionadas, va a estar sujeta a la cantidad de especies florales que se tengan en cuenta, al conocimiento botánico al respecto (número de flores/planta o solo porcentaje de ocupación por unidad de área) y la cobertura particular en cada caso.

Su cálculo parte de la determinación más completa posible de las comunidades botánicas de interés melitofilo de cada LUC. Para cada especie floral se determinó la abundancia de flores por ha (en el caso de monocultivos) o el porcentaje de cobertura para especies de generación espontánea en cada LUC. A partir de esta información, se le otorgo una valoración a la cantidad de flores que produce cada especie botánica por unidad de área, llamando a este parámetro “Potencia de floración - P_{fl} ”, la cual tiene valores que van de 0 a 1 según su cobertura y/o cantidad de flores generadas y mide la abundancia relativa de flores de cada especie (**Tabla 1.1**). El valor de P_{fl} para los monocultivos y especies arbóreas (Ej.: Soja, Citrus, Arándano, Eucaliptus) fue calculado mediante la cantidad de flores promedio por planta y la densidad de plantación, para cada caso particular. Con respecto a las especies de generación espontánea, a través de conteos a campo, información bibliográfica y brindada por especialistas de cada uso del suelo con manejo productivo, se estandarizó una P_{fl} en relación a su cobertura. Cada especie botánica tiene un valor de P_{fl} adecuado a cada LUC donde está presente, pudiendo tener valoraciones diferentes entre LUCs (**Tabla S1.3 - B**). A modo de ejemplo, *Eryngium horridum* (Apiacea) especie citada para diferentes LUCs presenta una valoración de $P_{fl} = 0.1$ en forestaciones de *Eucalyptus spp* de



más de 3 años de implantadas (LUC – FO2) pero su valoración en pastizales naturales (LUC – SN4) es de 0.5 dado que la presencia de esta especie por unidad de área pasa de ser rara (FO2) a tener de entre 5-25 % de cobertura por unidad de área (SN4).

Tabla 1.1. Escala utilizada para ponderar el parámetro “ P_{fl} ” en cada especie floral por unidad de área.

“P_{fl}”	Descripción
0.1	Individuos raros o únicos con pequeña cobertura
0.2	Pocos individuos con pequeña cobertura
0.3	Abundantes pero con un valor de cobertura bajo, o bien pocos individuos pero con un valor de cobertura mayor
0.5	5-25% de cobertura
0.6	>25-50% de cobertura
0.7	>50-75% de cobertura
> 0.8	>75% de cobertura o monocultivo de - 6.000.000 flores/ha
1	Monocultivo con + 6.000.000 flores/ha

Posteriormente, se determinó el largo de la floración de cada especie botánica información con la que se calculó el tiempo relativo de su floración, “ ΔT_{fl} ”, definido como el cociente entre los meses de floración y los 12 meses del año (valores entre 0-1). Finalmente, usando los parámetros de cada especie floral, se obtuvo una valoración particular en las diferentes LUCs para cada especie botánica encontrada, “ R_{fl} ” (recurso floral de cada especie particular para cada categoría de hábitat), estimada por el producto entre ambos parámetros ($R_{fl} = P_{fl} * \Delta T_{fl}$).

Para calcular un valor estandarizado que represente la diversidad de recursos aportados por las flores contenidas dentro de cada LUC, se probaron diferentes modelos potenciales para representar dicha complejidad (**Estadístico S1.1**). Finalmente, se decidió que la expresión que representaba en mayor medida la oferta floral de una categoría de hábitat determinada, sin realizar modificaciones de los datos, era la siguiente ecuación (ver ejemplo del cálculo en **Tabla 1.2**):

$$IRF_{LUC} = (R_{fl1} + R_{fl2} + [...] + R_{fln}) / n$$

Donde:

IRF_{LUC} = Valoración de la diversidad de recursos florales brindados por cada



categoría de hábitat.

R_{fi} = Valor como recurso de cada especie botánica.

n = Número de especies florales presentes en la categoría de hábitat.

Tabla 1.2. Ejemplos del cálculo del Índice de Recursos Florales correspondiente a dos LUC contrastantes. **Función:** $IRF_{LUC} = (R_{f1} + R_{f2} + [...] + R_{fn}) / n$

LUC	Calculo del IRF_{LUC}^a	IRF_{LUC}
Arándanos (incluye 34 spp florales)	$(0.067+0.025+0.017+0.083+0.075+0.05+0.017+0.029+0.017+0.058+0.092+0.013+0.058+0.013+0.05+0.025+0.05+0.25+0.05+0.033+0.033+0.075+0.017+0.092+0.042+0.033+0.033+0.033+0.038+0.138+0.033+0.033+0.033+0.038) / 34$	0.051
Eucaliptus > 3 años (incluye 41 spp florales)	$(0.025+0.017+0.017+0.021+0.017+0.029+0.025+0.029+0.042+0.017+0.025+0.025+0.025+0.025+0.033+0.017+0.017+0.017+0.017+0.017+0.021+0.025+0.025+0.025+0.025+0.021+0.017+0.029+0.025+0.017+0.025+0.046+0.017+0.017+0.025+0.017+0.038+0.029+0.017+0.017+0.025+0.033+0.038+0.038) / 41$	0.029

^a Los valores correspondientes a cada especie botánica incluidos en la estimación del IRF_{LUC} están calculados mediante la expresión " $R_{fi} = P_{fi} * \Delta T_{fi}$ ".

En última instancia, se usó el área delimitada por cada polígono como representativa de un uso del suelo y la proporción de cada categoría de hábitat que los componen como base para el cálculo global de recursos florales presentes en dicha porción del paisaje (IRF_{POL}). Se utilizó un modelo aditivo para calcular la valoración final de los recursos florales presentes en cada sitio:

$$IRF_{POL} = (\%LUC_1 * IRF_{LUC1}) + (\%LUC_2 * IRF_{LUC2}) + [...] + (\%LUC_n * IRF_{LUCn})$$

Donde:

IRF_{POL} = Valoración Global de Recurso Floral en cada polígono particular.

$\%LUC$ = Proporción de cada categoría de hábitat comprendida dentro del polígono.

IRF_{LUC} = Valoración de la diversidad de recursos florales brindados por cada categoría de hábitat.

n = Número de categorías de hábitat presentes.



De esta forma obtuvimos un valor independiente para cada una de las unidades muestrales (polígonos), que servirá de estimador de la diversidad de flores presentes espaciotemporalmente, representando el aporte de recursos nutricionales que ofrece el paisaje en los diferentes usos del suelo bajo estudio (**Tabla S1.3**).

Tabla 1.3. Ejemplo del cálculo del Índice de Recursos Florales correspondiente a dos unidades muestrales (polígonos) contrastantes. **Función:** $IRF_{POL} = (\%LUC1 * IRF_{LUC1}) + (\%LUC2 * IRF_{LUC2}) + [...] + (\%LUCn * IRF_{LUCn})$

LUCs _a	IRF _{LUC}	Cobertura LUCs - MU4 (%)	Cobertura LUCs - FO4 (%)
AI	0,032	0,000	0,000
A2	0,063	0,000	0,000
FA	0,000	0,000	0,000
FO1	0,043	1,669	0,000
FO2	0,029	21,568	92,014
FO3	0,167	4,302	0,000
FO4	0,133	3,982	0,000
FR1	0,051	0,046	0,000
FR2	0,059	10,944	0,000
FR3	0,054	0,077	0,000
FR4	0,052	0,027	0,000
FR5	0,054	0,087	0,000
FR6	0,048	0,000	0,000
FR7	0,055	0,100	0,000
FR8	0,049	0,079	0,000
G	0,052	0,000	0,000
SN1	0,047	0,000	0,000
SN2	0,065	14,457	5,422
SN3	0,071	19,517	0,000
SN4	0,076	12,834	2,563
SN5	0,064	3,033	0,000
SN6	0,188	5,313	0,000
SN7	0,000	1,478	0,000
SN8	0,077	0,000	0,000
U	0,034	0,486	0,000
IRF_{POL}		7,098	3,209

^a Definición de cada categoría en **Tabla S1.2**



Referencias: códigos correspondientes a cada una de las coberturas vegetales. **A.** Cobertura Agrícola; **FA.** Fuentes de agua; **FO.** Cobertura forestal; **FR.** Cobertura por frutales; **G.** Cobertura ganadera; **SN.** Cobertura semi-naturales; **U.** Cobertura con urbanización.

Para relacionar el grado de asociación que presenta la diversidad de recursos florales del paisaje (de ahora en más se lo denotara como “IRF”) con respecto a los estimadores calculados para las comunidades de abejas (Abundancia, número de especies, Chao-1 y D), se utilizaron GLMMs con el criterio de Akaike para la selección del modelo que mejor representa nuestra variabilidad, eligiendo el modelo no nulo con menor valor de AIC. Este criterio mide la bondad de ajuste a partir de la máxima verosimilitud del modelo y su complejidad a través del número de parámetros elegidos (**Martinez et al., 2009**). Se usaron como factores fijos al “IRF y Fecha” y como factores aleatorios a “Polígono” y “Transecta” (Función: $VR \sim IRF + Fecha + (1|Poligono/Transecta)$). El factor “Transecta” fue incluido como aleatorio como una forma de modelar la pérdida de transectas (modelo desbalanceado) en los diferentes polígonos estudiados. Para el cálculo de los modelos se usó los paquetes “*lme4*” versión 1.1-21 y “*nlme*” versión 3.1-140 usando las funciones *glm*, *glmer* y *glmer.nb* para la estimación de los GLMM y para graficar se usó la función *predict* del paquete “*stats*” versión 3.6.0, ya que esta nos predice el ajuste de la curva a partir de los resultados de la función del mejor modelo seleccionado (**Chambers & Hastie, 1992**) y las herramientas graficas del paquete “*ggplot2*” versión 3.1.1.

Finalmente, se usaron Modelos Generalizados Aditivos Mixtos (GAMM) para explorar si existen efectos aditivos entre las variables elegidas para explicar la complejidad del paisaje (IRFpol, N° de especies florales, LUCs), mediante los paquetes “*mgcv*” versión 1.8-28 y “*gamm4*” versión 0.2-5 usando la función *gam* para la estimación de los modelos y para los gráficos la función *vis.gam*. Todos los cálculos fueron realizados mediante el software estadístico R versión 3.6.0 (**R Development Core Team, 2019**).

1.2.3.3- Heterogeneidad compositiva del paisaje

Con el fin de determinar cómo es la relación entre los estimadores de las comunidades de abejas (abundancia, riqueza y diversidad) y la heterogeneidad compositiva del paisaje (proporción de las diferentes coberturas vegetales), en primer lugar, se realizó una regresión múltiple “Stepwise” para identificar las coberturas vegetales más influyentes. Se procedió de forma aditiva en la evaluación de



las variables, partiendo del modelo más parsimonioso ($< AIC$) ($VR \sim \%$ de cobertura Forestal) en comparación con el modelo nulo. Se fueron agregando el resto de las variables (tipos de coberturas vegetales) hasta que el modelo resultante no cumpliera el criterio de AIC comparado con el modelo anterior. De esta forma se pudo determinar la asociación de coberturas vegetales que explica de mejor manera los estimadores de las comunidades de abejas a escala regional. Se utilizó la función “step” para el procedimiento de selección de variables “Stepwise forward” del paquete “stats” versión 3.7.0.

Además, a través de GLMM, se evaluó el efecto particular de cada una de las diferentes coberturas vegetales sobre los estimadores de las comunidades de abejas, usando como factor fijo a los porcentajes de cobertura vegetal de mayor influencia (identificados mediante el análisis de regresión múltiple Stepwise anterior) y se agregó como factor aleatorio a las variables categóricas “Polígono” y “Transecta” (Función: $VR \sim \% LUs + (1|Polígono/Transecta)$). Para armar el modelo se usó el método de estimación de máxima verosimilitud restringida (**REML**), con una distribución binomial negativa en todos los casos. Se usó el criterio de Akaike para la selección del modelo que mejor representa nuestra variabilidad, eligiendo el modelo no nulo con menor valor de AIC. Las especificaciones de paquetes y funciones son idénticas a las planteadas en la sección 1.2.3.2. Todos los análisis se realizaron mediante el software estadístico R versión 3.6.0 (**R Development Core Team, 2019**).

1.2.3.4- Estructura funcional de las comunidades de abejas en relación a la heterogeneidad del paisaje

Con el fin de evaluar en qué medida la estructura espacial afecta selectivamente a las comunidades de abejas, se relacionaron rasgos funcionales, morfológicos y comportamentales, de las especies en función a los componentes de la heterogeneidad configuracional y compositiva del paisaje. Para caracterizar la respuesta funcional de las abejas se utilizaron 5 rasgos: Comportamiento de nidificación (**NSM**: Nidos en cavidades, Galerías en suelo, Galerías en madera); Tipo de socialización (**SOC**: Solitarias, Comunales, Subsociales, Primitivamente Eusocial, Eusocial); Comportamiento de forrajeo (**FOR**: Especialistas, Generalistas); Largo de lengua (**LON**: Corta, Larga); Tamaño del cuerpo (**SIZE**: Grande, Mediano, Pequeño) (**Tabla 1.4**). La información necesaria para la caracterización de los primeros cuatro rasgos funcionales (NSM, SOC, FOR, LON) fueron adaptados de la base de datos de historia de vida de abejas de USA perteneciente al “U.S. Geological Survey Great Lakes Science Center” facilitada por Jeff Schaeffer y Sara Friedline-Diller (**USGS Bee Inventory and Monitoring**



Lab, 2016). Para estandarizar el rasgo “SIZE” entre las diferentes especies, usamos como estimador a la distancia intertegular (I.D.) la cual fue medida mediante calibre digital (Black Jack Profesional, China) de 0,01 mm de precisión en las muestras colectadas. La distancia intertegular se midió en 5 individuos de cada especie, siempre y cuando la cantidad de ejemplares muestreados lo permitía, y en especies con menor cantidad de ejemplares se midió en la totalidad de las muestras. Para este rasgo se eligió esta medida morfométrica ya que no solo nos da una idea del tamaño corporal, sino que además es un estimador de la capacidad de vuelo de las abejas (**Greenleaf et al., 2007**) (**Tabla S1.4**).

Se utilizaron GLMM para comparar el efecto de cada uso del suelo estudiado (cultivos Agro/Ganadero, bosque Espinal, Usos Mixtos, plantaciones Forestales) sobre los rasgos de respuesta funcional de la comunidad de abejas. Se utilizó como variable respuesta la abundancia absoluta de individuos que presentan cada rasgo funcional y como factor fijo a la variable categórica “LU”. Además, se incluyó a cada unidad muestral (Polígono) como factor aleatorio (función: $VR \sim LU + (1|Poligono)$) con una distribución del error de tipo Poisson en todos los casos. El procedimiento y las especificaciones de software fueron idénticas a las planteadas en la sección 1.2.3.2.

Tabla 1.4. Rasgos funcionales utilizados para describir a cada especie de abeja que comprenden las comunidades censadas. Los rasgos funcionales fueron tomados de la base de datos de “U.S. Geological Survey Great Lakes Science Center” facilitada por Jeff Schaeffer y Sara Friedline-Diller (**USGS Bee Inventory and Monitoring Lab, 2016**). El rasgo que describe el tamaño (SIZE) fue agregado dada la información que facilita (**Greenleaf et al., 2007**).

ID	Rasgo funcional	Categorías	Descripción
Preferencias de hábitat			
NSM	Material del Nido	Nidos en cavidades	Donde nidifica cada especie dentro del ambiente.
		Excavación en el suelo	
		Perforación en madera	
Interacción Intra/Interespecifica			
SOC	Sociabilización	Solitarios	Grado evolutivo de la socialización de la especie.
		Comunal	
		Subsocial	
		Primitivamente Eusocial	
		Eusocial	
FOR	Comportamiento de Forrajeo	Especialista	Grado de interacción con diferentes grupos florales.
		Generalista	
Morfología			



TOL	Largo de Lengua	Lengua corta	Adaptación al forrajeo en diferentes especies florales.
		Lengua larga	
SIZE	Distancia Intertegular (I.D)	Grandes (I.D. > 4 mm)	Medida morfométrica que da una idea del tamaño corporal y la capacidad de desplazamiento de cada especie.
		Medianas (I.D. 4-2 mm)	
		Pequeñas (I.D. < 2 mm)	

El estudio de los rasgos de respuesta funcional en las comunidades de abejas, generalmente, está centrado en la influencia de características del paisaje en rasgos individuales y pocos trabajos evalúan el efecto sobre paquetes de rasgos funcionales (**da Encarnação Coutinho et al., 2018**). Para evaluar de forma conjunta la relación entre grupos afines de rasgos funcionales frente a la heterogeneidad configuracional (IRF) y compositiva (número de LUCs y porcentaje de coberturas vegetales predominantes) del paisaje, los grupos de rasgos de respuesta funcional se agruparon en dos categorías que se considera están asociados y responden en consonancia frente a los mismos componentes del paisaje, ofreciendo de esta forma diferente información sobre los hábitos de vida de las especies de abejas:

C1- Rasgos relacionados con la nidificación (NSM y SOC): Rasgos que aportan información al respecto de qué forma las diferentes especies utilizan el medio para establecer sus nidos, los sustratos utilizados, la ubicación de sus poblaciones y refugios para dejar descendencia.

C2- Rasgos relacionados con la alimentación (FOR, TOL y SIZE): Rasgos que nos aportan información sobre la interacción con las especies a las que forrajean y sus síndromes, la diversidad de recursos que frecuentan y la capacidad potencial de desplazamiento.

Se utilizó análisis multivariado de Componentes Principales para estimar las correlaciones entre los componentes de la heterogeneidad configuracional (IRF) y compositiva (número de LUCs y porcentaje de coberturas vegetales predominantes) del paisaje, en función a los rasgos de respuestas funcional de cada categoría por separado. De esta forma se espera determinar la variación en los datos absorbida por los primeros dos componentes principales, en qué medida representan la variabilidad y la



correlación existente entre los parámetros seleccionados para describir la estructura del paisaje (Goodal, 1954). Para esto, se usó las funciones *chart.Correlation* y *prcomp* del paquete “vegan” versión 2.5-4 para la estimación de las correlaciones y la obtención de los componentes principales (McCune et al., 2002), respectivamente, mediante el software estadístico R versión 3.6.0 (R Development Core Team, 2019).

1.3- RESULTADOS

En total se realizaron 5 fechas de muestreo (de septiembre a diciembre del 2014 y febrero del 2015) sumando un total de 35 días de muestreos en cada uso del suelo (7 días / mes). Se centró el esfuerzo de identificación específicamente en las “abejas” sumando 3.407 individuos incluidos en 96 especies dentro de 5 familias: Andrenidae (9 spp.), Apidae (38 spp), Colletidae (2 spp.), Halictidae (29 spp.) y Megachillidae (18 spp.) (Tabla S1.5). Del total de abejas 1.089 eran representantes de la especie introducida *Apis mellifera* L. La misma fue excluida de los análisis formales debido a que el objetivo del estudio está orientado a comprender los impactos de la configuración del paisaje sobre las comunidades de abejas nativas. Asimismo, en ciertos sitios se usan colmenas para servicio de polinización (frutales principalmente) o se encuentran apiarios para producción de miel (forestaciones de Eucalyptus y praderas), por lo tanto, la densidad de esta especie está determinada por el manejo y no por la configuración del paisaje. Por lo tanto, incluir *Apis mellifera* en este caso, podría generar interpretaciones erróneas de los resultados (Buchholz et al., 2020).

Las comunidades de abejas estudiadas se diferenciaron entre usos del suelo. La riqueza y diversidad de abejas fue mayor en los usos Agro/Ganaderos que en los Usos Mixtos del suelo y plantaciones Forestales (Figura 1.1. B-D). Las plantaciones Forestales se encontraron en el extremo negativo presentando la menor abundancia, riqueza y diversidad de abejas, diferenciándose en todos los casos con el resto de los sistemas. Se resalta que los Usos Mixtos del suelo se diferencian significativamente con los demás usos del suelo, a excepción del bosque Espinal. Además, el bosque Espinal no presentó diferencias significativas con los cultivos Agro/Ganaderos. Esta información se encuentra ampliada en la Tabla 1.5 y Estadístico S1.2 asociado.

La abundancia de abejas promedio en las plantaciones Forestales fue la menor con, en media (\pm EE), 0.34 (\pm 0.10) individuos por transecta y 24 individuos en total (Figura 1.1. A). Contrariamente a lo esperado, los usos del suelo Agro/Ganaderos presentaron la mayor cantidad de especies raras



(diversidad de Chao-1) de abejas con $9.58 (\pm 1.37)$ especies colectadas por transecta, habiendo un 35% más especies que en los Usos Mixtos y un 95% más que en las plantaciones Forestales. La diversidad equivalente de Shannon (D) varió en los sistemas entre 1.24 y 4.88 junto a la riqueza de especies (entre 0.38 y 5.84), correspondiendo al extremo inferior a las plantaciones Forestales y superior a los usos Agro/Ganaderos. Los Usos Mixtos del suelo y el bosque Espinal tuvieron los valores intermedios (**Figura 1.1. C-D**).

Tabla 1.5. GLMM para los Estimadores de las comunidades de abejas en función de los usos del suelo estudiados (Función: $VR \sim LU + Fecha + (1 | \text{Polígono} / \text{Transecta})$; Poisson).

Estimadores	Usos del Suelo (LU)			
	Agro/Ganadero	Usos Mixtos	Bosque Espinal	Pl. Forestal
<i>Abundancia</i>	11.89 (± 2.41) A	8.57 (± 1.77) A	9.45 (± 2.29) A	0.34 (± 0.10) B
<i>Riqueza</i>	5.84 (± 0.65) A	4.05 (± 0.47) B	4.87 (± 0.65) AB	0.38 (± 0.09) C
<i>Chao-1</i>	9.58 (± 1.37) A	6.20 (± 0.91) B	8.86 (± 1.50) AB	0.50 (± 0.12) C
<i>D</i>	4.88 (± 0.38) A	3.55 (± 0.30) B	4.04 (± 0.40) AB	1.24 (± 0.17) C
<i>N° de spp. únicas^a</i>	11	13	7	2

Se presentan las Medias y Errores Estándar de cada estimador (Media (\pm EE)). Comparación mediante LSD de Fisher. *Medias con una letra común no son significativamente diferentes* ($p > 0.05$). Medias con la letra "A" presentan los mayores valores.

^a Se denotan el número de especies solo encontradas en cada uso del suelo, para más detalle consultar **Tabla S1.4**.



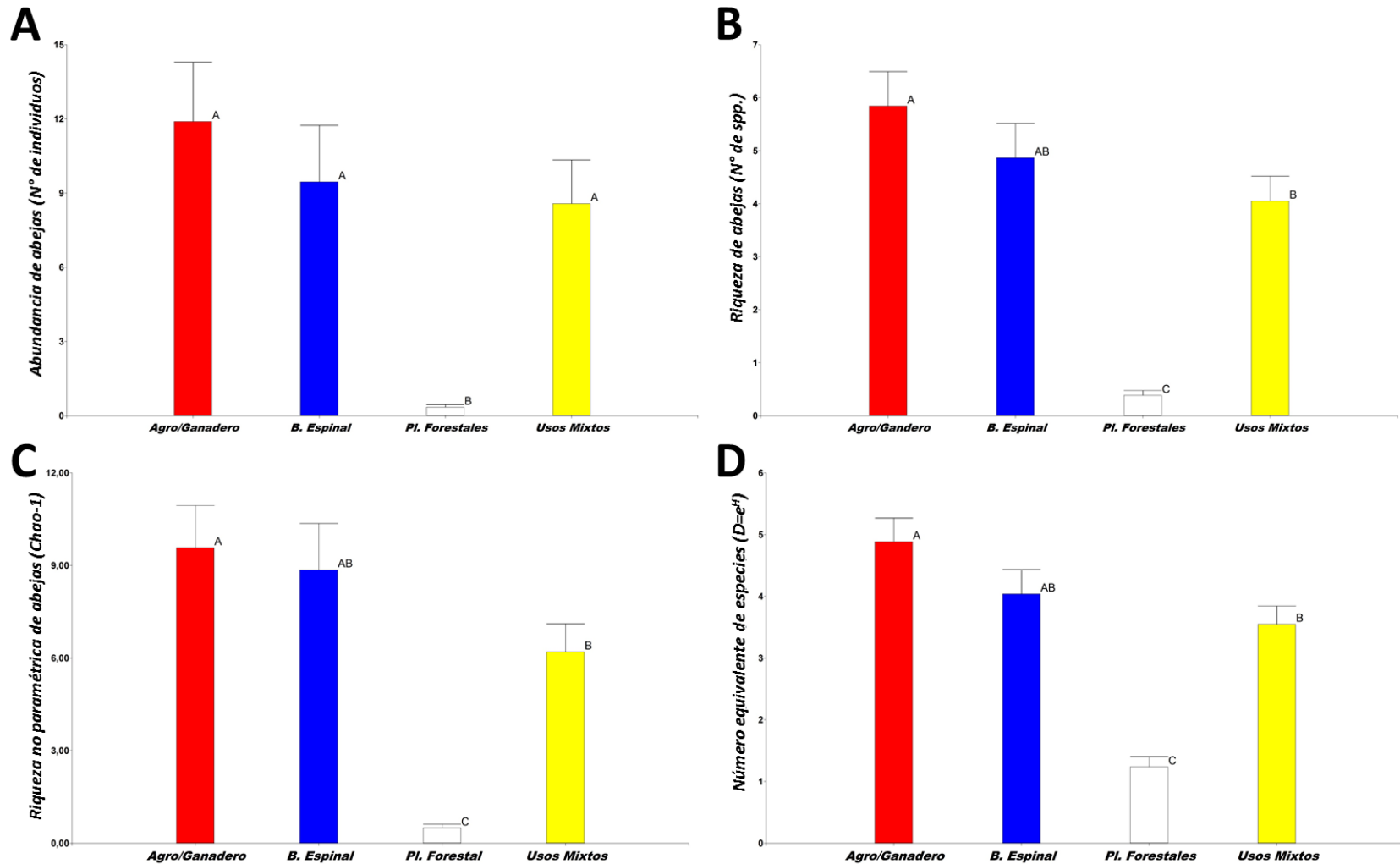


Figura 1.1: Comparación de los usos del suelo bajo estudio mediante GLMM. Se grafican las diferencias encontradas en cada uno de los estimadores seleccionados para las comunidades de abejas, en media ($\pm EE$). A) Abundancia y B) Riqueza de abejas; C) diversidad de Chao-1 y D) diversidad equivalente de especies “D”. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$)



Las curvas de acumulación de especies para los usos del suelo bajo estudio fueron realizadas a través de la información acumulativa de cada transecta colectada (observaciones), mostrando qué tan bien representadas se encuentran las comunidades de abejas en cada uso del suelo particular y si al ampliar el muestreo seguiríamos encontrando especies nuevas. Los Usos Mixtos del suelo y los Agro/Ganaderos no presentaron diferencias estadísticas entre sí en relación a la cantidad de especies de abejas acumuladas en total, aunque ambas fueron mayores que la del Bosque Espinal quien se diferenció recién al final de la curva de acumulación de especies. Además, no se observa en ninguno de los 3 casos que las curvas de acumulación de especies se acerquen a formar una meseta lo que da la idea de que aún no se han colectado la totalidad de las especies presentes en estos usos del suelo y si se aumenta el esfuerzo de muestreo las comunidades presentes en cada caso podrían diferenciarse en mayor medida. En el caso del uso del suelo con plantaciones Forestales se observa que la curva de acumulación de especies ha llegado a una meseta, indicando que los muestreos están acumulando más del 80% de las especies de abejas presentes en este uso del suelo, observándose una comunidad de abejas reducida en comparación con los otros tipos de usos del suelo muestreados (**Figura 1.2**).

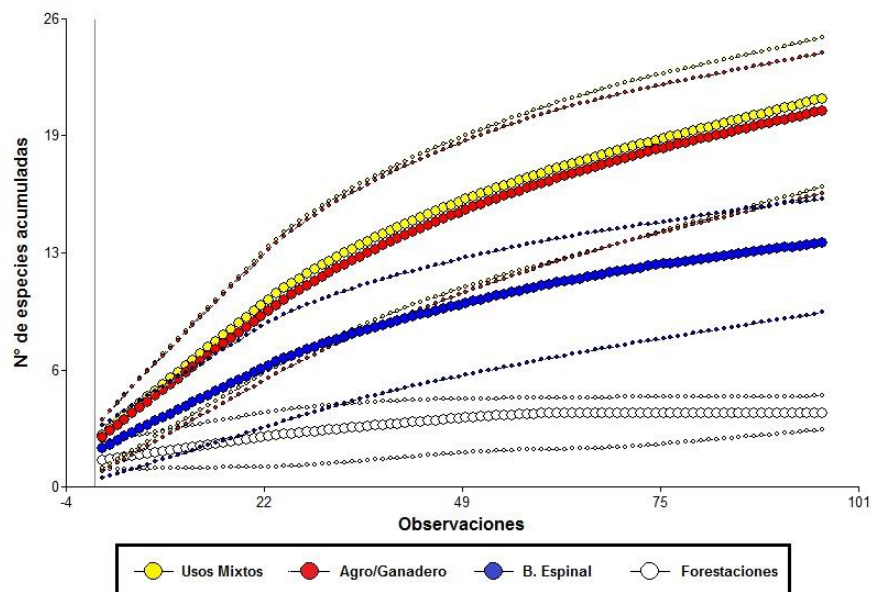


Figura 1.2. Curvas de Acumulación de Especies de abejas para cada uno de los usos del suelo comparados (Usos Mixtos, Agro-ganaderos, plantaciones Forestales y Espinal). Las curvas representan la acumulación de especies en muestreos sucesivos, a nivel de transecta, en el total de polígonos de un mismo uso del suelo. El eje de las abscisas está representando el número de transectas (observaciones) acumuladas.



1.3.1- Comunidades de abejas en relación a la heterogeneidad del paisaje

Con respecto a la heterogeneidad configuracional del paisaje a escala regional, los GLMM mostraron que la diversidad de recursos florales (IRF) explicó la abundancia, riqueza (**Figura 1.3**) y diversidad de especies presente en los diferentes usos del suelo (**Tabla 1.6**). Se observa una mayor abundancia, riqueza, diversidad Chao-1 y diversidad equivalente de Shannon (D) en las comunidades de abejas a medida que aumenta la cantidad de recursos florales en los polígonos (**Estadístico S1.3**). Dado que los resultados de los índices de diversidad “D” y “Chao-1” son muy similares entre comparaciones de usos del suelo, de ahora en más si mantienen dicha tendencia no se incluirán en los análisis y solo se reportarán los resultados del índice de Chao-1 dada la información que brinda respecto a las especies raras.

Tabla 1.6. Resumen de los estadísticos de cada modelo para los estimadores de las comunidades de abejas en función de la diversidad de recursos florales. Se presenta el correspondiente valor de AIC (Función: $VR \sim IRF + Fecha + (1|Poligono/Transecta)$; Binomial negativa).

Variables Respuesta	Estimador	SD	AIC	Z	p
Abundancia	1.199	0.232	1531.6	5.178	2.24E-07
Riqueza	0.871	0.184	1187.6	4.740	2.14E-06
Chao-1	0.981	0.202	1437.1	4.862	1.16E-06
D	0.41	0.09	1048.1	4.750	<0.0001



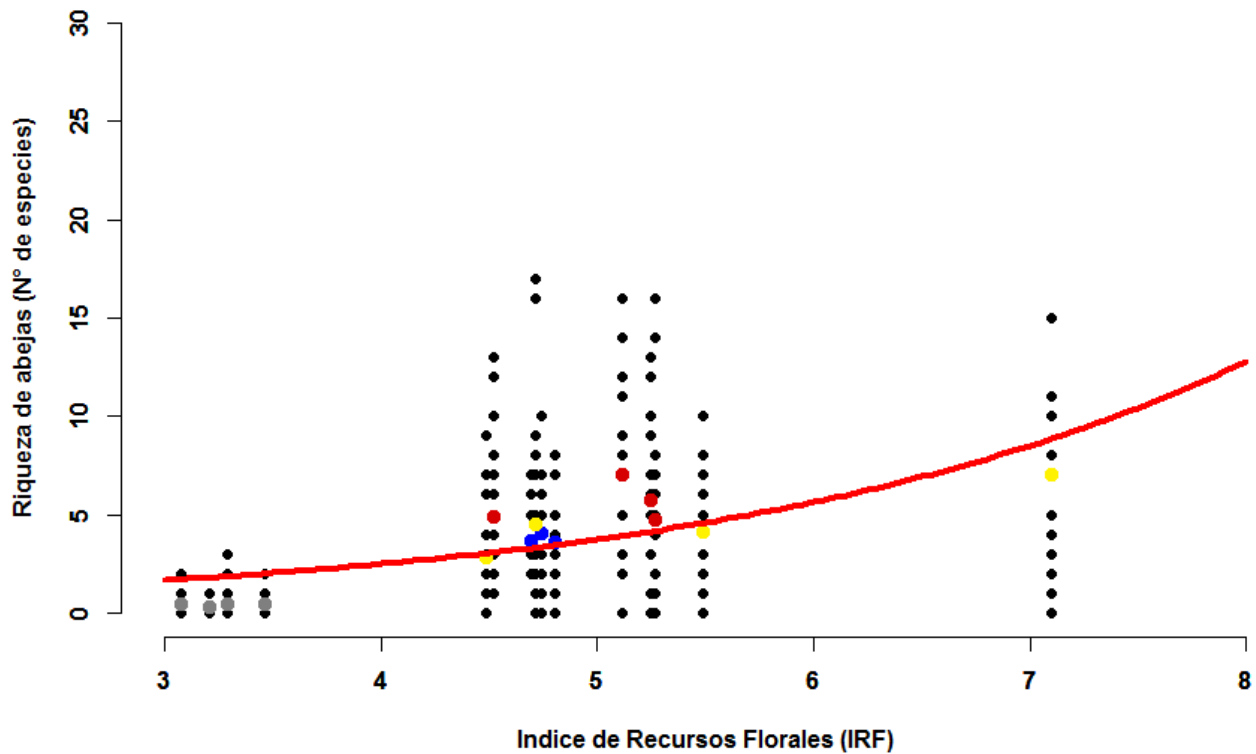


Figura 1.3. Riqueza de las comunidades de abejas en función a la diversidad de recursos florales en el paisaje (IRF). Los puntos negros corresponden a la totalidad de los datos para denotar la dispersión de los mismos, los puntos representan los estimadores calculados para cada polígono (*Grisés*: Uso forestal, *Amarillos*: Uso mixto, *Rojos*: Uso agrícola, *Azules*: Bosque espinal, 1|Polígono/Transecta) y la línea roja a la función del mejor modelo GLMM entre las variables relacionadas (curva estimada a través de la función “*predict*”).

Los modelos Generalizados Aditivos Mixtos muestran un efecto aditivo positivo entre la heterogeneidad configuracional, representada por la diversidad de recursos florales (IRF), y la compositiva, representada por el número de LUCs, en la abundancia, riqueza y diversidad de abejas, demostrando la importancia de la diversidad de recursos florales y la riqueza de hábitats para el mantenimiento de las comunidades de abejas. Los modelos que incluyeron todos los indicadores “IRF, N° de especies florales y número de LUCs” por polígono como factores aditivos fueron los que mejor representan la variabilidad de los datos. La riqueza de especies de abejas surgió como el indicador que explica en mayor medida la devianza (41,3 %) y presenta el menor valor de AIC. Este modelo se diferenció significativamente del resto de los planteados (**Tabla 1.7**) (**Estadístico S1.4**).



En general, los modelos aditivos más complejos representaron mejor la variabilidad de las comunidades y permitieron visibilizar la influencia positiva de una mayor riqueza de LUCs en los usos del suelo. Aunque las comunidades de abejas son poco sensibles a las variaciones del número de LUCs por sí solo, ya que no se encontraron significancias en los GLMM planteados para este componente del paisaje en función a los indicadores de las comunidades de abejas, al incluirlo junto a la diversidad de recursos florales (IRF y riqueza de especies florales) en modelos aditivos se resalta su aporte para sustentar comunidades de abejas más diversas. Se destaca que usos del suelo con alto valor de IRF y mayor riqueza de LUCs sostienen comunidades de abejas ~ 45% más ricas que en usos del suelo con el mismo valor de IRF en un paisaje simplificado (menor riqueza de LUCs) (**Figura 1.4**).

Tabla 1.7. Estimadores de las comunidades de abejas en relación al efecto aditivo de las variables elegidas para representar la heterogeneidad del paisaje (GAMM). Se presenta el estimador para los factores fijos (Est._F) y su error estándar (EE_F), la significancia para cada término del modelo (p -F, p -S1 y p -S2), el coeficiente de determinación ajustado para el modelo (R-sq(adj)), el porcentaje de la devianza explicada (Dev. expl. %), el valor de Akaike para cada modelo (AIC) y su Δ AIC (los mejores modelos tienen un valor Δ AIC = 0).

<i>Función: VR ~ IRF + s(SPP.FL) + s(LUC), Poisson, method = "REML"</i>											
Descriptor (VR)	Factor Fijo	Término Aditivo	Est._F	EE_F	p -F	p -S1	p -S2	R-sq.(adj)	Dev. expl. %	AIC	Δ AIC
Abundancia	SPP.FL	s(LUC)	0.0348	0.0043	7.75E-16	<2E-16	-	0.212	33.9	3057.37	236.3
	IRF	s(SPP.FL)	0.9487	0.1183	1.04E-15	<2E-16	-	0.194	36.3	2975.72	154.65
	IRF	s(SPP.FL)+ s(LUC)	0.7959	0.1221	7.02E-11	<2E-16	0.139	0.239	41.1	2821.07	0.00
Riqueza	SPP.FL	s(LUC)	0.0299	0.0047	2.63E-10	<2E-16	-	0.226	29.9	1495.62	123.03
	IRF	s(SPP.FL)	0.8516	0.1479	8.48E-09	<2E-16	-	0.276	39.9	1383.46	10.87
	IRF	s(SPP.FL)+ s(LUC)	0.7292	0.1664	1.18E-05	<2E-16	0.0364	0.29	41.3	1372.59	0.00
Chao-1	SPP.FL	s(LUC)	0.0299	0.0037	1.37E-15	<2E-16	-	0.162	25.6	2480.27	269.78
	IRF	s(SPP.FL)	10.773	0.1290	<2E-16	<2E-16	-	0.219	36.6	2228.23	17.74
	IRF	s(SPP.FL)+ s(LUC)	0.8263	0.1421	5.05E-09	<2E-16	2.36 E-05	0.225	37.5	2210.49	0.00

Referencias: SPP.FL, Número de especies florales/polígono; IRF, Índice de recurso floral/polígono; LUC, Número de categorías de hábitats/polígono; F, Factor fijo; S, Factores aditivos. Se resalta con *negrita cursiva* el mejor modelo estimado (**Figura 1.4**)



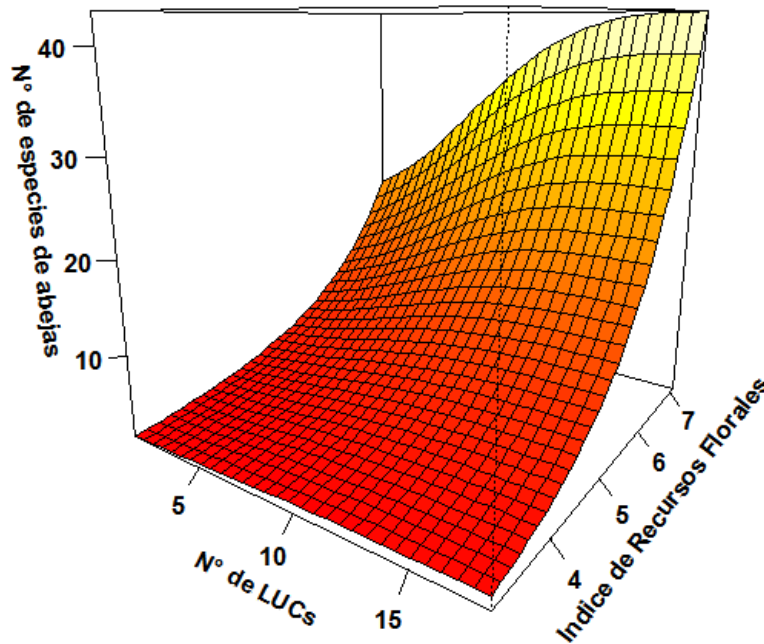


Figura 1.4. Representación tridimensional del mejor modelo aditivo (Función: N° de spp. de abejas \sim IRF + s(SPP.FL) + s(LUC)). En el mismo se plasma el efecto aditivo presentado por la heterogeneidad configuracional, representada por la diversidad de recursos florales (IRF), y la compositiva, representada por el número de LUCs en relación a la riqueza de abejas, mostrando el aporte adicional de usos del suelo diversificados con mayor oferta de recursos florales.

Con respecto a la heterogeneidad composicional del paisaje a escala regional, al analizar la relación existente entre las diferentes coberturas vegetales predominantes (Agrícola, Ganadera, Semi-natural, Forestal, Frutales) en función a la abundancia, riqueza y diversidad observada en las comunidades de abejas en general se observó, a través de regresión múltiple “Stepwise”, que un aumento en la cobertura con plantaciones forestales afectaron negativamente la abundancia, riqueza y a los índices de diversidad (Chao-1 y equivalente de Shannon “D”) de las abejas silvestres ($R^2_{\text{abundancia}}=0.59$, $p_{\text{abundancia}}=0.0008$; $R^2_{\text{riqueza}}=0.71$, $p_{\text{riqueza}}=0.0001$; $R^2_{\text{Chao-1}}=0.63$, $p_{\text{Chao-1}}=0.0004$; $R^2_{\text{D}}=0.40$, $p_{\text{D}}=0.0110$). La cobertura con frutales y áreas agrícolas mostraron efectos positivos, aunque generalmente solo fueron tendencias. Aun así, en todas las regresiones múltiples aportan a mejorar sustancialmente la variabilidad explicada. Los mejores modelos (RLM stepwise) de cómo la heterogeneidad composicional del paisaje, determinada por las coberturas vegetales predominantes, afectan a los



estimadores de las comunidades de abejas están conformados por la contribución de tres coberturas vegetales diferentes (variables predictoras) (**Tabla 1.8**). La cobertura con áreas semi-naturales, en general, no fue seleccionada por los modelos de RLM stepwise para explicar las tendencias de los estimadores de las comunidades de abejas observadas.

Mediante GLMM se refuerzan los resultados obtenidos anteriormente, manteniéndose las relaciones observadas para los estimadores de las comunidades de abejas con respecto a los componentes de la heterogeneidad composicional del paisaje usados en el anterior análisis. A continuación, se presentan solo las gráficas correspondientes a las relaciones entre las coberturas forestales y agrícola en función de la riqueza de especies de abejas dado que fueron los modelos más consistentes y representan las relaciones que se observaron globalmente entre los estimadores seleccionados (**Figura 1.5**) (Ver **Tabla 1.8** para resultados de GLMM; **Estadístico S1.5**).

Tabla 1.8. Regresión Múltiple Stepwise, con dirección aditiva de los pasos de selección de las variables predictoras (porcentaje de coberturas vegetales predominantes), para los estimadores de las comunidades de abejas a escala regional.

<i>Función: $Y = b_0 + b_1X_{V1} + b_2X_{V2} + b_3X_{V3}$</i>								
Descriptor	Variables	Estimador	E.E.	<i>t</i>	<i>Pr(> t)</i>	AIC	<i>R</i> ²	<i>p</i>
Abundancia	<i>b0: Intercepto</i>	9,06	2,219	4,084	0,0018	45,71	0,7409	0,0015
	<i>V1: Pl. Forestal</i>	-0,111	0,033	-3,393	0,006			
	<i>V2: Frutales</i>	0,263	0,12	2,185	0,0513			
	<i>V3: Agrícola</i>	0,078	0,043	1,804	0,0986			
Riqueza	<i>b0: Intercepto</i>	4,414	0,625	7,058	2,11E-05	7,72	0,8526	7,07E-05
	<i>V1: Pl. Forestal</i>	-0,049	0,009	-5,285	0,0003			
	<i>V2: Frutales</i>	0,103	0,034	3,053	0,011			
	<i>V3: Agrícola</i>	0,024	0,012	1,959	0,076			
Chao-1	<i>b0: Intercepto</i>	10,345	1,259	8,215	5,07E-06	29,2	0,781	0,0006
	<i>V1: Pl. Forestal</i>	-0,108	0,018	-6,069	8,09E-05			
	<i>V2: Semi-natural</i>	-0,037	0,019	-1,959	0,0759			
	<i>V3: Frutales</i>	0,125	0,067	1,883	0,0863			



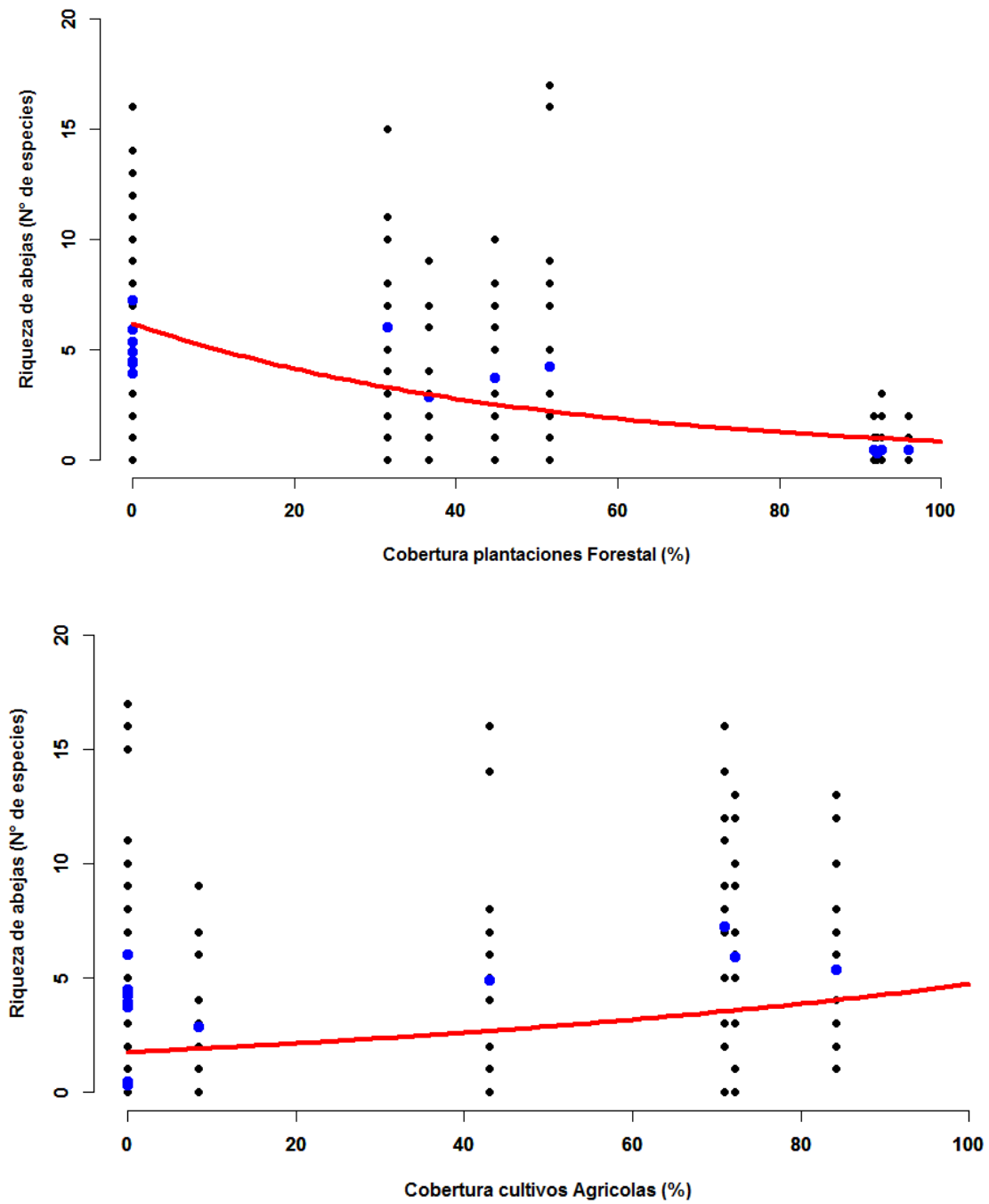


Figura 1.5. Riqueza de abejas en relación al porcentaje de cobertura por plantaciones Forestales y cultivos Agrícolas. Los puntos negros corresponden a la totalidad de los datos para denotar la dispersión de los mismos, los puntos azules representan los estimadores calculados para cada polígono, (1|Polígono/Transecta) y la línea roja a la función del mejor modelo GLMM entre las variables relacionadas (curva estimada a través de la función “predict”).





1.3.2- Estructura funcional de las comunidades de abejas en relación a la heterogeneidad del paisaje

El hábito de nidificación resulto ser un rasgo funcional que determino comunidades de abejas diferentes en los principales usos. Así, en el Espinal las especies de abejas más abundantes fueron las que usan cavidades preexistentes para nidificar, diferenciándose significativamente de los sistemas Agro/Ganaderos, pero no de los Usos Mixtos del suelo. En los sistemas con Usos Mixtos, sobresalieron las especies de abejas que habitan en galerías dentro de la madera, a diferencia con los Sistemas Agro/Ganaderos. Por último, las especies de abejas presentes en los sistemas Agro/Ganaderos se caracterizaron por tener nidos en el suelo, diferenciándose solo con las plantaciones Forestales de forma significativa. En todos los casos las plantaciones forestales tuvieron las menores abundancias de abejas, encontrando en estos usos del suelo casi exclusivamente especies que nidifican en el suelo (**Tabla 1.9**).

De las categorías definidas para los hábitos de sociabilización (SOC), en todos los sistemas se muestra una predominancia de especies solitarias. Las especies Solitarias y Eusociales fueron significativamente menos abundantes en las plantaciones forestales que en el resto de los usos del suelo. Las especies primitivamente Eusociales siguen la tendencia anterior. Finalmente, las especies con hábitos de agregación Comunes se encontraron mayormente representadas en el sistema Agro/Ganadero, diferenciándose del bosque Espinal y las plantaciones Forestales (**Tabla 1.9**).

Cuando exploramos la abundancia de abejas con rasgos de respuesta funcional en relación a sus hábitos de forrajeo (FOR), largo de lengua (TOL) y tamaño (SIZE), en todos los casos fueron significativamente menos abundantes en las plantaciones forestales que en el resto de los usos del suelo, pero no observaron diferencias significativas entre el resto de los usos del suelo contrastados (**Tabla 1.9**). Los cultivos Agro/Ganadero presentaron las mayores abundancias de especies especialistas, con lengua corta, medianas y pequeñas. En contraste, los usos Mixtos del suelo presentaron una predominancia de especies generalistas, de lengua larga y grandes. En general, en todos los usos del suelo predominaron las especies de hábitos de forrajeo generalistas y de tamaño corporal mediano y pequeño.



Tabla 1.9. Influencia a escala regional de los usos del suelo estudiados sobre la abundancia de especies de abejas que representan diferentes rasgos funcionales en las comunidades. Resumen de los estadísticos de cada modelo (GLMM). Se reportan los estadísticos de la prueba de Wald (valor de F y p) para la comparación de la variable categórica “LU” usada como factor fijo. Los modelos se encuentran en el **Estadístico S1.6.**

<i>Función: VR ~ LU + (1/Poligono), Poisson</i>							
ID	Variables Respuesta ^a	Usos del suelo (LU)				Prueba de Wald	
		Agro/Ganadero	Usos Mixtos	Bosque Espinal	Pl. Forestales	F	p
NSM	<i>Nidos en cavidades</i>	0.45 (±0.34) B	1.36 (±0.67) AB	3.21 (±1.43) A	0.22 (±0.23) B	3.10	0.071
	<i>Excavación en el suelo</i>	89.19 (±46.76) A	55.57 (±29.11) A	34.02 (±20.79) A	2.90 (±1.75) B	6.92	0.007
	<i>Perforación en madera</i>	25.58 (±4.88) B	56.57 (±9.93) A	39.17 (±8.23) AB	0.71 (±0.43) C	17.50	0.0002
SOC	<i>Solitarios</i>	52.30 (±19.75) A	57.75 (±21.64) A	51.43 (±22.28) A	2.03 (±1.02) B	11.75	0.0009
	<i>Comunales</i>	40.37 (±21.73) A	9.35 (±5.28) AB	2.58 (±1.83) BC	0.62 (±0.50) C	7.32	0.006
	<i>Subsociales</i>	10.28 (±3.74) A	28.80 (±9.76) A	12.03 (±4.99) A	5.1E-9 (±5.2E-6) A	1.66	0.234
	<i>Primitivamente Eusociales</i>	7.08 (±4.61) A	8.61 (±5.39) A	1.39 (±1.22) AB	0.52 (±0.50) B	2.78	0.091
	<i>Eusociales</i>	8.67 (±4.98) A	4.13 (±2.51) A	9.15 (±5.98) A	0.29 (±0.29) B	3.49	0.054
FOR	<i>Especialistas</i>	27.29 (±15.44) A	10.74 (±6.15) A	18.19 (±11.98) A	0.79 (±0.61) B	5.00	0.012
	<i>Generalistas</i>	102.89 (±31.47) A	117.06 (±35.58) A	45.37 (±16.22) A	2.30 (±1.03) B	20.15	0.0001
TOL	<i>Corta</i>	67.65 (±32.06) A	47.42 (±22.48) A	34.75 (±19.02) A	2.49 (±1.44) B	7.46	0.005
	<i>Larga</i>	61.06 (±17.51) A	69.44 (±19.72) A	48.82 (±16.22) A	1.07 (±0.58) B	17.11	0.0002
SIZE	<i>Grandes</i>	16.01 (±5.14) A	28.75 (±8.89) A	11.46 (±4.48) A	0.97 (±0.56) B	9.02	0.003
	<i>Medianos</i>	63.75 (±19.85) A	43.40 (±13.55) A	31.45 (±11.53) A	1.25 (±0.66) B	14.62	0.0004
	<i>Pequeños</i>	50.70 (±23.20) A	44.98 (±20.47) A	39.58 (±20.75) A	1.84 (±1.07) B	8.37	0.004

Se presentan las Medias y Errores Estándar de cada estimador (Media (±EE)). Comparación mediante LSD de Fisher. *Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$).* Medias con la letra "A" presentan los mayores valores.

^a La variable respuesta es la abundancia del conjunto de especies de abejas que presentan cada rasgo de respuesta funcional.

Referencias: NSM. Hábitos de nidificación; SOC. Hábitos de sociabilización; FOR. Hábitos de forrajeo; TOL. Largo de lengua; SIZE. Tamaño del cuerpo





Se usaron análisis multivariados de Componentes Principales (PCA) para explorar las relaciones existentes entre los componentes de la heterogeneidad del paisaje (número de LUCs, % de coberturas vegetales y IRF) con respecto a los diferentes grupos de rasgos funcionales con las que se caracterizaron las comunidades de abejas silvestres (SOC, NSM, FOR, TOL y SIZE). Se observó que en general la heterogeneidad configuracional del paisaje (IRF) explica en mayor medida que la heterogeneidad compositiva el ordenamiento de las comunidades de abejas silvestres basado en sus rasgos de respuesta funcional relacionados con la nidificación (SOC y NSM) (**Figura 1.6**) y relacionados con la alimentación (FOR, TOL y SIZE) (**Figura 1.7**). La heterogeneidad configuracional absorbió entre un 15-25% más de la variabilidad acumulada entre los 2 primeros CP (sobre todo en el CP1) que al utilizar el mismo conjunto de variables frente al estimador de la heterogeneidad compositiva.

Para los rasgos de respuesta funcional relacionados con la nidificación (SOC y NSM), dentro de los componentes de la heterogeneidad compositiva del paisaje se resalta la influencia negativa de la cobertura con plantaciones forestales en todas las categorías de rasgos presentadas, aunque esta variable solo se correlacionó significativamente con la abundancia de especies Eusociales ($R = -0.55$, $p = 0.0334$). Además, se encontraron correlaciones positivas entre la cobertura Agrícola y especies Comunes con nidificación en el suelo (Ej.: *Augochloropsis spp.*) ($R_{comunal} = 0.70$, $p_{comunal} = 0.0036$ y $R_{n.suelo} = 0.69$, $p_{n.suelo} = 0.0047$), entre cobertura con Frutales y especies Subsociales que nidifican en galerías en madera (Ej.: *Ceratina spp.*) ($R_{subsociales} = 0.77$, $p_{subsociales} = 0.0008$ y $R_{g.madera} = 0.71$, $p_{g.madera} = 0.0028$) y de las coberturas Semi-naturales con especies de nidificación en cavidades preexistentes (Ej.: *Megachile spp.*) ($R = 0.66$, $p = 0.0073$). Además, la riqueza de hábitats (N° LUCs) se correlacionó positivamente con la abundancia de especies primitivamente Eusociales ($R = 0.64$, $p = 0.0094$) (**Figura 1.6 A**). Complementariamente, la heterogeneidad configuracional del paisaje (IRF) mostró una correlación significativa y positiva con dos grupos no relacionados: especies Primitivamente Eusociales (Ej.: *Bombus spp.*) ($R = 0.67$, $p = 0.0060$) y especies que nidifican en galerías en la madera (Ej.: *Xylocopa spp.*, *Augochlora spp.*, *Lithurgus spp.*) ($R = 0.52$, $p = 0.0491$) (**Figura 1.6 B**).

Para los rasgos de respuesta funcional relacionados con la alimentación (FOR, TOL y SIZE) también se resalta el impacto negativo de la cobertura con plantaciones forestales en todas las categorías, mostrando significancias para el caso de las especies de lengua larga ($R = -0.57$, $p = 0.0263$) y tamaño Mediano ($R = -0.57$, $p = 0.0268$). Las especies de lengua corta y de hábitos de forrajeo tanto





Cavigliasso, P.

SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL ESPINAL ENTRERRIANO, ARGENTINA

Generalistas como Especialistas se encontraron relacionadas fuertemente con la cobertura Agrícola ($R_{corta} = 0.63$, $p_{corta} = 0.0121$; $R_{generalista} = 0.57$, $p_{generalista} = 0.0254$; $R_{especialista} = 0.62$, $p_{especialista} = 0.0132$). Además, se encontraron preferencias de acuerdo al tamaño de los individuos: especies grandes presentan mayor afinidad por coberturas con Frutales ($R = 0.56$; $p = 0.0291$), especies Medianas y Pequeñas por coberturas Agrícolas ($R = 0.70$; $p = 0.0036$ y $R = 0.56$; $p = 0.0288$ respectivamente). Finalmente, la riqueza de hábitats tuvo un efecto significativo sobre la abundancia de especies de tamaño grande y generalistas ($R = 0.61$, $p = 0.0149$; $R = 0.54$, $p = 0.0391$ respectivamente) (**Figura 1.7 A**). La heterogeneidad configuracional del paisaje (IRF) se relacionó positivamente, en todos los casos, en esta categoría de grupos funcionales. Aun así, solo se observan correlaciones significativas con la abundancia de especies generalistas ($R = 0.61$; $p = 0.0148$), de lengua corta ($R = 0.54$; $p = 0.0388$), de tamaño Grande ($R = 0.73$; $p = 0.0022$) y Pequeño ($R = 0.56$; $p = 0.0315$) (**Figura 1.7 B**).



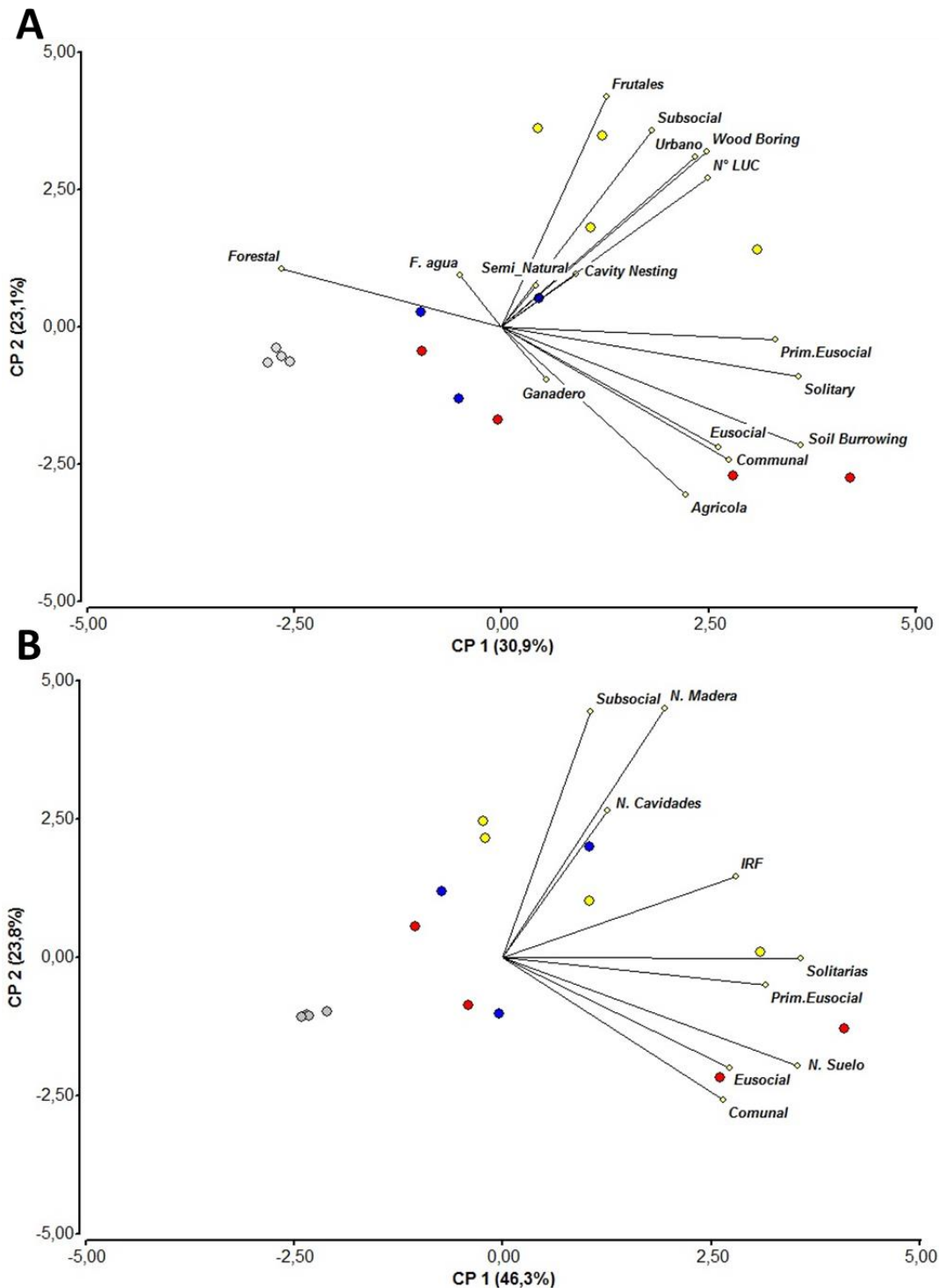


Figura 1.6. Análisis multivariado de Componentes Principales para los grupos de rasgos funcionales SOC y NSM en relación con la heterogeneidad compositiva (A) y configuracional (B) del paisaje. Los puntos rojos representan a los polígonos del uso del suelo Agro/Ganadero, amarillos usos Mixtos del suelo, azules bosque Espinal y grises plantaciones forestales.



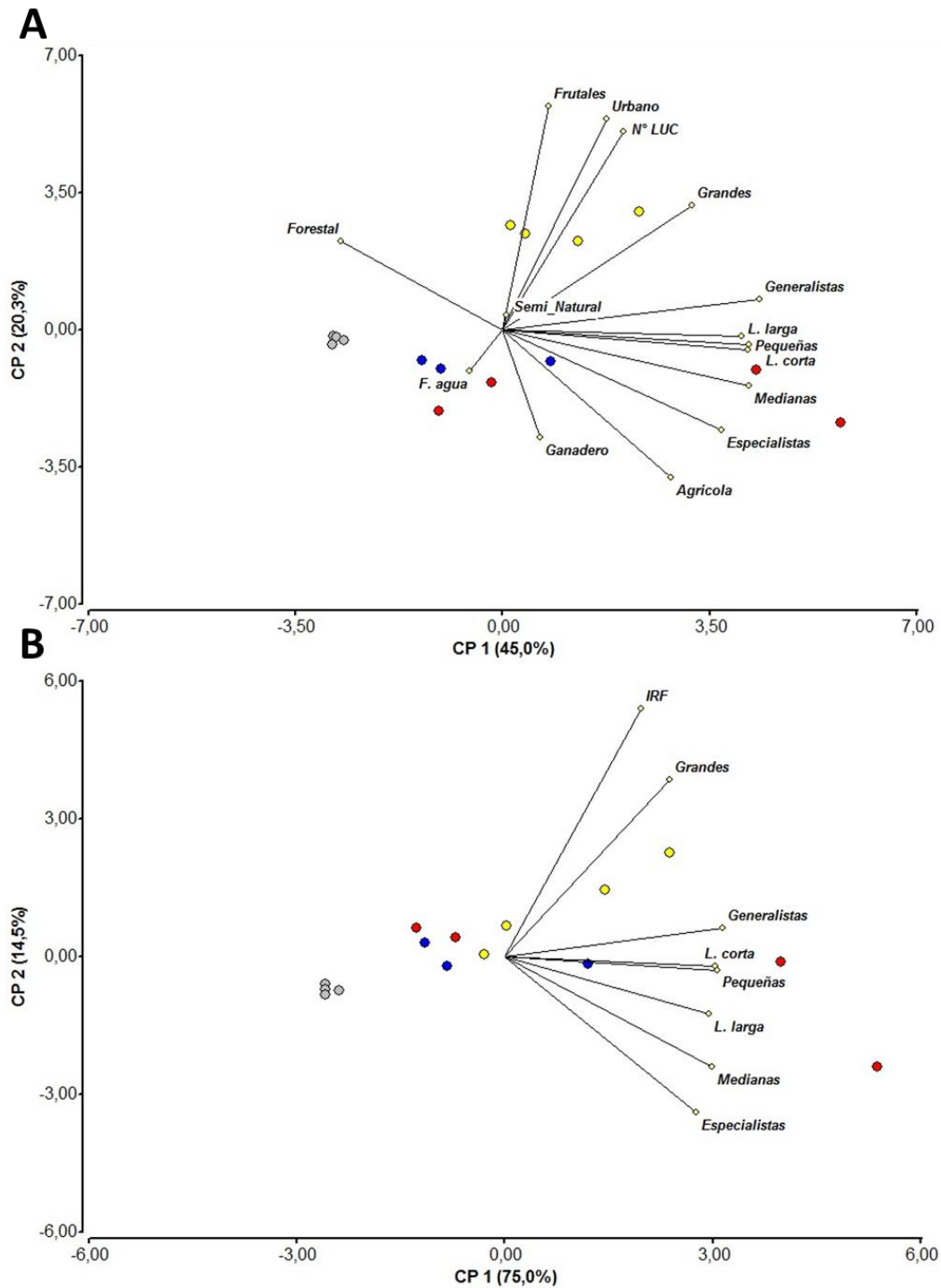


Figura 1.7. Análisis multivariado de Componentes Principales para los grupos de rasgos funcionales FOR, TOL y SIZE en relación con la heterogeneidad compositiva (A) y configuracional (B) del paisaje. Los puntos rojos representan a los polígonos del uso del suelo Agro/Ganadero, amarillos usos Mixtos del suelo, azules bosque Espinal y grises plantaciones forestales.





1.4- DISCUSIÓN

Este estudio ha encontrado una amplia gama de respuestas sobre la abundancia, riqueza y diversidad de abejas silvestres presentes en los usos del suelo que se encuentran ocupando gran parte del Espinal Entrerriano, zona continuamente vinculada a cambios en su contexto. Con respecto los usos forestales del suelo presentaron una importante limitación para las comunidades de abejas, mientras que usos del suelo con mayor riqueza de hábitats (Usos mixtos), agrícolas y el bosque espinal presentaron una riqueza de especie similar, aunque con comunidades con diferente composición de especies de abejas. Estos patrones están explicados por la disponibilidad de recursos y disponibilidades de diferentes sitios de nidificación estructuran comunidades diferentes. Se hace énfasis en las implicancias que estos resultados tienen para el manejo de paisajes agrícolas apuntando a conservar los servicios ecosistémicos que brinda la diversidad de abejas nativas.

La apifauna que representa el espinal entrerriano se encuentra dominada por *Apis mellifera* (~ 1/3 de la abundancia total). Esto se debe a la gran carga de colmenas manejadas en la región bajo estudio en donde, según la última actualización del RENAPA, hay 227,061 colmenas registradas (<https://datos.agroindustria.gob.ar/dataset/registro-nacional-de-productores-apicolas>). Si no tenemos en cuenta a esta especie, en la comunidad de abejas resalta la familia Halictidae con la mayor abundancia (33.81 % del total), tendencia observada en otros ecosistemas del mundo (**Torne-Noguera et al., 2014; Meyer et al., 2017; Buchholz et al., 2020**), y la familia Apidae con la mayor riqueza de especies (38.54 % del total) siendo Colletidae la familia con la menor representación (2 especies con 4 individuos totales). Dentro de las especies nativas, con el 6.22% de la abundancia total, se resalta la presencia de *Caenonomada bruneri* (Apidae: Tapinotaspidini), representante altamente especializado en sus interacciones dado que se adaptado a la remoción de aceites (**Roig-Alsina, 1997**). En general la comunidad de abejas estudiada se encuentra dominada por representantes con hábitos generalistas, solitarios y con nidificación en el suelo siendo de tamaño pequeño a medianas y de lengua corta. Las especies comunales (principalmente *Augochloropsis*: Halictidae) fueron las que registraron mayores variaciones entre usos del suelo, aun así, las comunidades en general estuvieron fuertemente alteradas por el cambio de la cobertura vegetal.

Al evaluar cada uso del suelo particular, comprendidos en este caso como una asociación de coberturas vegetales representadas por aquellas con un mayor porcentaje de ocupación, a escala regional se puede ver una tendencia que podría estar estructurando, a este nivel, la abundancia, riqueza





y diversidad de las comunidades de abejas. Las plantaciones Forestales se encuentran en el extremo negativo de un gradiente de calidad ambiental para las abejas, presentando un sombreado de su sotobosque casi total y escasa vegetación remanente. En el otro extremo encontramos a los cultivos extensivos Agro/Ganaderos, ocupados por ambientes abiertos con floraciones masivas concentradas en el tiempo, donde gran proporción de estos se encuentran bajo un manejo convencional y extensivo del suelo. En medio de este gradiente nos paramos frente a los Usos Mixtos del suelo dominados por frutales perennes (cítricos y arándanos) con una gran diversidad de hábitats y alta oferta nutricional. El bosque Espinal, formación con vegetación predominantemente nativa, de bajo porte y considerado como un sistema con alta estabilidad ecosistémica, no presenta diferencias en abundancia, riqueza ni diversidad de especies de abejas silvestres con los cultivos Agro/Ganadero y los Usos Mixtos del suelo.

En términos generales, el número de abejas recolectadas podría estar disminuyendo al aumentar la cobertura del dosel entre los sitios (**Campbell et al., 2007; Winfree et al., 2007**), lo que viene emparentado con un mayor sombreado de los estratos inferiores y menor temperatura promedio a nivel del suelo, estas características se encuentran estructurando un paisaje simplificado que podrían estar afectando negativamente a las comunidades silvestres de abejas (**De Palma et al., 2015; Forrest et al., 2015; Le Féon et al., 2016**). Esto refleja en parte la disminución de la abundancia y riqueza de abejas por muestra, cuando se aumenta la cobertura ocupada por plantaciones forestales. Debido a que hay más individuos capturados por transecta en hábitats abiertos, es probable que haya más especies presentes en una muestra de hábitat con baja cobertura vegetal, incluso si el número total de especies es similar entre hábitats.

Aunque la presencia de abejas nativas en los campos agrícolas a menudo está influenciada por el paisaje circundante (**Kremen et al., 2002; Holzschuh et al., 2007; Ockinger & Smith, 2007**), la proporción de cobertura semi-naturales no predijo significativamente la abundancia, riqueza o diversidad de abejas, a diferencia del efecto observado por la cobertura bajo agricultura convencional. Estos resultados apoyan los hallazgos realizados por **Winfree et al. (2007)** en donde se documentaron efectos significativos y positivos de los usos del suelo agrícola sobre la riqueza de las comunidades de abejas presentes en ecosistemas de pinos y robles de Nueva Jersey. Estas tendencias podrían deberse a una adaptación a la utilización de floraciones masivas por parte de especies de abejas nativas, en tal caso las floraciones de especies botánicas nativas pasarían a desempeñar un papel secundario o estacional en el aporte nutricional (**Medan et al., 2011**). Con respecto a estos tipos de interacciones, en campos de girasol **Chamer et al. (2003)** encontraron que el 84% de las interacciones fueron del tipo





nativo-exótico y **Torretta (2007)** luego de realizar censos en campos de girasol de casi todas las subunidades pampeanas, encontró que el 54.2% de las interacciones eran nativo-exótico frente al 33.7% que fueron nativo-nativo. Otro aspecto que podría estar generando este patrón es la configuración del paisaje agrícola (densidad de bordes por unidad de superficie). **Martin et al. (2019)** observan que los polinizadores se benefician de una mayor densidad de borde en el paisaje, en ciertos casos, independientemente de la cantidad de hábitat semi-natural. Dentro de estos agroecosistemas, una configuración con parcelas pequeñas generaría mayor diversidad de ecotonos que podrían funcionar como vías de intercambio, aumentando la conectividad (ver heterogeneidad configuracional del paisaje en **Fahrig et al., 2011**) y dándole la posibilidad a las abejas de dispersarse entre cultivos (**Concepción et al., 2012; Tschardt et al., 2012; Hass et al., 2018**). Por lo general, las especies muy móviles como las abejas necesitan de una complementación de recursos a través de una gran diversidad de plantas (**Sutter et al., 2017**) y sitios adecuados para su anidación. Dichos recursos no solo se pueden encontrar en hábitats semi-naturales vecinos (Ej.: nidos; **Holland et al., 2016**) sino también en cultivos adyacentes (polen y néctar de cultivos y vegetación espontánea). En estos paisajes, prácticas extensivas como la agricultura eco-amigable (ej.: orgánica, agroecológica) podrían ser la forma más efectiva de mejorar la diversidad de artrópodos y los servicios que estos brindan a los cultivos (**Jonsson et al., 2015**).

La intensificación productiva y la deforestación a escala regional actúan como presiones que modelan la composición en comunidades de abejas (**Russell et al., 2005**). Tales presiones conllevan a modificaciones en la disponibilidad tanto de recursos nutricios como para su anidación (**Potts et al., 2005, Cane et al., 2007**) y reducen la capacidad del ambiente para termorregular (**Cane & Tepedino, 2001**) proceso ecológico que tiene una alta correlación con comunidades diversas de abejas (**Klein et al., 2008**). En este contexto, el hábitat semi-natural es necesario para sustentar un subgrupo de polinizadores silvestres con comportamientos muy especializados (Ej.: *Megachile spp.*) en relación a los servicios que brindan a campos cultivados contiguos (**Carvalho et al., 2010; Klein et al., 2012**), donde es la diversidad de hábitats apropiados para establecer sus nidos a escala local y no los recursos forrajeros lo que principalmente afecta su presencia y sustenta una mayor diversidad de abejas (**Heard et al., 2007**).

Al analizar cómo la heterogeneidad del paisaje afecta la abundancia, riqueza y diversidad de las comunidades de abejas, se observó que la estructura de estas se encuentra modelada por la diversidad de recursos alimenticios presentes en el paisaje, resaltando que una mayor riqueza de hábitats junto a





un aumento en la diversidad de recursos forrajeros genera un efecto aditivo sobre la diversidad de las comunidades de abejas nativas. Factores como una estructura de las comunidades de plantas con valor melitofilo rica en especies y la abundancia de flores en el tiempo, junto a un aumento del número de hábitats a escala regional, ejercen una influencia positiva para sustentar comunidades diversas de abejas silvestres en los ensambles (**Ghazoul et al., 2006; Martin et al., 2019**). Ya ha sido reportada y es ampliamente aceptada el efecto positivo de paisajes complejos sobre las comunidades de abejas (**Tscharntke et al., 2002; Benton et al., 2003; Mandelik et al., 2012; Andersson et al., 2012; Bukovinszky et al., 2017; Landis, 2017**). Aun así, son escasos los trabajos que abordan el efecto combinado de la diversidad de recursos y la riqueza de hábitats a escala regional de paisaje en comunidades de abejas nativas completas, salvo por aproximaciones realizadas en especies particulares (ver caso de *Bombus vosnesenskii*; **Jha & Kremen, 2013**), por lo que se resalta la importancia de este aporte al conocimiento.

Al utilizar un índice que parte de la presencia espacio-temporal de las comunidades botánicas, ponderando la cantidad de flores que brinda cada especie por unidad de área para cada categoría de hábitat en particular, se podría atribuir un valor cuanti-cualitativo y comparativo de la heterogeneidad configuracional de cualquier porción del paisaje. De esta forma se provee de una herramienta que nos da la posibilidad de estandarizar la valoración de la diversidad de los recursos florales, la cual sugiere que la cantidad de flores en el tiempo y la presencia de especies botánicas particularmente atractivas son más importante que un paisaje con mayor riqueza de hábitats (**Tylianakis et al., 2008; Jha & Kremen, 2013**). Estos resultados proponen que el análisis de la composición de la comunidad botánica, valorada para el paisaje regional como un todo y no como la sumatoria de un mosaico de usos del suelo diferentes, puede ser un predictor robusto de las comunidades de abejas silvestres. Los posibles puntos que justifican esta conclusión, son: en primer lugar, la retención de ciertas especies vegetales presentes en las redes de polinizadores que pueden tener una tolerancia relativa a la pérdida de polinizadores, debido a la redundancia de polinizadores generalistas (**Memmott et al., 2004**). En segundo lugar, se pueden requerir solamente un subconjunto limitado de plantas para retener las especies de abejas especializadas (**Goulson et al., 2005**). En tercer lugar, frente a la ausencia de alguna especie de una red, puede existir lo que se conoce como “re-wiring” o recableado de interacciones, o sea que las especies que se han quedado sin pareja establecen nuevas interacciones con otras especies de la comunidad (**Beltrán & Traveset, 2018**). Finalmente, las especies de plantas difieren en calidad de polen o de néctar (**Potts et al., 2003b**) por lo que una mayor diversidad floral puede sustentar





subconjuntos más diversos de abejas con requerimientos nutricionales particulares.

Las abejas, en general, responden positivamente a la presencia de una mayor diversidad de recursos florales, aunque ciertas especies más especializadas responden de diferente manera frente a este recurso (Tscharrntke et al., 2008; Osborne et al., 2008b) y también pueden responder a diferentes escalas espaciales (Steffan-Dewenter et al., 2002) o configuraciones del paisaje (Tscharrntke et al., 2002b; Martin et al., 2019). La evaluación de los grupos de rasgos de respuesta funcional seleccionados para las comunidades de abejas en este estudio indicó una "diversidad de respuestas", definiendo este concepto como la diversidad de respuestas al mismo cambio de algún componente del paisaje entre las especies que contribuyen a la misma función del ecosistema (Elmqvist et al., 2003), en este caso es la polinización (da Encarnacao Coutinho et al., 2018). Es importante destacar que, por las diversas asociaciones encontradas y a modo de organizar los resultados, se analizó por separado el comportamiento de la abundancia de las especies de abejas según los grupos de rasgos relacionados con la nidificación y alimentación y desde el punto de vista compositivo y configuracional de la heterogeneidad del paisaje por separado.

Como una generalización, todos los rasgos de respuesta funcional de las comunidades de abejas estudiadas mostraron que las plantaciones forestales, a escala extensiva, tienen un impacto negativo particularmente sobre la presencia de especies de abejas eusociales, lengua larga y tamaño corporal mediano. Aunque la comunidad de abejas sigue la misma tendencia en relación a la estructura de rasgos funcionales predominantes en esta región (especies generalistas, solitarios y con nidificación en el suelo de tamaño pequeño y de lengua corta) se observa una reducida abundancia y riqueza de especies en comparación con el resto de los usos del suelo estudiados. Aun así, se destaca la presencia de *Bombus pauloensis* (~ 21% de la abundancia total) en este uso del suelo con reducida abundancia de abejas, observándose representantes de esta especie en todas las unidades muestréales.

Al analizar los resultados obtenidos para los rasgos que están relacionados con la nidificación de las especies de abejas, sociabilización (SOC) y nidificación (NSM), se pueden resaltar tres patrones de respuesta significativos en relación a gradientes de cobertura por los usos del suelo estudiados. En primer lugar, se encontró una asociación de las especies comunales que hacen nidos en el suelo por paisajes con una predominancia de cobertura vegetal agrícola. Estos ambientes presentan una fisonomía simplificada (monocultivo), con floraciones masivas concentradas en el tiempo, manejos del suelo mediante labranza cero (siembra directa) y con un escaso estrato arbóreo, lo que permite una gran permeabilidad a la irradiación y una mayor temperatura ambiente promedio. Estas características micro



ambientales han sido citadas como beneficiosas para promover la diversidad de abejas, sobre todo para las que nidifican en el suelo (**Campbell et al., 2007**). Dentro de los representantes colectados están los Halictidos de géneros como *Augochloropsis* y *Tectochlora*, quienes exhiben una alta especialización a la polinización por vibración (“Buzz pollination”). **Monasterolo et al. (2015)** han presentado resultados similares con respecto al uso de cultivos agrícolas (soja) por el género *Augochloropsis*, observando que las especies silvestres son menos sensibles a cambios ambientales que su contraparte doméstica (*Apis mellifera*) y, al asociarse a coberturas semi-naturales, refuerzan la importancia de conservar los hábitats relegados para mejorar el servicio ecosistémico de polinización.

La segunda respuesta se observa en especies de hábitos subsociales que nidifican en galerías en madera dentro de paisajes con mayor cobertura de frutales. En este hábitat se destaca al género *Ceratina* (Ceratinini: Apidae), el cual se considera un género con gran especialización en lo que respecta a su alimentación o sitio de nidificación (tallos quebrados de ciertas especies de plantas, ver **Roig Alsina, 2013**) (**Le Feon et al., 2016**). Dentro de este tipo de cobertura predomina el estrato arbóreo de mediano porte, el cual es guiado mediante podas anuales, en un diagrama de plantación que no supera las dos hectáreas incluidas las cabeceras de los lotes (zonas sin cultivar para el movimiento de maquinaria). Estos lotes se encuentran separados por barreras rompe viento de árboles de *Casuarina spp.* Todo este contexto, brinda un ambiente heterogéneo, rico en sustratos para la nidificación y recursos alimenticios que predispone la presencia de especies con estos rasgos de respuesta funcional.

Por último, paisajes con mayor cobertura vegetal semi-naturales presentan mayor abundancia de especies con nidificación en cavidades preexistentes. Estos hábitats resguardaron el 57.6% de la abundancia y el 66.7% de las especies del género *Megachile* (Megachilini: Megachilidae), representantes con altísimo valor en servicios de polinización especializados (**Pitts-Singer & James, 2008; Hermann et al., 2018**), citados como buenos indicadores de calidad ambiental (**Kevan, 1999**) y a su vez uno de los grupos menos conocidos taxonómicamente en nuestro país (**Raw, 2002; Durante et al., 2006**). El Espinal, aunque no muestra mayor diversidad de especies que el resto de los sistemas, se encuentra resguardando a cinco especies del género *Megachile* solo encontradas en estos hábitats (*M. catamarcensis*, *M. guaranítica*, *M. parsonciae*, *M. (Pseudocentrum) sp.3* y *M. (Sayapis) sp.1*), siendo los primeros reportes conocidos de estas especies para la provincia de Entre Ríos.

Cuando vemos el comportamiento de estos mismos rasgos de respuesta funcional frente a la heterogeneidad configuracional del paisaje, diversidad promedio de los recursos florales presentes (IRF), la influencia de este componente es positiva en todos los casos. Aun así, solo tenemos





correlaciones significativas para dos rasgos funcionales taxonómicamente no relacionados: especies con hábitos primitivamente Eusociales (*Bombus*: Apidae y *Augochlorella*: Halictidae) y con nidificación en galerías en madera (*Xylocopa*, *Centris*, *Ceratina*: Apidae; *Augochlora*: Halictidae y *Lithurgus*: Megachilidae). **Williams et al. (2010)** plantearon que la socialización y la ubicación de los nidos son rasgos de respuesta importantes dentro de las comunidades, dando la posibilidad de evaluar cómo la intensificación del uso del suelo (agriculturización) a escala local puede afectar la riqueza o abundancia de las comunidades de abejas. Asumiendo que las abejas que anidan en un hábitat determinado con frecuencia buscaran recursos cercanos, estos resultados son consistentes con los hallazgos de **Potts et al. (2005)** en donde se afirma que los recursos para la nidificación son determinantes críticos para la composición de las comunidades de abejas, quizás solo superados en importancia por los recursos de forrajeo. La disponibilidad de madera muerta también se encuentra entre los principales factores que determinan la idoneidad de un sitio para la anidación de abejas (**Vaughan et al., 2007**), coincidiendo con los resultados obtenidos en este trabajo en relación a hábitats con frutales. La intensificación en la gestión del paisaje promueve la homogeneización de los agroecosistemas a grandes escalas espaciales, reduciendo la diversidad de sitios para anidar (**Gámez-Virués et al., 2015**), como el suelo desnudo (**Klein et al., 2002**) y distintos sustratos sobre el suelo (**Winfrey et al., 2007; Williams et al., 2010; Kremen & M'Gonigle, 2015**) lo que atenta con la presencia de subgrupos de abejas ligados a estas condiciones. Por lo tanto, abejas con rasgos de respuesta funcional distintos se han visto igualmente afectados negativamente por la intensificación de la agricultura, formando un grupo de rasgos funcionales caracterizados por presentar una abundancia reducida (Ej.: abejas que nidifican en cavidades preexistentes y subsociales insertas en sistemas con manejo productivo, extensivo y estacional).

Los grupos de rasgos de respuesta funcional que se relacionan con la alimentación de las especies presentes en cada comunidad, nos muestran dos respuestas funcionales marcadas. En primer lugar, una correlación positiva tanto de especies generalistas como de especialistas de tamaño mediano a pequeño por una mayor cobertura de área agrícola, estando las especies de gran tamaño relacionadas a sistemas con mayor heterogeneidad de hábitats (cultivos de frutales). Y, en segundo lugar, reforzando lo anteriormente observado, existe una correlación integral de las especies generalistas con una mayor diversidad de los recursos florales, tanto como en el caso de especies grandes y pequeñas. Dentro de las especies medianas de abejas se presentan el mayor número de especializaciones en relación a la dieta, por ende, resulta lógico no encontrar relaciones significativas de este rasgo funcional con la diversidad





de recursos florales presentes en el paisaje (**da Encarnação Coutinho et al., 2018**).

1.4.1- Conclusiones

Estos resultados nos muestran que, como ya se ha observado por **Heard et al. (2007)**, los sistemas modificados por el hombre aportan en gran medida recursos para mantener ciertas comunidades de abejas, aunque las especies oligolecticas (especies de abejas que colectan polen de un número limitado de especies vegetales) sean particularmente sensibles a la pérdida de hábitats nativos relacionados con algunas especies florales de preferencia (**Rollin et al., 2015**). **Grundel et al. (2010)** han reportado que la relación positiva observada entre este grupo funcional y la cobertura de área productiva circundada por relictos naturales sugiere que ciertas especies de abejas oligolecticas pueden beneficiarse tanto como las especies polilécticas de estos sistemas, resultados que se encuentran en consonancia con los hallados en esta tesis. En este aspecto el desarrollo productivo de la tierra como la presencia de plantas dependientes de perturbaciones realizadas por el hombre para colonizar, al menos en parte, podrían no tener efectos tan negativos, habiéndose observado anteriormente relaciones positivas entre el desarrollo humano de los paisajes y la abundancia de taxones particulares de abejas en paisajes templados y tropicales (**Carvell, 2002; Klein et al., 2002; Russell et al., 2005**). La presencia de hábitats semi-naturales entorno a los cultivos puede ofrecer varios tipos de ambientes que, aunque remanentes, proporcionan recursos que son esenciales para varias especies de abejas y contribuyen en gran medida al aprovisionamiento de reservorios de cría favoreciendo un aumento de su riqueza y abundancia en los cultivos cercanos a estas islas (**Krauss et al., 2009; Holzschuh et al., 2010; Blaauw & Isaacs, 2014**).

Los hallazgos en el abordaje de esta temática indicaron que la diversidad espacio-temporal de recursos florales y la disponibilidad de sitios para la nidificación son factores determinantes para los patrones observados en las comunidades de abejas que se encuentran en la zona fitogeográfica del Espinal entrerriano (**Guida Johnson & Zuleta, 2013**). Los resultados sugieren que el Espinal, en comparación con otros hábitats con diferencias a lo largo de un gradiente de heterogeneidad del paisaje/intensificación productiva, aunque no son hábitats estadísticamente distintos en su estructura comunitaria de abejas, sirve de refugio para especies endémicas muy especializadas en los servicios ecosistémicos que brindan y, por ende, potencialmente importantes para la conservación.

Mediante este estudio se proporcionó información importante sobre la influencia de diferentes usos del suelo en la abundancia, riqueza y diversidad de las abejas silvestres, considerando diferentes rasgos de respuesta funcional que describen las comunidades. La respuesta de algunos rasgos (ej. abejas





eusociales) indican que ciertos grupos se ven mayormente afectados por usos del suelo particulares (ej. Forestación) que por otros (ej. Agricultura). Fue posible verificar que dentro de las mismas comunidades existe una diversidad de respuestas frente a las mismas presiones de cambio, viendo que la abundancia observada de abejas subsociales que nidifican en la madera como abejas que nidifican en cavidades preexistentes se ven afectadas negativamente por el aumento de la superficie cubierta por cultivos agrícolas, mientras que abejas comunales que hacen sus nidos en el suelo se beneficiaron con esto. Se destaca que pocos estudios han evaluado la respuesta de la abundancia de las abejas de acuerdo con agrupaciones de rasgos de respuesta funcional, siendo que el desempeño de estos conjuntos de rasgos puede ser una forma prometedora de identificar los grupos más sensibles a la intensificación del suelo por prácticas productivas (Ollerton, 2017; da Encarnação Coutinho et al., 2018).

Se resalta la necesidad de pensar en estrategias de manejo híbridas que consideren contextos complejos con diferentes tipos de cobertura del suelo si la intención es mantener la diversidad funcional en las comunidades de abejas. Considerando el escaso número de trabajos que analizan la respuesta general de grupos de rasgos funcionales a escala regional, este trabajo da un puntapié en el estudio de la influencia del cambio del uso del suelo sobre conjuntos de rasgos funcionales en comunidades de abejas silvestres. Este enfoque puede ayudarnos a comprender qué grupos son más sensibles, así como a percibir las ventajas y desventajas de conservar estos rasgos de respuesta en ambientes modificados. Además, se sugiere que estudios futuros aborden las modificaciones del paisaje desde una perspectiva funcional (heterogeneidad funcional del paisaje) para comprender el papel que tiene cada tipo de cobertura en la dinámica de diferentes grupos funcionales de abejas en los agroecosistemas. Finalmente, a pesar de la no significación estadística en el caso particular de algunos grupos funcionales, el efecto sobre los estimadores de las comunidades de abejas y todos los rasgos de respuesta evaluados se manifiesta una relación negativa en relación a una mayor cobertura forestal y positiva en usos del suelo con mayor heterogeneidad configuracional del paisaje. Este resultado indicaría que la adopción de prácticas sustentables de gestión consistentes con la línea de producción mediante intensificación ecológica podría revertir o mitigar escenarios futuros desfavorables a escala de paisaje.





- CAPITULO 2 -

Dependencia y eficiencia de la polinización entomófila en *Vaccinium corymbosum* var. Emerald: Efectos sobre la formación y calidad de fruta

2.1- INTRODUCCIÓN

Los polinizadores representan una porción significativa de la diversidad de insectos, cumpliendo una función esencial para la integridad de los ecosistemas y el mantenimiento de la biodiversidad. Estos se encuentran involucrados en la reproducción sexual de aproximadamente el 90% de las especies de angiospermas (Ollerton et al., 2011) dentro de las cuales están la mayoría de los cultivos con importancia económica (Klein et al., 2007; Bartomeus et al., 2014) brindando, por lo tanto, un servicio clave para el bienestar humano (Garibaldi et al., 2013; Rader et al., 2016). Existe evidencia creciente de que los servicios ecosistémicos aportan beneficios de alto valor económico (Gallai et al., 2009; Hanley et al., 2015), afectando la producción de alimentos a escala global (Bommarco et al., 2013; Piquer-Rodriguez et al., 2018). Aun así y siendo de amplio conocimiento su importancia, se encuentran en situación de riesgo alarmante (Palmer et al., 2004; Steffan-Dewenter et al., 2005). A partir del trabajo realizado por Klein et al. (2007) los estudios que detallan la relevancia del servicio de polinización en cultivos productivos son cada vez más frecuentes (Garibaldi et al., 2013; Milfont et al., 2013; Breeze et al., 2014) pero, al mismo tiempo, debido a la expansión agropecuaria y la necesidad de utilizar ambientes no aptos para cultivo se desarrollan constantemente nuevos cultivares, los cuales presentan un grado de dependencia a la polinización y eficiencia de los polinizadores desconocido. En Argentina se llevó a cabo la evaluación del grado de dependencia de cultivos de importancia económica a la polinización mediada por animales, observándose que de 68 cultivos diferentes el 54,4% incrementa directamente su producción y el 19,1% indirectamente (Chacoff et al., 2010). Esto resalta la importancia de conocer cómo la composición de las comunidades de visitantes florales fluctúa frente a cambios ambientales (Bommarco et al., 2011; Bartomeus et al., 2013) disminuyendo el número de especies de polinizadores en diferente grado ante distintas presiones de cambio (Potts et al., 2010; Carvalheiro et al., 2013; Bezerra et al., 2019).





Frente al crecimiento exponencial de la población humana y la preocupación por los posibles efectos desencadenantes, la mayor inquietud es como sobrellevaremos la escasez de alimentos. En la actualidad, el 70% de las especies cultivadas de mayor importancia económica en todo el mundo dependen de la polinización por insectos para alcanzar un buen porcentaje de frutos formados y de calidad (**Winfree et al., 2011**). La polinización por insectos no solo es crucial para el mantenimiento de poblaciones de plantas diversas y saludables, siendo esto lo que sustenta las redes tróficas (**Oliver et al., 2015**), también tiene un gran beneficio económico para los seres humanos (**Winfree et al., 2011b; Palomo et al., 2016**), otorgándole un valor al servicio ecosistémico de polinización brindado solo por las abejas superior a los USD 240 - 500 billones en la agricultura mundial (**Gallai et al., 2009; Lautenbach et al., 2012; IPBES et al., 2015**).

La producción intensiva de cultivos dependientes de la polinización entomófila ha provocado un cambio desde la asociación con ensambles diversos de abejas silvestres, a la dependencia exclusiva por *Apis mellifera* para lograr las altas tasas de transferencia de polen requeridas en estos agroecosistemas (**DeGrandi-Hoffman, 1987**). La facilidad de uso y la fiabilidad de las abejas para la polinización de los cultivos han llevado a que los apicultores alquilen sus colmenas para brindar servicios de polinización en sistemas agrícolas y fruti-hortícolas. Las colonias de abejas se pueden mover en grandes cantidades a los predios durante la floración y se pueden retirar, por seguridad, antes de que se reanuden las actividades de manejo (aplicación de agroquímicos), lo que las hace muy adecuadas para la producción intensiva de frutas y verduras (**Retamales & Hancock, 2018**).

Los cultivos dependientes de la polinización comprenden una proporción cada vez mayor de la producción mundial de alimentos (**Aizen et al., 2008; 2019**), por lo que es necesario mantener la salud a largo plazo de las abejas para brindar servicios de polinización. Aunque la mayoría de los sistemas de producción agrícola depende de *Apis mellifera* para la polinización (**Delaplane & Mayer, 2000**) dentro de estos agroecosistemas también están presentes abejas nativas que proporcionan servicios de polinización de considerable valor (**Losey & Vaughan, 2006; Klein et al., 2007**). Se estima que la polinización realizada por las abejas silvestres en los cultivos de Estados Unidos tiene un valor de USD 3 mil millones al año (**Losey & Vaughan, 2006**), comparados con los USD 15 mil millones estimados para la abeja melífera (**Morse & Calderone, 2000**). Teniendo en cuenta las preocupaciones actuales sobre la perspectiva de supervivencia a largo plazo de las abejas melíferas y el decrecimiento de sus poblaciones (**Requier et al., 2018**), es importante cuantificar el valor de las abejas para los cultivos





dependientes de su servicio en diferentes contextos agroecosistémicos (Isaacs & Kirk, 2010) y el comportamiento de nuevas variedades creadas con fines a mejorar características organolépticas o por el avance de la frontera agrícola (Gill et al., 2016). Además, las restricciones son cada vez mayores para la utilización de abejas exóticas manejadas para realizar servicios de polinización ya que se han reportado casos de importación de enfermedades y un consecuente declive de polinizadores nativos (ver caso de *Bombus terrestris* sobre el abejorro nativo *Bombus dahlbomii*, Morales et al., 2013; 2017). Otro punto que se cuestiona, es la entera dependencia de un solo polinizador manejado (*Apis mellifera*) para brindar este tipo de servicios. Si lo que se busca es asegurar la estabilidad en la producción de alimentos el mejor enfoque de la problemática es la complementación del servicio de polinización con estrategias que aumenten la diversidad de especies que ofrezcan una polinización adecuada (Garibaldi et al., 2013).

Vaccinium spp. es un gran género de plantas de la familia de las Ericáceas con muchas especies cultivadas, como el arándano. Dentro de los cultivares de arándano “southern highbush”, *Vaccinium corymbosum* L., presenta numerosas variedades producidas comercialmente (Delaplane & Mayer, 2000). Aunque algunas variedades de arándanos son autogámicas, la polinización cruzada es probablemente la regla. Las estructuras masculinas y femeninas tienden a madurar en diferentes momentos dentro de una flor, sumando a las complicaciones una morfología floral con flores péndulas y cerradas dispuestas en inflorescencias racimosas que desalienta la autopolinización espontánea a través del viento o la gravedad (Chamorro & Nates-Parra, 2015). Según numerosos estudios (Brewer et al., 1969; Isaacs & Kirk, 2010; Benjamin & Winfree, 2014) este cultivo requiere una polinización mediada por insectos para una formación óptima de sus frutos en donde una mayor eficiencia en el intercambio de polen durante la floración, produce un aumento en la fructificación y, presuntamente, del tamaño de las bayas (Dogterom et al., 2000). La estructura de las anteras de sus corimbos está diseñada para que el polen sea liberado con mayor eficacia si es accionado por vibración (“Buzz pollination”) (Delaplane & Mayer, 2000) siendo este comportamiento un tipo especializado de interacción realizado por especies de abejas silvestres, pero no por *Apis mellifera* (Buchmann, 1983; Cane et al., 1985). Esta especie, aunque poliniza las flores del arándano, tiende a realizar una menor tasa de deposición de polen por cada visita, si es comparada con otras especies de apiformes más especializados (Javorek et al., 2002).





En contraste, los abejorros nativos del género *Bombus* spp. probablemente coevolucionaron con especies botánicas similares (Heinrich, 2004) existiendo una adaptación recíproca que ha convertido a este grupo en el polinizador ideal para el género *Vaccinium* spp. (Desjardis & De Oliveira, 2006; Martin et al., 2006). El comportamiento característico de los abejorros es la polinización vibrátil (“Buzz pollination”) que induce la dehiscencia de las anteras y consecuentemente la liberación de una gran cantidad de polen (Wilmer et al., 1994; Goulson, 2010; De Luca & Vallejo-Marín, 2013) además de tener la capacidad de forrajear en un amplio rango de temperaturas ambiente (Abrahamovich et al., 2001; Goulson et al., 2010) convirtiéndolo en un polinizador muy eficaz para el arándano (Buchmann, 1983). Varios trabajos han demostrado la eficacia polinizadora de diferentes especies de *Bombus*, la mayoría de ellas de clima templado frío (Desjardis & Oliveira, 2006; Tuell et al., 2008; Stephen et al., 2008; Rao et al., 2008) pero la utilización de especies neotropicales como *Bombus pauloensis* se encuentra escasamente documentada aún. En Argentina se han desarrollado métodos para su cría y se ha evaluado el uso de colonias comerciales para la polinización de cultivos de frutilla, kiwi, tomate (Basualdo & Rodríguez, 2009) y arándano (Basualdo et al., 2013), aunque en este último caso los estudios no han sido concluyentes.

Actualmente en Argentina la producción de arándano, con más de 2700 hectáreas cultivadas (Rivadeneira & Kirschbaum, 2012), se encuentra distribuida dentro de 3 núcleos de producción: NOA (~ 1350 ha en la provincia de Tucumán y alrededores), NEA (~ 1050 ha en la provincia de Entre Ríos y Corrientes) y Provincia de Buenos Aires (~ 300 ha). Dentro de la media luna que representa la región fitogeográfica del Espinal, en los últimos años se ha fortalecido un núcleo productivo con cerca del 40% de la superficie implantada de arándanos (*Vaccinium corymbosum* L.) del país (APAMA, 2015). En esta región, para lograr en estos cultivos una alta tasa de polinización, los productores promueven la presencia o alquilan altas densidades de colmenas de *A. mellifera* para proveer de sus servicios a los cultivos (Pritts et al., 1992; BC Ministry of Agriculture, 2012). Existe una desinformación al respecto de este manejo, aun siendo que la gran mayoría de los productores lo utilizan, utilizando entre 6 – 12 colmenas/ha y esperando que estas cargas sean suficientes para una adecuada polinización (Brewer et al., 1969; Isaacs & Kirk, 2010). Partiendo de la gran especialización que presenta el género *Vaccinium* spp. al respecto de su polinización y del desconocimiento que se tiene sobre su comportamiento reproductivo en nuestros agroecosistemas, se plantea el objetivo de *cuantificar la dependencia por la polinización entomófila en V. corymbosum* var. *Emerald* y evaluar la eficiencia de la interacción con especies manejadas sobre la formación y calidad





de los frutos. Frente a este panorama, sería una valiosa contribución al conocimiento del servicio de polinización de cultivos invernales como el arándano, periodo en donde *A. mellifera* tiene escasa actividad de forrajeo, y su manejo asociado.

2.1.1- Objetivos específicos, hipótesis y predicciones

Objetivo Especifico 2:

Evaluar la dependencia por la polinización entomófila de *V. corymbosum* var. Emerald y la eficiencia de la interacción con especies manejadas (*Apis mellifera* y *Bombus pauloensis*) sobre la formación y calidad de los frutos.

Hipótesis 2.1: El porcentaje de formación de fruta en plantas de arándano, como su calidad (tamaño, peso y aspectos químicos) y fecundidad (cantidad de semillas) tiene una relación directa con la polinización por insectos.

Hipótesis 2.2: La eficiencia en el servicio de polinización de *V. corymbosum* var. Emerald de los polinizadores manejados (*Apis mellifera* y *Bombus pauloensis*) será diferente para cada especie, resultando en una formación y calidad de fruta diferencial.

Predicciones:

P1.1- Se espera que mediante polinización entomófila las plantas de arándano var. Emerald produzcan mayor formación, tamaño de frutos y mayor número de semillas/fruto que en su ausencia.

P1.2- La calidad de la fruta, estimada por su peso y calibre, como la cantidad de semillas será diferente entre tratamientos reproductivos. Se espera que flores polinizadas por insectos tengan mayor calidad de frutos que flores polinizadas manualmente, y estas que flores sin polinización.

P2.1- Los polinizadores manejados en agroecosistemas de arándano (*Apis mellifera* y *Bombus pauloensis*) presentan una eficiencia particular, resultando en una formación y calidad de frutos diferenciales. Debido a la capacidad de realizar polinización vibrátil, se espera que la polinización por *B. pauloensis* sea más eficiente que la de *A. mellifera*.





2.2- METODOLOGIA

2.2.1- *Material vegetal utilizado*

Dentro de las nuevas variedades presentes en el mercado, “Emerald” ya tenía una ocupación de 260 ha plantadas en el NEA para el año 2015, con la tendencia de aumentar su superficie mediante la implantación de nuevos lotes o el recambio de variedades con bajo valor productivo. Frente a este panorama, dicha variedad surge como un buen modelo para encarar los objetivos propuestos tanto para estudios de dependencia a los polinizadores, como para evaluar la influencia del contexto local sobre las interacciones con los actores que auspician dicho servicio ecosistémico.

La variedad “Emerald” fue patentada por la Universidad de Florida y liberada para su reproducción en el 2001. En climas favorables, como el sur de California y el Norte de Argentina, tiende a crecer todo el año, presentando simultáneamente todos los estados fenológicos: brotes, yemas florales, flor, fruto verde, fruto maduro y hojas adultas. Tiene bajos requerimientos de frío para su floración, estimado en 250-300 horas. La fruta es muy grande (2.16 ± 0.11 g/baya, en contraste con 2.10 g/baya de la variedad “Star” o los 1.85 g/baya de “Santa Fe”), firme, azul claro con excelente sabor y una pequeña cicatriz. La planta es vigorosa y de hábito abierto. Buena adaptación a suelos pesados o de mal drenaje. Es muy productiva (~ 5 kg/planta) en comparación con variedades del mismo porte, puede producir una cierta cantidad de frutos en el otoño sin reducir la producción de primavera. Permite intervalos de cosecha cada 4 o 5 días sin problemas de firmeza en la fruta; sin embargo, presenta una floración larga (70 – 90 días dependiendo de la temperatura y otros factores) en comparación, por ejemplo, con la variedad “Star” (Lyrene, 2008).

Emerald necesita de la polinización cruzada con otras variedades que exhiban requerimientos similares de frío. Las opciones que se presentan como buenos cultivares polinizantes pueden ser O’Neal y Star (Morales, 2017). En la zona de estudio, el comienzo de la floración oscila entre la segunda quincena de Julio y luego de cinco semanas de floración, comienza su cuaje de forma escalonada hasta finales de septiembre - principio de octubre cuando comienza la cosecha escalonada hasta, en ciertos casos, incluso principio de diciembre (Bello et al., datos sin publicar) (Imagen 2.1).





Imagen 2.1. Fenología de *Vaccinium corymbosum* var. Emerald (**Bello et al., datos sin publicar**).

El manejo de las parcelas en todos los casos es convencional, con suplementación nutricional (Fertirriego y/o fertilización al voleo) y poda, con un fin primario para exportación. Para este estudio se seleccionaron parcelas con plantas de edad similar (> 5 años de plantación). El servicio de polinización que se realiza en todos los casos es a través de suplementación con colmenas de *A. mellifera* (un porcentaje muy bajo utiliza alguna colmena de *B. pauloensis*), aproximadamente 10 colmenas por ha. La distribución de las colmenas para este servicio se realiza según las especificaciones del Ing. Agrónomo encargado del manejo de los predios, generalmente ubicadas en lugares que no entorpecen las labores diarias y cosecha.

2.2.2- Dependencia de *V. corymbosum* var. Emerald a la polinización entomófila

Durante la temporada 2016 en 13 parcelas productivas de aproximadamente 1 hectárea se realizó la evaluación de la dependencia de *V. corymbosum* var. Emerald a través de un experimento comparativo en donde se contrastó la formación de frutos (frutos formados/flores iniciales), la fecundidad (N° de semillas/fruto) y calidad de las bayas (peso y calibre /fruto) a través de diferentes tipos de polinización.



Dado que en la polinización entomófila intervienen diferentes actores que se encuentran presentes en el ambiente naturalmente (efecto paisaje dependiente), para el tratamiento donde se estimará el aporte del ensamble de polinizadores se trabajó en 13 sitios seleccionados (ver sección 3.2.1) en donde se describió el ensamble de visitantes florales y cuantifico la frecuencia de visita como número de visitas por unidad floral en periodos de 5 minutos, identificando cada visitante floral que hacia contacto con las piezas reproductivas.

El resto de los tratamientos (autogamia, partenocarpia y polinización exógama) fueron realizados en un solo lote para que el tipo de suelo, manejo de riego y fertilización sea el mismo. En este caso, se seleccionaron 25 plantas elegidas al azar dentro de una parcela de una hectárea. En cada una de estas plantas se marcaron ramas con botones florales cerrados (**3 ramas por tratamiento, 3 tratamientos por planta**) (**Imagen 2.2**) donde se realizaron los diferentes tratamientos.



Imagen 2.2. Planta de *Vaccinium corymbosum* var. Emerald en floración con los 3 tratamientos en curso (autogamia, partenocarpia y polinización exógama).

Los tratamientos realizados fueron 4:

1. **POLINIZACIÓN ABIERTA O ENTOMOFILA (EN):** En cada parcela se escogieron 6 plantas ubicadas a diferentes distancias del borde (0, 5, 10, 20, 30 y 40 m). En las mismas se marcaron 3 ramas para representar la variabilidad intra-planta y se dejó que fueran polinizadas libremente.
2. **POLINIZACIÓN AUTÓGAMA O AUTOPOLINIZACION (AU):** Cada rama fue excluida utilizando bolsas de tela Voile blanca, con la intención de aislar las flores de los visitantes





florales (**Imagen 2.3**). Esto se realizó en el estadio fenológico de botón rosado, anteriormente a la apertura de la corola. Las bolsas de exclusión fueron abiertas 2 veces por semana para realizar su seguimiento.



Imagen 2.3. Detalle de ramillete excluido para el tratamiento de autogamia.

3. POLINIZACION CRUZADA O EXOGAMA (EX): Cada rama fue excluida utilizando bolsas de tela Voile blanca, con la intención de aislar las flores de los visitantes florales. Cuando la apertura floral alcanza el 10-15%, momento en donde el pistilo presenta mayor receptividad, se polinizó manualmente con polen proveniente de flores de las variedades “Star y O’neal” (**Imagen 2.4**). Estas variedades están citadas como de alta compatibilidad para nuestro material genético (**Lyrene, 2008**). De esta forma se trató de polinizar la máxima cantidad de óvulos/flor, dentro de lo fisiológicamente posible, para alcanzar el máximo de formación de frutos. Las bolsas de exclusión fueron abiertas 2 veces por semana para realizar su seguimiento y polinizar las flores abiertas, dado que su máxima receptividad es a los 4 días de apertura.





Imagen 2.4. Detalle de la metodología de polinización manual en ramillete del tratamiento de polinización exógama.

4. POLINIZACION ASEXUAL O PARTENOCARPICA (PA): Cada rama fue excluida utilizando bolsas de tela Voile blanca, con la intención de aislar las flores de los visitantes florales y descartar la polinización anemófila. Al momento que los botones florales se tornaban rosados se emasculaban para impedir la autofecundación. El proceso de emasculación se realiza cortando la corola y antes de que los estambres alcancen su madurez, se procede a extirparlos con el cuidado de no dañar las estructuras femeninas (**Imagen 2.5**). De esta forma cualquier baya estará formada asexualmente. Las bolsas de exclusión fueron abiertas 3 veces por semana, dado lo exhaustivo de la actividad, para realizar su seguimiento y emascular los sucesivos botones rosados.



Imagen 2.5. Detalle del proceso de emasculación floral. La imagen de la izquierda muestra un ramillete floral antes del procedimiento y la derecha, posterior al mismo. La imagen detalle central muestra a un operador que, mediante tijera de disección, se encuentra extirpando las corolas y anteras.





Indistintamente del tratamiento, en cada rama se contó el número de botones florales eliminando los que estaba en duda su viabilidad. Al final de su fructificación se contó el número de frutos desarrollados y se colectó la totalidad de las bayas formadas, cosechando las plantas dos veces semanales hasta vaciar el ramillete. En cada tratamiento se recolectó, en la medida de lo posible, un recipiente con aproximadamente 250 gramos de fruta por planta y se almacenó en una cámara refrigerada (Frutitec 15m³, Mod M 2500HT Coiron SA) a 1 °C durante 24 horas. En el momento de analizar su forma y calidad interna, los frutos fueron acondicionados a 20 °C para estandarizar las mediciones. De las muestras obtenidas para el tratamiento de polinización entomófila, a 20 bayas del grupo inicial se le midió su diámetro ecuatorial a través de calibre digital (Black Jack Profesional, China) de 0,01 mm de precisión y su peso mediante balanza digital de equilibrio (serie CS, OHAUS, EE. UU.) de 0,1 g de precisión, además se cuantificó el número de semillas fecundadas como variable reproductiva. Al resto de los tratamientos (Autogamia, polinización manual y partenocarpia) se realizó el anterior procedimiento a todos los frutos obtenidos para cuantificar su peso, calibre y número de semillas fecundadas.

Para medir la calidad interna de cada muestra, se realizó un homogeneizado de 5 gr de fruta correspondiente a cada muestra inicial. Se estimó la concentración de sólidos solubles, utilizando un refractómetro Abbe (ATAGO, 1-T, Tokio, Japón) y se determinó la acidez de la fruta, expresada como porcentaje de Acidez titulable (AT), la cual fue valorada mediante solución de jugo de la fruta con 0,1 molar de NaOH L-1 hasta alcanzar un punto final de pH 8.2 usando un pHmetro Oakton (Serie pH 11). El análisis de calidad interna solo fue realizado para las 78 plantas correspondientes al tratamiento de polinización entomófila. Se realizaron dichos análisis dos veces durante la temporada de cosecha (20 – 50 % de fructificación). En el resto de los tratamientos la formación de sus frutos fue muy escalonada y la cantidad escasa para este análisis por lo que este estimador no fue utilizado en este análisis, pero si en el Capítulo 3 (ver sección 3.2.3).

Para constatar en qué grado el material utilizado en las exclusiones filtra la luz solar, a modo de control, se realizaron mediciones de la irradiación transmitida bajo la cobertura de voile y sin este filtro. Para esto se utilizó un ceptómetro de barra (BAR-RAD DUAL, Lincoln, NE) a través del método de PPF (Photosynthetic Photon Flux) y mediante un sensor de radiación fotosintética activa (PAR) se midió la radiación continua sin intercepción (RAD= XX $\mu\text{MOL m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Esto se realizó en la época de fructificación (17 de octubre de 2018 en intervalos de 30 min) durante todo el periodo de luz, un día



completo (**Tabla S2.1**). Mediante análisis de Kruskal-Wallis se comparó la radiación media entre el caso de cobertura por voile (exclusión) en relación al descubierto, encontrando diferencias significativas al respecto ($H=33.10$; $p < 0.0001$). La cobertura con voile filtro el 16.4 % PAR promedio ($1134.4 \pm 307.03 \mu\text{MOL m}^2 \text{ s}^{-1}$). Aun así, dicho porcentaje de sombreado no ejerce un efecto significativo a los fines agronómicos, no siendo recomendable porcentajes superiores al 60% de sombreado para una fotosíntesis y un crecimiento óptimos en la variedad "Bluecrop" (**Kim et al., 2011**). Además, **Lobos et al. (2013)** han puesto a prueba la influencia del color y porcentaje de sombreado ejercido sobre la formación y fructificación de la variedad "Elliott", resultando que las mallas blancas filtraban significativamente menos radiación que las rojas y las negras en todos los niveles de sombra (25, 50, 75% de sombreado), observando que en plantas maduras niveles de sombra intermedios (40 – 60 %PAR), aunque proporcionan un retraso en la cosecha, no tienen efectos perjudiciales sobre la floración de retorno, el rendimiento o la calidad de la fruta. Resultados similares fueron obtenidos en Chile en las variedades "Elliott" (**Lobos et al., 2008**) y "Berkley" (**Retamales et al., 2006**). Por lo tanto, basados en las anteriores referencias se desestima que la tela de Voile tenga un efecto negativo sobre la formación de las estructuras florales y posterior fructificación.

3.2.2.1- Análisis de Datos

Los tratamientos planteados para explorar la dependencia a la polinización de la var. Emerald, se compararon mediante GLMM (**Zuur et al., 2013**). Los estimadores, fruit set (frutos formados/flores iniciales), N° de semillas/fruto y peso/fruto (no se analizó al estimador "diámetro ecuatorial" dada su alta correlación con el peso de los frutos), fueron consideradas como las variables respuesta. En todos los casos el factor fijo fue el "tratamiento" y como factores aleatorios se usó a las variables categóricas "planta y rama", esta última variable solo fue utilizada para representar la variabilidad intra-planta en la variable respuesta "fruit set (frutos formados/flores iniciales)", (función: $VR \sim \text{Tratamiento} + (1|\text{Planta/Rama})$, binomial negativa). Para los estimadores del tratamiento "EN", las mediciones fueron realizadas en un total de 78 plantas (3120 frutos totales). En el caso de los tratamientos AU, EX y PA, en un total de 25 plantas se colectaron y evaluaron todos los frutos que llegaban a formarse. Se utilizó la función *glmer* y *glmer.nb* del paquete "lme4" versión 1.1-12 para la estimación de los modelos mediante el software estadístico R versión 3.6.0 (**R Development Core Team, 2019**) y el criterio de Akaike para la selección del modelo que mejor representa nuestra variabilidad. Se utilizó la función





anova del paquete “stats” para representar, mediante el test de la diferencia mínima significativa (*LSD*) de Fisher, las diferencias entre los tratamientos. Las gráficas se realizaron utilizando el paquete “ggplot2” versión 3.1.0.

2.2.3- Eficiencia de polinizadores comerciales

En una segunda temporada (año 2017) se evaluó el efecto individual y sinérgico de la polinización realizada por *B. pauloensis* y *Apis mellifera* (polinizadores comerciales) en la formación de frutos, semillas y características físico-químicas que determinan la calidad a cosecha de los frutos de *Vaccinium corymbosum* var. Emerald. Se estandarizó la cosecha de la fruta de forma tal que fuera posible comparar la calidad interna de la fruta en el tratamiento de polinización Autogama, análisis que no se había podido realizar anteriormente por la escasez de muestras. Esto se realizó a través de una exclusión completa de las plantas de este tratamiento con la intención de disponer de la totalidad de los frutos formados para contar con la cantidad mínima necesaria (250 g de frutos/planta/cosecha) para los análisis físico-químicos de calidad. Para esto se escogió una parcela de 1 ha con cobertura de antigranizo en donde se realizaron los tratamientos planteados. El lote presentaba plantas de la misma edad y con un manejo del lote homogéneo.

El efecto particular y aditivo de polinizadores comerciales dentro de un cultivo de arándano, se comparó usando los estimadores de productividad: fruit set (frutos formados/flores iniciales), fecundidad (número de semillas/fruto), forma (firmeza (fuerza de compresión en g.), peso (g)/fruto) y calidad interna (% de sólidos solubles, acidez e índice de madurez). En cada ramillete seleccionado se monitoreó y cuantificó la totalidad de botones presentes al inicio de la floración y se los dejó expuestos a la polinización particular de cada tratamiento. Se realizaron censos de visitas durante las 5 semanas de floración. Al momento de cosecha se contabilizó los frutos formados en los ramilletes y se tomaron muestra para estimar la forma, fecundidad y calidad de sus bayas en tres momentos de su fructificación (15 - 50 - 80 % de frutos formados). Esto se realizó en 4 tratamientos aislados espacialmente entre sí (**Imagen 2.6**):



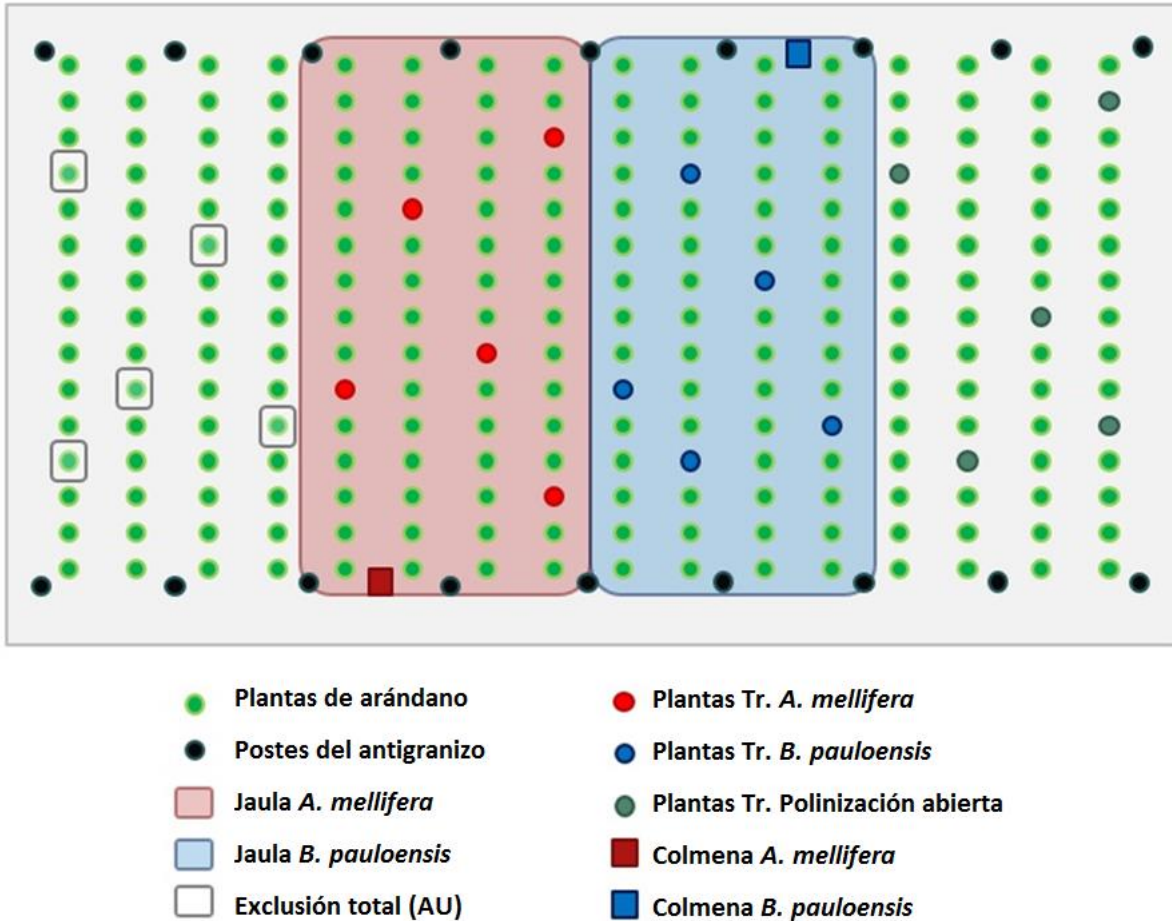


Imagen 2.6: Croquis de la distribución de los tratamientos detallando los diferentes elementos del diseño experimental. Se aclara que todos los tratamientos fueron realizados dentro de un mismo lote (2 ha) cubierto en su totalidad con antigranizo. Se tomó la precaución de instalar los mismos a 15 m desde el borde del cultivo.

1. POLINIZACIÓN ABIERTA (PA): Se marcaron 5 plantas contiguas a las jaulas de exclusión en donde se censaron las interacciones ocurridas libremente (**Imagen 2.6**).
2. EFECTO *Bombus pauloensis* (BP): Se excluyeron 60 plantas en una jaula (10 x 15 x 4 m) de Voile blanco (**Imagen 2.6 y 2.7**), de las que se seleccionaron 5 plantas al azar para realizar los censos de interacción. Dentro de esta se colocó una colmena de *Bombus pauloensis* de ~ 100 individuos (**Imagen 2.8 A-B**).
3. EFECTO *Apis mellifera* (AP): Se excluyeron 60 plantas en una jaula (10 x 15 x 4 m) de Voile blanco, de las que se seleccionaron 5 plantas al azar para realizar los censos de interacción. Dentro de esta se colocó una colmena de *Apis mellifera* categoría II (según la clasificación





realizada por PROAPI) con ~ 5000 individuos. Se dejó una apertura detrás de la colmena a modo de sistema de purga de individuos, para que la formación de frutos no esté condicionada por la alta densidad de abejas dentro de la jaula sino por las visitas netas de esta especie (**Imagen 2.6 y 2.8 C**).

4. POLINIZACIÓN AUTÓGAMA (AU): Exclusión total de plantas completas. En cada uno de los ramilletes seleccionados se contabilizó la totalidad de botones florales presentes y se las dejó que se autopolinicen (**Imagen 2.6 y 2.8 D**).

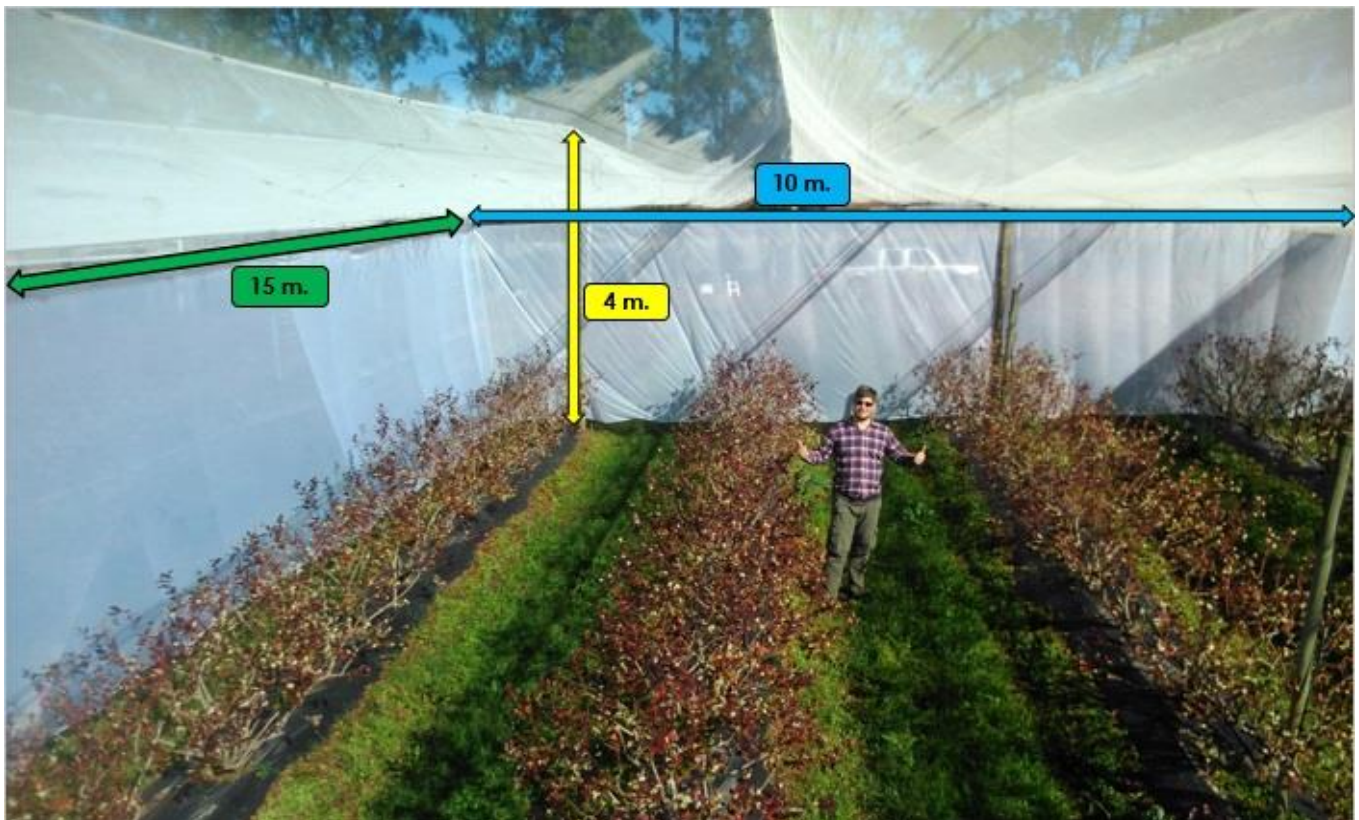


Imagen 2.7. Esquema de las dimensiones de las jaulas de exclusión para los tratamientos AP y BP.





Imagen 2.8. Tratamientos con exclusiones. **A-** Jaula donde se realizó el BP, se puede observar la ubicación de la colmena comercial de *B. pauloensis*; **B-** Detalle de la colmena comercial producida por la empresa *Brometan S.A.* usada para el servicio de polinización; **C-** Jaula donde se realizó el tratamiento AP donde se ve la colmena de *A. mellifera*; **D-** Exclusión total para el AU.

En el lote elegido se controló la fenología del cultivo hasta el momento de la formación de botones florales rosados. En este momento se instalaron los 4 tratamientos, seleccionaron las 5 plantas por tratamiento y en cada planta se marcaron 3 ramilletes. Se usaron ramilletes ubicados en diferentes orientaciones para bloquear la variabilidad generada por el efecto del sombreado en la formación de frutos. Se aprovechó la estructura del antigranizo para armar las jaulas de exclusión. Dado el efecto sobre la irradiación transmitida a través de la malla antigranizo, sumado a las mediciones realizadas en el experimento anterior (sección 2.3.1), se constató el efecto del doble filtrado realizado al momento de excluir las plantas dentro de la estructura de antigranizo. Mediante análisis de Kruskal-Wallis se comparó la radiación media entre el caso de cobertura por voile + antigranizo en relación al descubierto, encontrando diferencias significativas al respecto ($H= 33.10$; $p < 0.0001$). La cobertura con “voile + antigranizo” filtro el 25.2 % PAR promedio ($1015.67 \pm 273.87 \mu\text{MOL m}^2 \text{ s}^{-1}$). Según los trabajos revisados en la sección 3.3.1, aun con este mayor porcentaje de sombreado generado por la





“doble cobertura por malla”, se espera que no existan efectos significativos en aspectos agronómicos de las plantas como la fotosíntesis y crecimiento óptimo.

Se comparó la frecuencia de visita por unidad floral estimada a través de censos sobre las 5 plantas de cada tratamiento (exceptuando sobre el tratamiento AU). Estos censos fueron realizados durante periodos de 5 minutos, en conjuntos de entre ~ 20 - 30 flores de diferentes ramilletes, donde se cuantificaba la especie de visitante y el número de visitas realizadas. Estas observaciones se realizaron 5 semanas consecutivas, 9 veces en total, en el periodo de floración de la var. Emerald del 2017 (de la última semana de julio a la última semana de agosto) sumando 11.25 hs de observación totales (135 observaciones). Los registros de las observaciones se realizaron entre las 11 y 15 hs.

Finalmente, se contrastó la calidad de la fruta formada en cada tratamiento. De las muestras colectadas para cada planta en cada una de las 3 cosechas (15 – 50 – 80 % de fructificación), se realizaron 3 sub-muestras:

- **Submuestra #1:** 15 frutos por planta. En este caso se midieron los estimadores morfológicos (firmeza y peso) y reproductivos (formación de semillas).
 - La *firmeza* de cada fruto se determinó utilizando un analizador de textura TA.XT Plus (Stable Micro Systems Ltd., Reino Unido) equipado con una célula de carga de 5 kg y una sonda de aluminio de cilindro de 75 mm. Dentro de los estimadores utilizados para comparar la firmeza, se utilizó la “fuerza de compresión (g)” ya que es la medida estandarizada para evaluar esta característica en fruta de exportación.
 - El *peso* de cada fruto se determinó con balanza electrónica (CS Series, OHAUS, USA) de 0,1gr de precisión y se expresó en gramos.
 - El *número de semillas fecundadas* por fruto se evaluó cortando la fruta en dos mitades y mediante hundimiento y agitación en un recipiente con agua se extrajo y contó visualmente e individualmente para cada fruto.
- **Submuestra #2:** una muestra/planta de pulpa homogeneizada y su jugo para los análisis de calidad interna (Sólidos solubles, ácidos e índice de madurez).
 - *Acidez málica titulable (AMT g/L)*: mediante la titulación de 5 gr de pulpa de fruta con NaOH 0.1N para cada repetición por triplicado.
 - *Sólidos Solubles (SS%)*: con refractómetro Abbe (ATAGO, 1-T, Tokyo, Japan) sobre una muestra de jugo extraída de fruta por planta.





- **Índice de madurez (IM%)**: Es el cociente entre el porcentaje de SS (expresado como ° Brix = SS%) y la acidez málica titulable, también en % (expresada en gramos de ácido cada 100 ml. de jugo). Para obtener la AMT en % se debe dividir el valor hallado en la titulación por 10.
- **Submuestra #3**: 2 frutos por planta. En estas bayas se estimó la *materia seca promedio*. En cada fruto se midió el peso fresco y posteriormente, mediante deshidratación utilizando un horno (DHG-924, PeetLab) a 65 °C durante 24 horas, se estimó el peso seco y cálculo del Δ_{Peso} usando una balanza analítica (PA214, OHAUS, EE. UU.) con una precisión de $\pm 0,0001$ g.

2.2.3.1- Análisis de datos

El efecto de los tratamientos de polinización en los parámetros de rendimiento y calidad del fruto se analizaron mediante GLMM. Las variables respuestas “fruit set (frutos formados/flores iniciales), frecuencia de visita/ 5 min, peso (g), fuerza de compresión (g), n° de semillas/fruto, SS%, ATM, IM% y materia seca promedio (%)” se evaluaron en función del factor fijo: tratamientos de polinización. Para los frutos formados se incluyó a las variables aleatorias “planta/rama” con una distribución del error tipo Binomial (función: (Frutos finales/Flores iniciales) ~ Tratamientos + (1|Planta/Rama)). Para las variables “frecuencia de visita, peso, firmeza y N° de semillas”, se agregó el factor fijo “Fecha de cosecha” y como variable aleatoria solo se usó a “Planta” (función: VR ~ Tratamientos + Fecha + (1|Planta)) utilizando una distribución del error de tipo Binomial negativa, ya que esta distribución del error era la que mejor ajustaba a los datos según el criterio de Akaike. Para los estimadores de la calidad interna, y siguiendo con criterio de Akaike de selección de modelos, la variable tiempo fue incluida como aleatoria (función: VR ~ Tratamientos + (1|Planta/Fecha)) y la que mejor ajuste presentó fue la que contaba con distribución Gamma. Se utilizó la función *glmer* y *glmer.nb* del paquete “*lme4*” versión 1.1-12 para la estimación de los modelos mediante el software estadístico R 3.6.0 (R Development Core Team, 2019).

2.3- RESULTADOS

2.3.1- Dependencia de *V. corymbosum* var. *Emerald* a la polinización entomófila

El porcentaje de frutos formados cuantificado en los tratamientos de polinización mostraron diferencias significativas para la media estimada en al menos uno de los tratamientos ($F = 210.09$; $p <$



0.0001). La proporción de frutos formados en los ramilletes expuestos a polinización entomófila (EN) fue de, en promedio (\pm EE), 0.73 (\pm 0.06) no observando diferencias significativas con el tratamiento de polinización cruzada o exógama (EX). Se observó que *V. corymbosum* var. Emerald presenta una baja formación de frutos autogámicos (AU) con 0.25 (\pm 0.06) frutos formados por ramilletes, 65.75 % menos bayas formadas con respecto a lo observado en el tratamiento de polinización entomófila, y por reproducción partenocárpica (PA), solo de 0.10 (\pm 0.03). Además, también hubo diferencias significativas entre la formación de frutos AU y PA (**Figura 2.1; Imagen 2.9; Estadístico S2.1**).

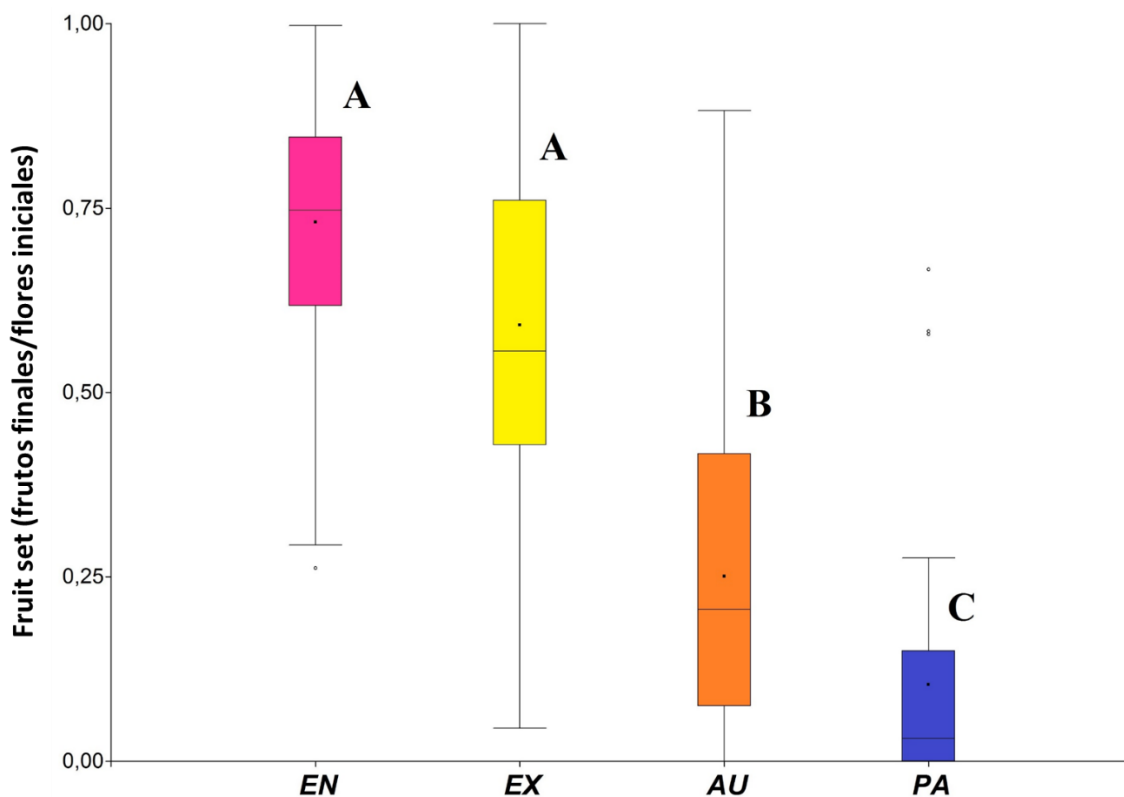


Figura 2.1. Formación de frutos en plantas de *V. corymbosum* con diferentes tratamientos de polinización. Las cajas se encuentran representando el rango intercuartil (Q1-Q3), dentro del cual se denota, con un punto la media y con una línea transversal la mediana. Las barras de error marcan la variabilidad de los datos con su límite mínimo y máximo. *Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$).* **Referencias:** **EN.** Polinización entomófila; **EX.** Polinización manual; **AU.** Polinización autogama; **PA.** Reproducción partenocárpica.



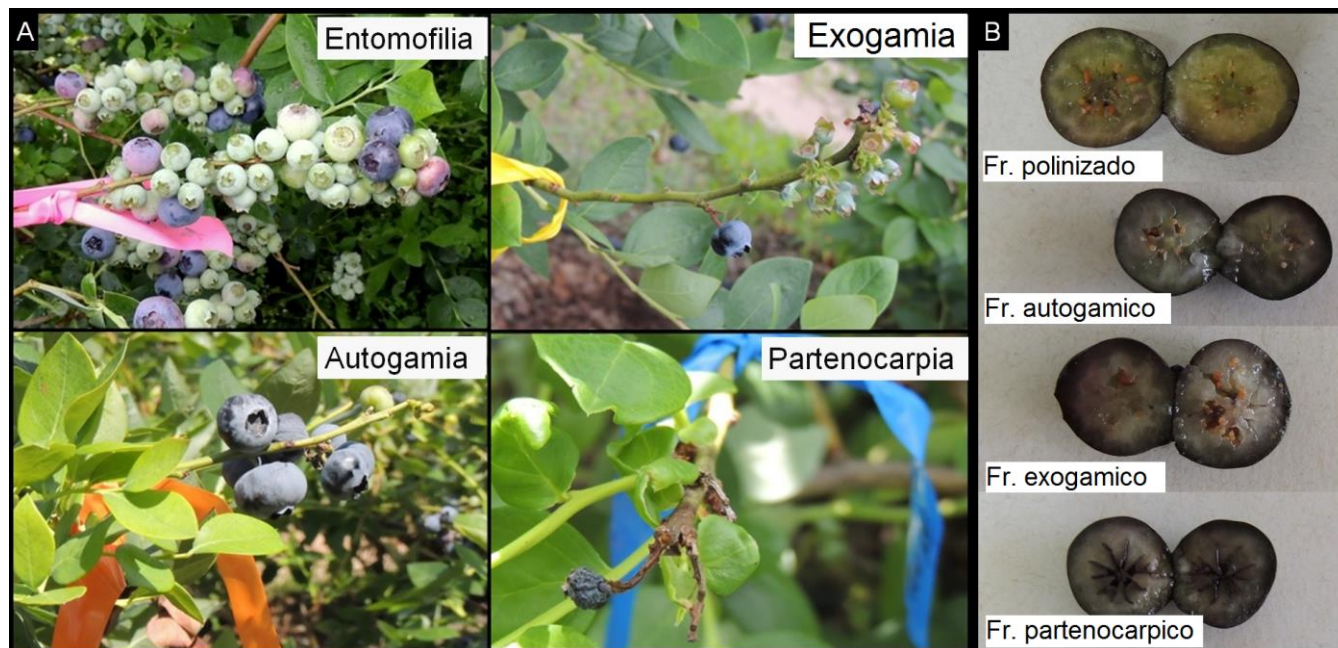


Imagen 2.9. A)- Ramilletes de cada tratamiento sobre la misma planta. B)- Detalle de la fruta cosechada en cada tratamiento.

Se analizaron un total de 3775 bayas entre los 4 tratamientos, encontrando diferencias significativas en cada uno de los estimadores ($p < 0.05$). Tanto el peso y calibre de las bayas como el número de semillas fecundadas presentó mayores medias en la fruta formada a partir de polinización entomófila, con frutos 2.77 veces más pesados y 1.43 veces más grandes que los formados por reproducción Autogama (**Figura 2.2**). Además, las bayas contenían 7.4 veces más semillas (**Figura 2.3**). Se encontraron diferencias significativas entre los frutos formados a partir de polinización entomófila y manual en todos los indicadores (peso, calibre y N° de semillas) (**Figura 2.2 y 2.3**). Los frutos provenientes de polinización autógamas no se diferenciaron en cuanto a la calidad de aquellos provenientes de reproducción asexual (**Estadístico S2.1**).



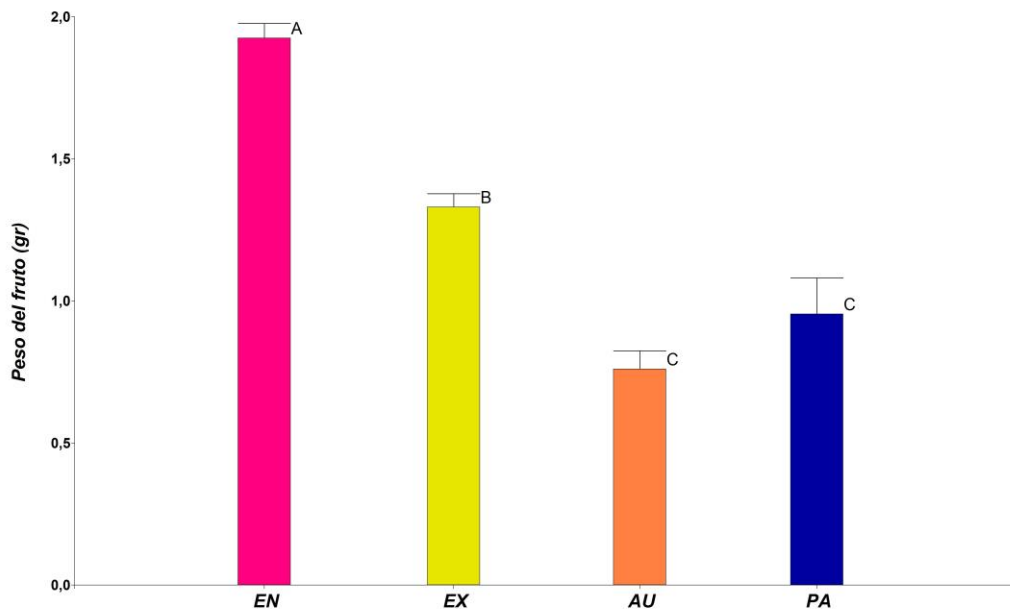


Figura 2.2. Peso (g) de las bayas formadas en plantas de *V. corymbosum* para cada uno de los 4 tratamientos de polinización. Resultados presentados en promedio \pm EE. *Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$).* **Referencias:** EN. Polinización entomófila; EX. Polinización manual; AU. Polinización autogama; PA. Reproducción partenocarpica.

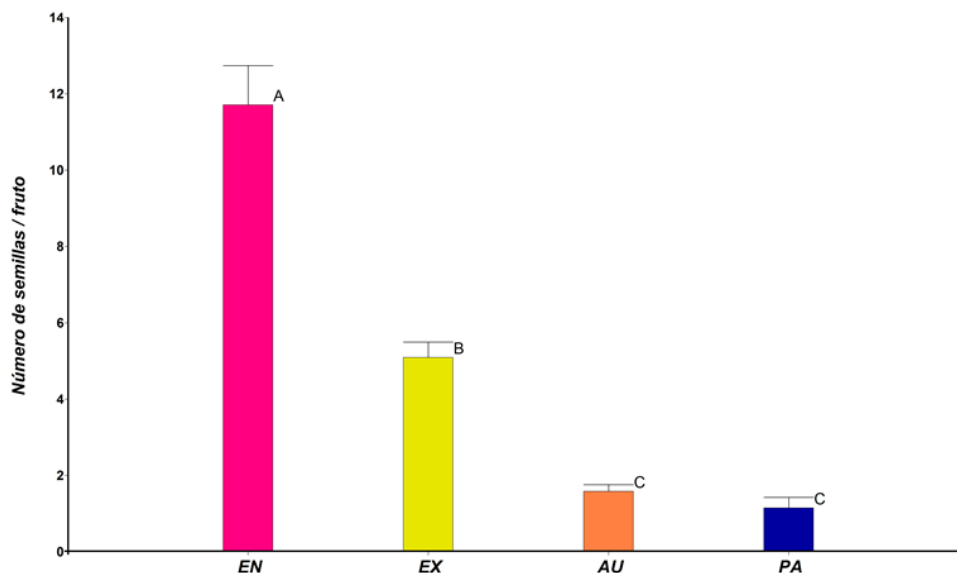


Figura 2.3. Número de semillas fecundadas por bayas formadas en plantas de *V. corymbosum* para cada uno de los 4 tratamientos de polinización. Resultados presentados en promedio \pm EE. *Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$).* **Referencias:** EN. Polinización entomófila; EX. Polinización manual; AU. Polinización autogama; PA. Reproducción partenocarpica.





2.3.2- Eficiencia de polinizadores comerciales

Durante el estudio realizado en la temporada 2017 se observaron 55 visitas totales (4.16 hs de observación) en el tratamiento de polinización abierta mostrando, en este caso, que el 89.09% de las visitas observadas fueron realizadas por *Apis mellifera*, complementando el total de las mismas por 2 especies de Vespidae (5.45%), 2 especies de Syrphidae (3.64%) y una especie de Zygaenidae (Lepidóptera, con solo 1 visita). Se destaca que, aunque no fueron cuantificadas visitas de la especie *Bombus pauloensis* sobre las plantas marcadas, éste fue observado forrajeando dentro del lote bajo estudio. En el resto de los tratamientos solo fueron observadas interacciones con individuos de la especie correspondiente.

Al poner a prueba la premisa de que especies diferentes de visitantes florales se comportaban de una forma particular, se observaron diferencias significativas entre todos los tratamientos ($F: 15.78; p: <0.0001$). *Apis mellifera* presentó la mayor frecuencia de visita/ flor, en promedio (\pm EE), $0.05 (\pm 0.01)$ visitas/ flor, frecuencia 5 veces mayor a lo observado para *Bombus pauloensis* con $0.01 (\pm 3.5 E-03)$ visitas/ flor en las mismas condiciones (**Figura 2.4**).

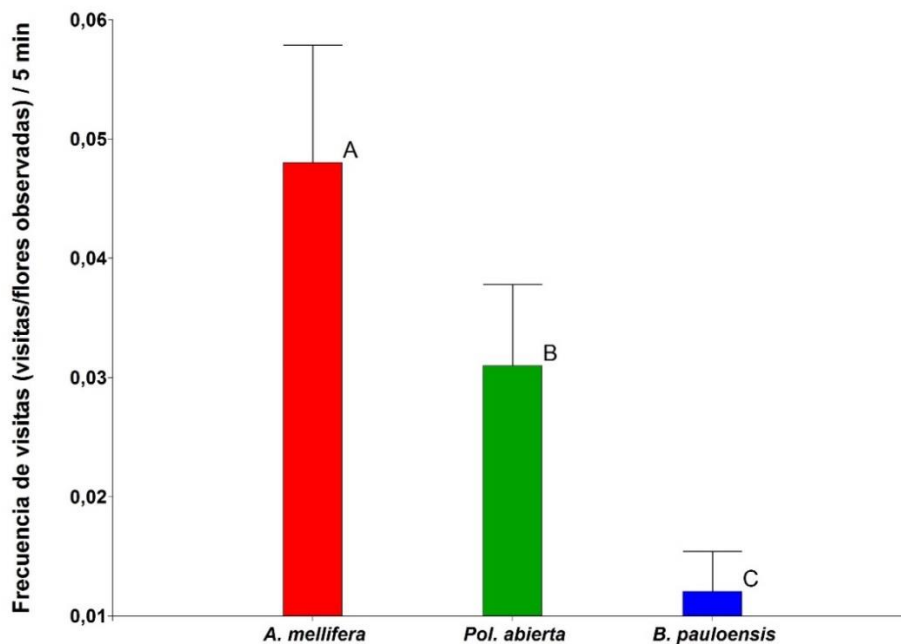


Figura 2.4. Frecuencia de visitas observada, expresada como número de visitas en un periodo de 5 minutos, para cada uno de los tratamientos con polinización entomófila planteados. Resultados presentados en promedio \pm EE. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$).



Para evaluar las diferencias en el porcentaje de frutos formados en función de los diferentes tratamientos planteados se realizó un seguimiento de un total de 2672 flores. Entre los tratamientos de polinización entomófila el tratamiento con polinización exclusiva de *A. mellifera* mostró un incremento significativo en la formación de frutos con respecto al resto de los tratamientos con, en promedio (\pm EE), 0.80 (\pm 0.03) frutos formados/flor (**Figura 2.5**). Si se compara el valor medio de la formación de frutos obtenidos en plantas polinizadas por insectos con respecto a las plantas donde la formación de fruto ocurrió por autogamia espontánea, encontramos una diferencia de 4.39 veces menos fruta (**Estadístico S2.2**).

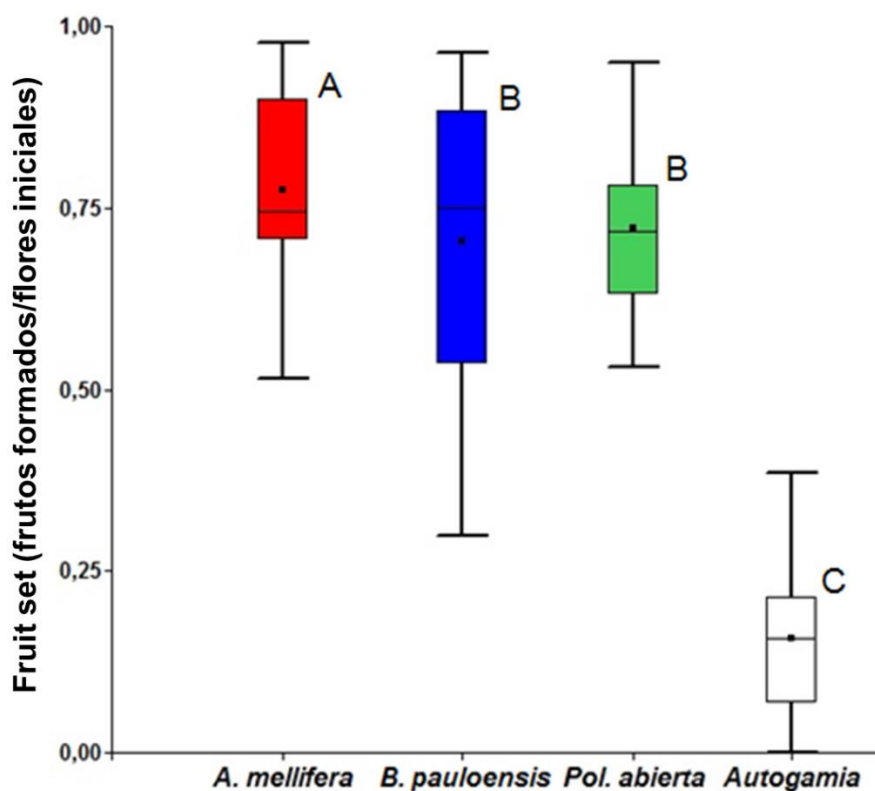


Figura 2.5. Box plot que muestra la variabilidad del porcentaje de fruta formada en cada uno de los tratamientos de polinización realizados sobre plantas de *V. corymbosum*. **Referencia:** Las cajas se encuentran representando el rango intercuartil (Q1-Q3), dentro del cual se denota, con un punto la media y con una línea transversal la mediana. Las barras de error marcan la variabilidad de los datos con su límite mínimo y máximo. *Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$).*





La eficiencia en el transporte de granos de polen de cada especie está dada por el mecanismo de visita utilizado en particular, existiendo un efecto positivo con el aumento del número de visitas por flor. Se observó un incremento significativo en el número de semillas fecundadas en el tratamiento de “Polinización abierta” sobre el resto, con una media de $15 (\pm 1)$ semillas/fruto ($F: 157.83; p < 0.0001$). No se observaron diferencias significativas entre los tratamientos donde intervino solo una especie de polinizador en el transporte polínico (**Figura 2.6**). Si comparamos el valor medio de las semillas fecundadas/fruto obtenidas en plantas con polinización entomófila vs. autogámica vemos que estas últimas contienen frutos con ~11.5 veces menos semillas (**Estadístico S2.2**).

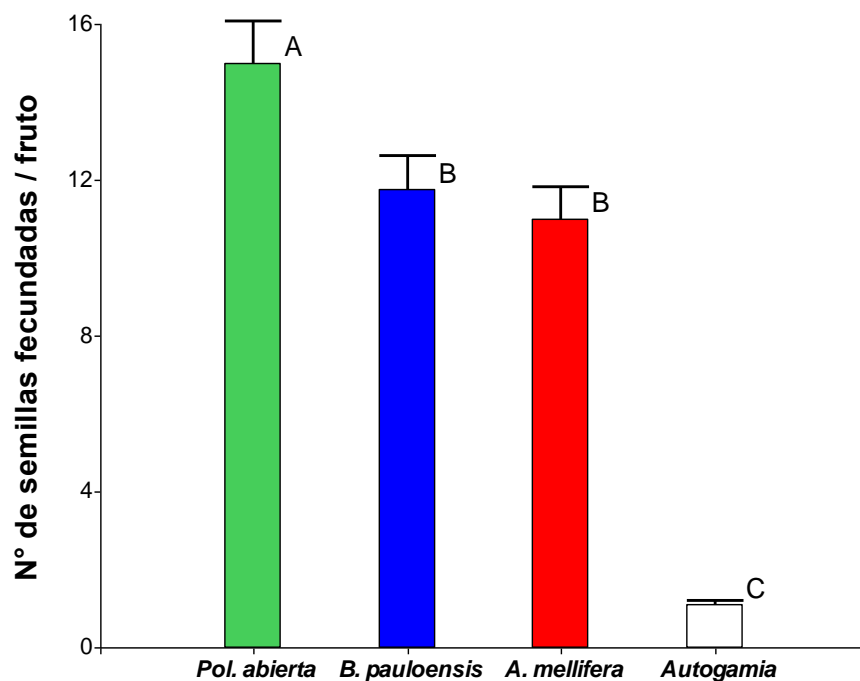


Figura 2.6. Número de semillas fecundadas por fruto en plantas de *V. corymbosum* bajo los tratamientos con polinización entomófila planteados y contrastados con lo observado para la reproducción autogámica. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$).

El efecto de los diferentes tratamientos de polinización sobre la calidad morfológica e interna de la fruta a cosecha mostró diferentes tendencias. De los estimadores seleccionados para la calidad de la fruta (**Tabla 2.1**) se encontraron diferencias significativas, al menos en uno de los tratamientos de polinización entomófila (abierto, por *A. mellifera* o *B. pauloensis*) vs. Autogámica, en la firmeza (g), peso (g), materia seca promedio (%) y sólidos solubles (%).



El peso y firmeza de los frutos no mostró un efecto entre tratamientos de polinización entomófila, pero los tres tratamientos de polinización entomófila presentaron mayores valores que los obtenidos por autogamia. La materia seca promedio del tratamiento con polinización abierta presentó una disminución significativa con respecto a los tratamientos de polinización con *A. mellifera* y autogamia, pero no fue así con el tratamiento *B. pauloensis*. El mayor porcentaje de sólidos solubles, el cual nos muestra la cantidad de azúcar (sacarosa) presente en el fruto, fue encontrado en frutas formadas en los tratamientos de autogamia y polinización por *B. pauloensis*, observándose una disminución significativa en relación con los tratamientos de polinización mediante *A. mellifera* y abierta, y entre estos últimos. No se encontraron diferencias en los indicadores de calidad interna acidez (%) e índice de madurez (%) entre ninguno de los tratamientos de polinización (**Tabla 2.1; Estadístico S2.2**).

Tabla 2.1. Tabla resumen de los estimadores de productividad, fecundidad, morfología y calidad de fruta para cada tratamiento.

Estimadores	Autogamia	<i>Apis mellifera</i>	<i>Bombus pauloensis</i>	Polinización abierta	Prueba de Wald	
					F	p
Frecuencia de visita	-	0.05 (± 0.01) A	0.01 (± 3.5 E-03) C	0.03 (± 0.01) B	15.78	<0.0001
Formación de frutos/rama	0.14 (± 0.03) C	0.80 (± 0.03) A	0.71 (± 0.04) B	0.75 (± 0.04) B	151.25	<0.0001
Semillas fecundadas/fruto	1.09 (± 0.11) C	10.97 (± 0.84) B	11.73 (± 0.89) B	15.00 (± 1.08) A	157.83	<0.0001
Firmeza (fuerza de compresión en g.)	183.38 (± 3.73) B	273.34 (± 5.21) A	268.13 (± 5.11) A	268.13 (± 4.47) A	55.45	<0.0001
Peso/fruta (g.)	1.62 (± 0.10) B	3.19 (± 0.16) A	3.06 (± 0.15) A	3.19 (± 0.14) A	21.01	<0.0001
Materia seca promedio (%)	14.46 (± 0.42) A	14.24 (± 0.41) A	13.88 (± 0.40) AB	13.16 (± 0.35) B	3.49	0.0216
Sólidos solubles (%)	13.81 (± 0.35) A	12.69 (± 0.33) B	13.01 (± 0.34) A	12.07 (± 0.31) C	18.61	0.0001
Acidez (%)	0.62 (± 0.07) A	0.73 (± 0.08) A	0.70 (± 0.08) A	0.72 (± 0.07) A	0.49	0.6885
Índice de Madurez (%)	22.09 (± 2.65) A	17.66 (± 2.05) A	18.97 (± 2.21) A	17.03 (± 1.91) A	1.42	0.2464

Valores obtenidos a través de los mejores GLMM, mediante criterio de menor AIC, para los estimadores seleccionados para comparar el efecto de diferentes tipos de polinización entomófila.

Se utilizó test de LSD Fisher para representar las diferencias entre tratamientos. La letra "A" denota el mayor valor de media. *Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p > 0.05)*

Los valores presentados incluyen la variabilidad temporal e inter-planta, siendo expresados como "Media (± Error Estándar)".





2.4- DISCUSIÓN

El efecto neto de la polinización entomófila fue positivo con respecto a la formación y calidad de los frutos generados por plantas de *Vaccinium corymbosum* var Emerald cultivadas en la provincia de Entre Ríos, viéndose una escasa formación de frutos y de menor calidad, en ausencia de polinizadores (AU y PA). Estos resultados indican que esta variedad de arándano presenta una alta dependencia a la polinización por insectos mostrando una influencia directa en los estimadores de formación y calidad de fruta.

Se evaluó la eficiencia diferencial de las especies manejadas comúnmente para el servicio de polinización en agroecosistemas de arándanos (*A. mellifera* y *B. pauloensis*). Con respecto, la polinización mediada por *A. mellifera* fue la que presentó la mayor formación de frutos en comparación con *B. pauloensis* y el control (polinización por el complejo de polinizadores naturales y manejados). Aun así, se observó que la eficiencia en la transferencia polínica de *B. pauloensis* fue mayor, cinco veces menos visitas por unidad floral se tradujeron en una formación de frutos similar, por lo que podría considerarse un polinizador más eficiente que *A. mellifera*. Además, se resalta que la polinización por ensambles más diversos generó la mayor cantidad de semillas fecundadas/fruto.

2.4.1- Dependencia de *V. corymbosum* var. Emerald a la polinización entomófila

La formación de frutos producidos mediante polinización entomófila presentó la mayor media con un valor 65.75 % superior a lo observado por polinización Autogama. Estos resultados se condicen con lo descrito por **Lyrene (2008)** en donde indican que esta variedad presenta poca capacidad de autopolinización espontánea, resultados que se condicen con los obtenidos en el estudio de **Campbell et al. (2018)** realizados en Florida (USA). La forma de la fruta y el número de semillas fecundadas también difirió en plantas polinizadas por insectos, obteniendo frutos más grandes, pesados y con ~ 7 veces más semillas en comparación de lo observado para la reproducción autogámica. Estas tendencias ya habían sido reportadas en diferentes especies del género (**Javorek et al., 2002; Mahoro, 2002; Cane & Schiffhauer, 2003; Brown & McNeil, 2006**) y dentro de variedades de *V. corymbosum* (**Lang & Danka, 1991; Kloet, 1991; Gupton & Spiers, 1994; MacKenzie, 1997**). Aun así, frente a un panorama donde se mejoran los cultivos para aumentar la productividad y/o colonizar un nuevo ecosistema es necesario conocer cómo las nuevas variedades se comportan a nivel reproductivo con la





finalidad de que esta información sirva como herramienta al momento de evaluar la necesidad de planes de manejo del servicio de polinización dentro de estos agroecosistemas (Gill et al., 2016).

Si se toma la clasificación de Klein et al. (2007) la cual define a los cultivos como no dependientes cuando hay un 0% en el incremento de la formación de frutos con la presencia de polinizadores, con baja dependencia (>0-10% incremento), mediana (>10-40% incremento), alta (>40-90% incremento) y esencial para su producción (>90 % incremento); *Vaccinium corymbosum* var. Emerald estaría dentro de los cultivos con una alta dependencia a la polinización entomófila y es preciso tener en cuenta este aspecto en la planificación del manejo realizado en los predios productivos. Estos resultados sugieren que la identificación y el mejoramiento del servicio de polinización a través de especies eficientes (manejadas o naturales) para el cultivo focal, así como el aumento de la riqueza y la abundancia de los polinizadores presentes en los ensamblajes naturalmente, aumentarán el rendimiento del cultivo más allá de las prácticas actuales (Garibaldi et al., 2015). Con respecto, las técnicas de intensificación ecológica tienen como objetivo aprovechar los servicios de los ecosistemas para sostener la producción agrícola y minimizar los efectos adversos sobre el medio ambiente. Dentro de los manejos asociados a las prácticas de intensificación ecológica se encuentra la provisión del servicio de polinización, tanto por la oferta de polinizadores manejados (mitigación) como por la gestión de ciertas áreas con el fin de proveer recursos para incentivar la presencia de polinizadores silvestres nativos. Para la implementación de este proceso es necesario contar con más conocimiento, particularmente sobre la cuantificación de los costos y beneficios de la intensificación ecológica (en este caso la gestión del servicio de polinización), utilizando variables que son relevantes para los agricultores (Ej.: productividad / planta, rendimiento del cultivo / ha y ganancias neta / ha), y la efectividad de diferentes prácticas, solas y en combinación con las prácticas convencionales (Kleijn et al., 2018).

2.4.2- Eficiencia de polinizadores comerciales

Este estudio encontró una variación considerable en la eficiencia de las especies comerciales de abejas utilizadas en el servicio de polinización de *V. corymbosum* var. Emerald, en lo que respecta a la interacción con sus flores. La eficiencia, definida como el porcentaje de formación de frutos en relación a la frecuencia de visitas, estuvo claramente relacionada con la tarea de búsqueda de alimento por cada





especie de visitante floral. La eficiencia de los polinizadores, basada en la tarea de búsqueda de alimento, fue significativamente superior en el caso de *B. pauloensis*. Se observó que, en comparación con *A. mellifera*, con cinco veces menos visitas estas se traducen en valores de fructificación y número de semillas fecundadas similares para *B. pauloensis*. Estos resultados concuerdan con trabajos realizados en *Vaccinium angustifolium* estimando la eficiencia del transporte de polen por especies de polinizadores de tasas similares a las usadas en esta tesis (**Javorek et al., 2002**), en donde la abeja melífera deposita por visita una media de 11.5 tétradas en contraste con los abejorros del género *Bombus* que en una visita transfieren 43.1 tétradas, teniendo en cuenta que cada estigma necesita de 25 tétradas para recibir una polinización completa. Una explicación al respecto podría ser que, al buscar néctar o polen, las abejas melíferas no proporcionan una agitación suficiente de las anteras poricidas para liberar una gran cantidad de polen y, como resultado, remueven y transportan relativamente pocos granos de polen de *Vaccinium* en su integumento (**Javorek, 1996**). Aun así, *A. mellifera* se diferencia significativamente del resto de los tratamientos en lo que respecta a la proporción de frutos formados, aun sobre lo producido por el complejo de polinizadores presentes en el entorno. Dado que la influencia de esta especie dentro del total de las visitas en el tratamiento de polinización abierta supera el 89%, se puede hipotetizar que este patrón podría deberse a una diferencia de abundancia relativa de abejas melíferas entre el tratamiento de polinización abierta y el de polinización exclusiva de *A. mellifera*, aun cuando se tomó la precaución de seleccionar para el tratamiento con exclusión una colmena con baja densidad de abejas y diseñar un sistema de purga, lo que generó una diferencia, aunque no estadísticamente significativa, entre tratamientos.

La calidad de un visitante floral está determinada por la cantidad de polen estigmático removido por visita y el mecanismo utilizado por el polinizador en relación a la estructura floral, desde este punto de vista las especies de *Bombus* son considerados como uno de los polinizadores más eficientes para esta tarea en cultivos de arándano ya que producen la polinización por vibración requerida por esta especie vegetal (**Buchmann, 1983; De Luca & Vallejo-Marín, 2013**). Además de esto, dicho género tiene una actividad de forrajeo en condiciones frías y lluviosas (**Goulson, 2010**) características del clima de principio de primavera en Entre Ríos (**Oyarzabal et al., 2018**).

El número de semillas por baya difirió entre los tratamientos. Si analizamos los tratamientos desde el punto de vista de la diversidad de la interacción, estimada por el número de especies de polinizadores que se encuentran visitando flores de arándano, el aumento en la producción de semillas





en el tratamiento de polinización abierta podría deberse a que al incrementar el número de especies en la interacción, el éxito reproductivo (ponderado mediante el número de semillas) aumentaría debido a un mayor número de estrategias de polinización (mecanismo de complementación). Esta tendencia se ha descrito en diferentes cultivos en todo el mundo (**Klein et al., 2003b; Hoehn et al., 2008; Hillebrand et al., 2008; Rogers et al., 2014; Garibaldi et al., 2013; 2014; 2017**) y nuestros resultados los apoyan. Cabe aclarar que, aunque dentro del predio donde se realizó el estudio mediante clausuras se suplementa con colmenas comerciales de *B. pauloensis*, rara vez se observó visitas de esta especie en las plantas correspondientes al tratamiento de polinización abierta. Un estudio realizado por **Isaacs & Kirk (2010)** en Michigan podría explicar esta tendencia ya que han observado que las abejas nativas (incluyendo en estos ensambles a representantes del género *Bombus*) contribuyen en gran medida a la polinización de arándanos en campos pequeños en comparación con plantaciones a gran escala que están dominados principalmente por un servicio de polinización gestionado con *A. mellifera*.

En relación a la calidad interna de los frutos cosechados para cada tratamiento, los estimadores presentaron una diversidad de respuestas. La firmeza de la fruta y peso fueron significativamente superiores en los tratamientos de polinización entomófila (polinización abierta, con *A. mellifera* y *B. pauloensis*) que en ausencia de polinizadores (autogamia espontánea). El peso de los frutos y firmeza de la pulpa es una de las principales características desde el punto de vista de la aceptación para la exportación de fruta según el Protocolo de calidad para arándanos frescos propuesto por el Ministerio de Agroindustria en el 2015 (**Resolución SAGyP N° 201/2007**) por lo tanto la polinización entomófila es importante para mejorar no solo la producción, sino también, la calidad de los frutos del arándano. En la **Tabla 2.1** se observa que al aumentar la frecuencia de visitas disminuye el porcentaje de sólidos solubles en la fruta, lo que sugiere que este comportamiento va en detrimento, aunque levemente, de su calidad interna. Existen muchas variables fisiológicas y ecológicas que podrían explicar este comportamiento, pero las hipótesis que mejor se ajustan a nuestro caso son dos. En primer lugar, la relación existente entre la cantidad de semillas y el contenido de agua, lo que estaría ejerciendo un efecto positivo sobre la firmeza de la fruta polinizada por insectos y a la vez diluyendo las concentraciones de azúcares internos. Es decir, cuantas más semillas se forman, más giberelinas se producen y más crece el fruto, en este caso la polinización es fundamental para una buena calidad, así como lo es la nutrición de las plantas (**Cano-Medrano & Darnell, 1997**). En segundo lugar, se señala al momento de corte de producción de néctar y la posible reabsorción de los azúcares utilizados con tal





fin como el responsable de la calidad interna diferencial en la fruta autopolinizada. La falta de visitas sobre las flores del tratamiento con exclusión total ejercería un efecto sobre el remplazo y reposición del néctar producido como recompensa para esta interacción resultando en una concentración de los azúcares internos al momento del cuajado de las flores (**Wood & Wood, 1963; Starast et al., 2012; Luo et al., 2014**), agravado por el gran porcentaje de flores abortadas por la falta de fecundación (efecto de translocación de recursos). Con respecto a la materia seca promedio por fruto, se observa una disminución significativa en función al aumento del número de semillas. Se piensa que esto podría deberse a la relación existente entre la cantidad de semillas y el contenido de agua planteado para explicar los cambios de firmeza en la fruta (**Cano-Medrano & Darnell, 1997**). Con respecto al porcentaje de acidez y el índice de madurez muestran un comportamiento similar, aunque no significativo, al de la cantidad de sólidos solubles. Esto es de esperarse debido a que los mecanismos fisiológicos que determinan la acidez en la fruta son los mismos al de los sólidos solubles y el índice de madurez es una relación entre estos dos estimadores de la calidad interna.

2.4.3- Conclusiones

Dentro del género *Vaccinium* varias especies han sido domesticadas con fines productivos, dentro de las que se encuentra *V. corymbosum* cultivada intensivamente para producir fruta de calidad y a granel en nuestro país con fines de exportación y mercado interno (**informe de APAMA, 2015**). Frente al conocimiento de la alta dependencia a la polinización entomófila de esta especie es inminente la incorporación de prácticas de intensificación ecológica en este sistema de producción para asegurar dicho servicio ecosistémico.

Para alcanzar esta meta **Kleijn et al. (2018)** proponen que hay tres vías complementarias para alcanzar la adopción a gran escala de la intensificación ecológica: a través de procesos impulsados por el mercado, mediante instrumentos reguladores y/o por medio de un “asunto reputacional” (aumento de la preocupación por un cambio de percepción en la sociedad).

La primera vía, una adopción impulsada por el mercado, llegaría a ocurrir en el caso de que a mayor cantidad de servicios de polinización brindados aumenten los beneficios económicos directos y netos (**Blaauw & Isaacs, 2014**), en cuyo caso simplemente formaría parte de los modelos de negocio agrícola. Para el caso de la producción intensiva de arándanos los beneficios saltan a la vista por el solo





hecho de que genera un aumento del potencial de formación de frutos/planta en un 65.75 %, en promedio. Por ende, usando los valores promedio de rendimiento de la var. Emerald (10 T/ha.) brindados en el informe de mercado presentado por APAMA en el 2015 (<https://www.apama.com.ar/index.php>), se puede extrapolar a una pérdida de 6.5 T/ha de fruta en ausencia de polinizadores, en el caso de la var. Emerald. Si le ponemos como valor al servicio de polinización generado por la entomofauna un costo equivalente al valor monetario de la fruta formada como resultado de esta interacción, para las 260 ha cultivadas de la var. Emerald en el NEA y usando un precio promedio de USD 7 / kg de fruta para exportación como valor estimativo, el valor del servicio de polinización entomófila neto para esta variedad sería cercano a los USD 12 millones.

La segunda vía, a través de una adopción a gran escala utilizando los instrumentos reguladores del estado, requiere de voluntad política para promover la gestión agroecológica de las fincas. Esto podría lograrse, por ejemplo, a través de la legislación de prácticas obligatorias que promuevan la biodiversidad funcional vinculada al agroecosistema o mediante la inclusión de una tasa en el precio de los agroquímicos equivalente al costo ambiental asociado con el uso de agroinsumos de síntesis (fitosanitarios, fungicidas, pesticidas y fertilizantes). Insumos más caros haría que las alternativas de manejo con bioinsumos, manejo integrado de plagas e intensificación ecológica sean más atractivas.

Y la tercera vía, la preocupación por un cambio de percepción de la sociedad, aumentara la adopción de la intensificación ecológica si una parte suficientemente grande del público en general está preocupada por los efectos adversos de la agricultura convencional y el uso intensivo de agroquímicos asociados al paquete tecnológico. Esto podría influir directamente a los administradores de los predios productivos, promoviendo la diversidad funcional sin repercusiones económicas. Además, el cambio en el patrón de consumo global de alimentos tendiendo a productos más ecológicos e inocuos (Ej.: alimentos orgánicos, certificación GLOBALGAP) podrían influir en las prácticas agrícolas en todo el mundo. Por lo tanto, las investigaciones futuras deben abordar interdisciplinariamente los estudios referidos al valor del servicio brindado por los polinizadores en agroecosistemas dependientes, no solo desde los aspectos ecológicos y agronómicos sino también ahondar en los aspectos económicos y sociológicos.



- CAPITULO 3 -

Efecto de la heterogeneidad espacial sobre las interacciones planta – polinizador

3.1- INTRODUCCION

Se ha demostrado que la riqueza de polinizadores aumenta el rendimiento, la calidad y la estabilidad en cultivos con baja intensificación agrícola dentro o entorno a áreas de producción (Lonsdorf et al., 2011) tanto como en sistemas con alta intensificación agrícola (Garibaldi et al., 2016). Estas comunidades proporcionan una mayor polinización cruzada en comparación con lo observado para poblaciones simplificadas de *A. mellifera* (Garibaldi et al., 2013). Las especies nativas de insectos brindan interacciones más eficientes y regulares en una amplia variedad de cultivos en comparación con las generadas solo por *A. mellifera* (Winfree et al., 2007; 2008; Winfree & Kremen, 2008). Además, comunidades silvestres ricas en especies pueden proporcionar servicios de polinización más estables en el tiempo y espacio (Lonsdorf et al., 2011; Garibaldi et al., 2017b); habiendo ejemplos donde, sin un servicio de polinización con abejas manejadas, las comunidades silvestres suplieron dicho servicio de una manera satisfactoria polinizando cultivos completos incluso con un uso convencional de la tierra (Winfree et al., 2007; Garibaldi et al., 2014).

Los agroecosistemas están inmersos en áreas donde la gestión local (tecnologías de manejo, uso de agroinsumos, manejo del servicio de polinización y plagas, etc.), su complejidad estructural (en términos configuracionales, diversidad de recursos para sustentar una comunidad biodiversa) y contexto espacial (en términos compositivos, presencia de hábitats remanentes seminaturales y riqueza de hábitats diferentes) influyen a las comunidades de insectos silvestres presentes. A gran escala, es probable que paisajes homogéneos contengan una menor diversidad de recursos para las comunidades de visitantes florales (Roulston & Goodell, 2011), en contraposición con paisajes donde existe una mayor heterogeneidad del paisaje dentro del rango de alimentación de los polinizadores (Kremen et al., 2007, pero ver Westphal et al., 2003). Esto implica que paisajes más complejos pueden compensar, al menos parcialmente, la pérdida de biodiversidad que produce la intensificación del manejo local. La complejidad del paisaje está definida por los objetos que aumentan la heterogeneidad



funcional configuracional del paisaje (componentes del paisaje que tienen un valor por sus recursos alimenticios y/o para la nidificación), tales como áreas no cultivadas relativamente pequeñas dentro del paisaje agrícola, tipos de cultivos mixtos dentro o entre campos, y parches de vegetación sin cultivos como cercos vivos o cortinas forestales, campos en barbecho, praderas y bosques semi-naturales de árboles o arbustos (Tschardt et al., 2005). Varios estudios han documentado la influencia de los recursos florales en la estructura de las comunidades de abejas (Gathmann et al., 1994; Potts et al., 2003b, 2004; Schaffers et al., 2008; Fründ et al., 2010; Grundel et al., 2010; Castagnyrol & Jactel, 2012; Ebeling et al., 2012), pero la revisión de Roulston & Goodell (2011) enfatiza la necesidad de considerar ambos tipos de recursos (alimenticios y nidificación), en parte debido a la heterogeneidad de la distribución de los recursos nutricios y la diversidad de sustratos utilizados para la anidación, a menudo correlacionados con la diversidad de plantas. Se han registrado diferencias en la estructura de comunidades de visitantes florales a escala de paisaje y en relación con su heterogeneidad, fragmentación y cambio antropogénico del uso de la tierra (Steffan-Dewenter et al., 2002; Brosi et al., 2008b; Ricketts et al., 2008; Winfree et al., 2009; Murray et al., 2012; Viana et al., 2012). Sin embargo, aunque la heterogeneidad estructural del paisaje en torno a los predios productivos (escala de paisaje del agroecosistema) es importante, debido a que la mayoría de los movimientos de los polinizadores probablemente ocurren aquí, los estudios que exploran el efecto de la heterogeneidad funcional configuracional del paisaje (provisión de recursos florales por la configuración del paisaje) sobre las interacciones “cultivo – ensamble de polinizadores” dentro de un agroecosistema son escasos.

Los agroecosistemas que presentan contextos heterogéneos, en relación a la cantidad de hábitats en un mismo uso del suelo, pueden proporcionar una mayor diversidad, continuidad o abundancia de recursos en forma similar a los hábitats originales (Winfree et al., 2008). Paisajes agrícolas heterogéneos pueden sustentar diferentes especies de polinizadores con estrategias de visita peculiares, adaptadas a un amplio rango de morfologías florales (diseños, formas, etc.), dada la mayor disponibilidad y diversidad del recurso flor y, por consiguiente, presencia de néctar y polen. En consecuencia, tales cultivos pueden ser un factor importante en la estructuración de las comunidades de polinizadores en agroecosistemas en mosaico (Klein et al., 2003). En general, la respuesta de las comunidades de polinizadores a estos factores puede variar entre diferentes regiones de acuerdo con las historias geográficas y los rasgos específicos de las especies que la componen (Martín et al., 2019). En la actualidad, se sabe poco sobre cómo la actividad antropogénica afecta a las comunidades de



polinizadores y sus interacciones en torno a agroecosistemas insertos dentro del Espinal entrerriano. Pocos estudios han separado los efectos de la heterogeneidad compositiva y configuracional del paisaje (Fahrig, 2003; Hadley & Betts, 2012) y examinado su efecto sobre la biodiversidad de insectos (Holzschuh et al., 2007; pero ver Bourke et al., 2014), pero aún menos han explorado los posibles efectos de los componentes del agroecosistema a escalas de paisaje sobre las interacciones planta – polinizador en cultivos focales (Tangtorwongsakul et al., 2017).

Para abordar estas brechas, se plantea el objetivo de *evaluar cómo agroecosistemas con diferencias en la heterogeneidad compositiva y configuracional del paisaje modelan las interacciones “planta – polinizador” las cuales afectan el servicio de polinización brindado*. Se esperan efectos de la heterogeneidad compositiva (porcentaje de diferentes coberturas vegetales y número de hábitats) y configuracional (diversidad de recursos florales) del paisaje sobre la frecuencia de visita de los polinizadores, en general y de especies particulares, reflejando cambios en el servicio que brindan dentro del cultivo de arándano.

3.1.2- Objetivo específico, hipótesis y predicciones

Objetivo Específico 3:

Analizar cómo la heterogeneidad del paisaje, en términos compositivos (número de categorías de hábitats y porcentaje de coberturas vegetales predominantes) y configuracional (determinada por la diversidad de recursos florales), modelan las interacciones “cultivo – ensamble de polinizadores”. Además de evaluar cómo cambios en el grado de interacción (frecuencia de visitas) afectan la formación y calidad de los frutos del arándano.

Hipótesis 3.1: La heterogeneidad compositiva y configuracional del paisaje en torno al agroecosistema determina la cantidad de recursos, tanto nutricios como para su reproducción, disponibles para los polinizadores y esto estructura los ensambles de polinizadores del cultivo de arándano.

Hipótesis 3.2: La riqueza del ensamble de polinizadores (N° de especies) y su frecuencia de visita (en general y por especies particulares) dentro del cultivo de arándano afectan directamente a la formación y calidad de la fruta producida.



Predicciones:

P1.1- *Un aumento de la heterogeneidad configuracional del paisaje (determinada por la diversidad de recursos florales) en donde se encuentran insertos los lotes de arándano se reflejará en ensamblajes más diversos y con mayor número de visitas por unidad floral. Se espera encontrar ensamblajes más diversos y mayor frecuencia de visitas por unidad floral en lotes con mayor diversidad de recursos florales en su contexto.*

P1.2- *La riqueza de especies y frecuencia de visitas por unidad floral dentro de lotes de arándano se verá afectada por la heterogeneidad compositiva del paisaje circundante. Se espera encontrar relaciones: 1) positiva con un mayor número de hábitats en torno de los lotes de arándano, 2) positiva con el porcentaje de cobertura por hábitats semi-naturales cercanos, 3) negativa con la cobertura de plantaciones forestales y 4) negativa con el área de plantación de arándano.*

P2.1- *La formación y calidad de los frutos aumentará proporcionalmente con la frecuencia de visitas por unidad floral y la riqueza de especies que componen el ensamble de polinizadores.*

3.2- METODOLOGIA

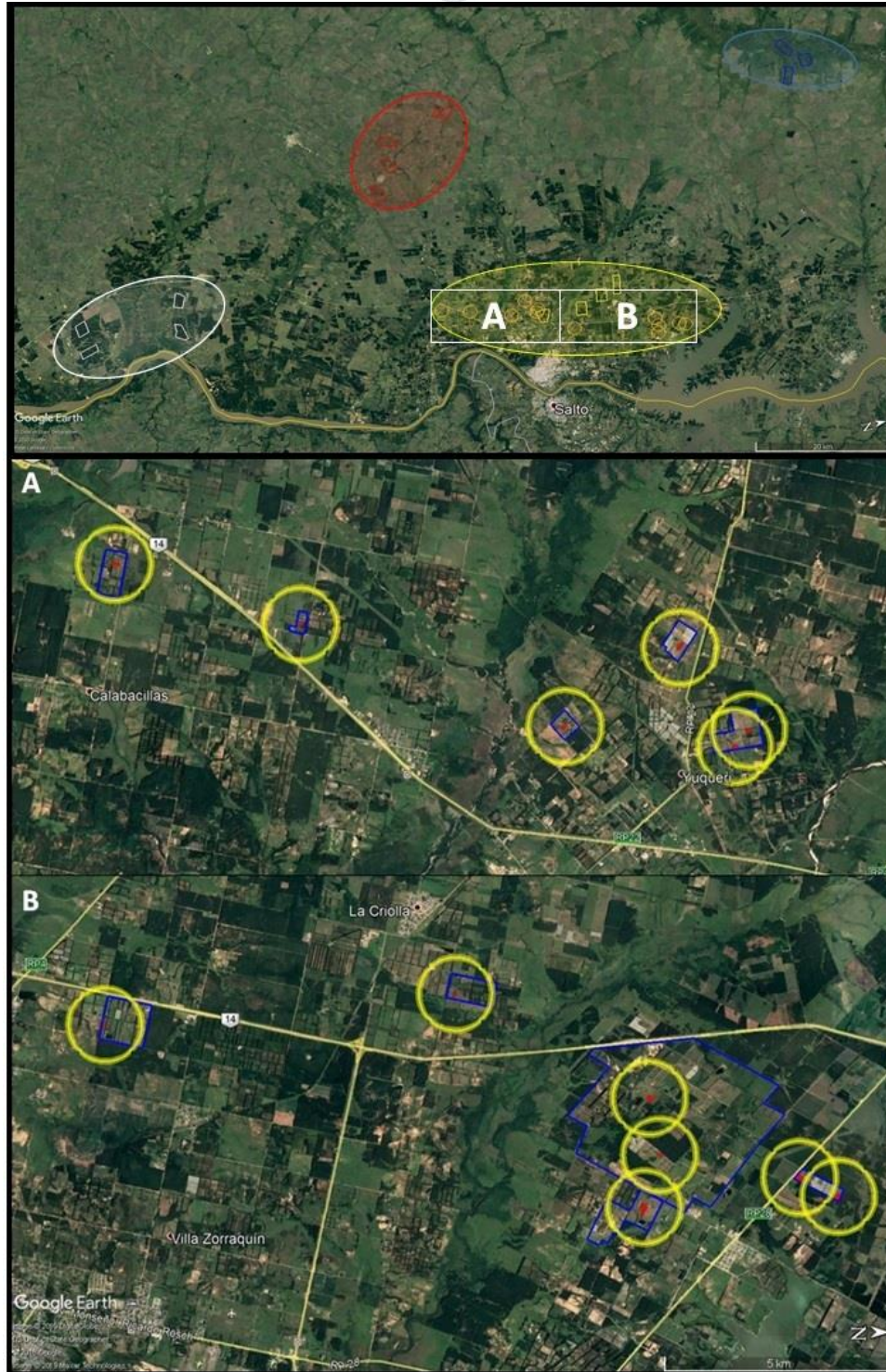
3.2.1- Zona de estudio

En la región del Noreste de Argentina, comprendida entre las provincias de Corrientes y entre Ríos, se encuentran plantadas 1040 ha de cultivos de arándano de la especie *Vaccinium corymbosum* (relevamiento realizado por APAMA en el 2015) representando aproximadamente el 39% de la superficie cultivada nacional y siendo uno de los principales núcleos de exportación a países de Europa y Estados Unidos (**Informe Comité Argentino de Blueberries 2014**). Esta región se encuentra en constante cambio debido a incentivos monetarios (aumento de la superficie con plantaciones forestales de *Eucalyptus grandis*) y desvalorización de los usos históricos regionales (Ej.: desaparición de la producción vitivinícola en los 40', disminución de ~ 15% del área ocupada por citricultura para el 2005 y de ~ 40% de la superficie de arándanos para el 2008), por lo que se presenta como un mosaico con diferentes usos del suelo donde resalta la fruticultura (especialmente el cultivo intensivo de *Citrus*) y las plantaciones forestales.



Para cuantificar el efecto de la variación del contexto espacial sobre el ensamble de visitantes florales (N° de especies y frecuencia de visita) y el servicio de polinización resultante, se escogieron 13 parcelas de ~ 1 ha de la misma variedad de arándano ubicadas a lo largo de la costa del Río Uruguay (mismos sitios utilizados para el objetivo N° 2, sección 2.1.3). Los lotes se encuentran distribuidos desde Calabacilla en su extremo Sur hasta el cruce de la RP28 y la RN14 al Norte (**Mapa 3.1 A-B**).





Mapa 3.1. Distribución geoespacial de los lotes de *Vaccinium corymbosum* bajo estudio. El mapa de la parte superior corresponde a la región (Mapa 1.2) y detalla con que uso del suelo se encuentran asociados los lotes. **A-** Lotes ubicados al sur de la intercepción entre la RN14 y la RP4 en la provincia de Entre Ríos; **B-** Lotes ubicados al norte de la intercepción entre la RN14 y la RP4. **Referencia:** Polígono rojo, lotes estudiados; Polígono azul= Predio productivo total; Circulo amarillo=Área que aprovisiona de polinizadores al lote estudiado (1000 m de radio).

3.2.2- Estructura del paisaje

A partir de circunferencias concéntricas de 1000 m de radio con su centro en medio de los lotes muestreados, se delimitaron áreas circulares correspondientes a las distintas categorías de hábitat y se calculó el número de hábitats diferentes, el IRF y el porcentaje de las coberturas vegetales predominantes (detalles de la metodología de caracterización en sección 1.2.3.1). La distancia entre los lotes en promedio es de 14.624 (\pm 9.568) km, de los cuales en cuatro de los casos el área definida dentro del polígono circular se superpone en \sim 42 (\pm 24) %. El contexto de los lotes seleccionados varió en cuanto a la cobertura con arándano implantado, la riqueza de hábitats (cantidad de LUCs) y diversidad de recursos florales (IRF) presentes en el paisaje.

Se clasificó la cobertura vegetal del área incluida dentro de los polígonos circulares en torno a los 13 lotes seleccionados anteriormente. Utilizando la opción "Google Satélite" de la herramienta "OpenLayers plugin" de QGIS Essen 2.14.3 (QGIS Development Team, 2016), con una proyección WGS / Pseudo Mercator (EPSG: 3857) y realizando constataciones a campo, se clasificó el agroecosistema en 26 categorías de hábitats (LUCs) (Tabla S1.2). Se estimó para cada área circular el porcentaje de cobertura de cada uno de los LUCs encontradas (Imagen 3.1). Finalmente, de manera idéntica a lo detallado en el capítulo 1 (sección 1.2.3.2), se calculó la diversidad de recursos florales (IRF) para cada polígono en particular. Se presentan las valoraciones para cada una de las categorías de hábitat utilizadas para el cálculo del IRF en la Tabla S1.3 B.



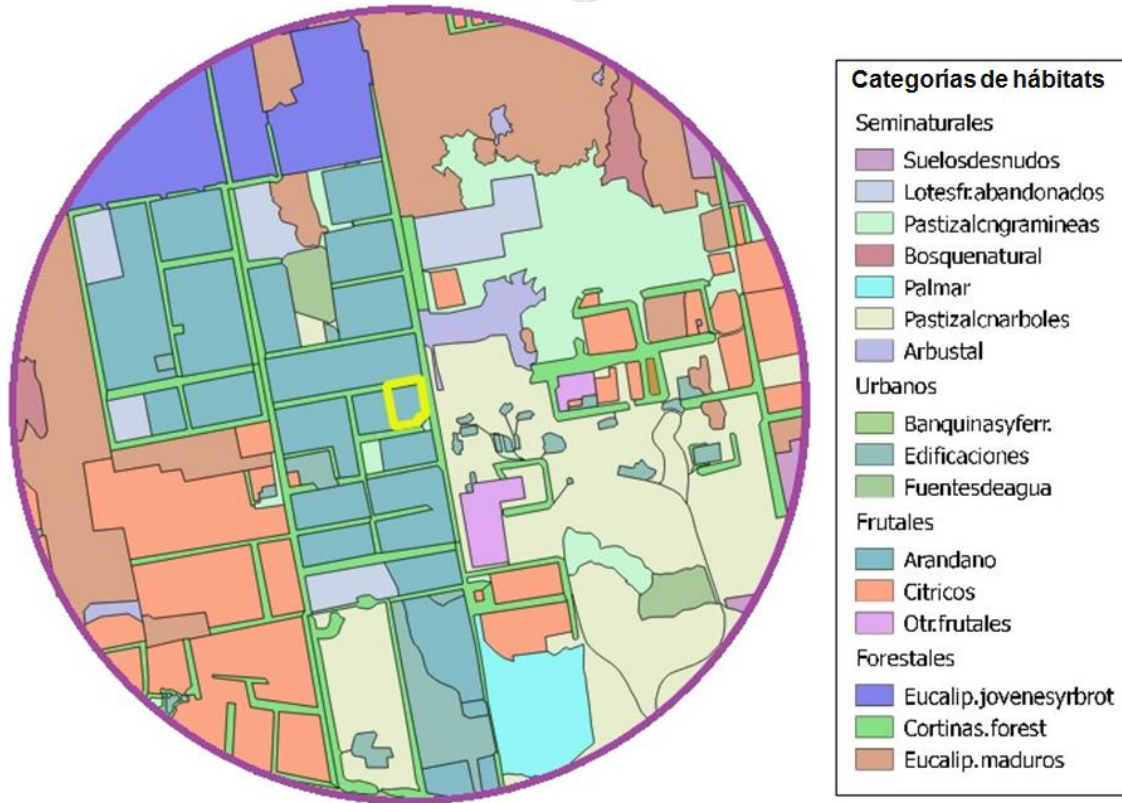


Imagen 3.1. Representación de la clasificación en diferentes categorías de hábitats dentro de los polígonos circulares de 1000 m de radio (~314 ha) donde se incluyen los lotes de arándano estudiados. **Referencia:** polígono amarillo, lote estudiado. Descripción de cada categoría en particular en la **Tabla S1.2.**

Con la finalidad de poder realizar generalizaciones entre los procesos que ocurren a escala regional (Cápitulo 1) y escala de paisaje, se trabajó con la clasificación realizada en el Objetivo 1 (sección 1.2.3.1) para los diferentes tipos de cobertura vegetal predominante: *Plantaciones forestales*, *Frutales* y *Semi/Naturales*. Para el grupo “*Frutales*” se realizó un análisis general (*Arándano* + *Otros frutales*) y en particular para cada cobertura (*Arándano* y *Otros frutales*) debido a su importancia en la interpretación.

3.2.3- Interacciones planta - polinizador

Con el fin de evaluar el efecto del número de visitas por unidad floral y la diversidad del ensamble de visitantes florales sobre la proporción de frutos formados y la calidad de la fruta a cosecha

(ver sección 1.2.2), se hicieron censos de visitas en las 13 fincas donde se efectuó el tratamiento de polinización entomófila. El seguimiento fue realizado en ramilletes florales completos (20 - 30 flores), en periodos de 5 minutos/planta durante las cinco semanas de floración (2 veces por semana). Los registros se hicieron entre las 9-16 h, sumando un total de 32 h. En cada censo se registró la cantidad de insectos que entraban en contacto con las estructuras reproductivas de las flores de arándano, especificando el grado taxonómico más fino posible, y el número de flores que visitó cada uno (**Tabla S3.1**). Se prestó atención a que las observaciones fueran realizadas con un clima adecuado para la actividad de forrajeo (temperatura > 10°C, sin lluvia ni cobertura total de nubes). Los muestreos se realizaron durante toda la floración de la var. Emerald (de la primera semana de agosto a la primera semana de septiembre) en la temporada 2016.

3.2.4- Análisis de Datos

Se utilizaron GLMM (**Bolker et al., 2009**) para cada uno de los estimadores registrados en las interacciones planta-polinizador (número de especies de visitantes y número de visitas, en este caso usando dentro del modelo $offset = \log(\text{flores observadas})$, discriminadas por familia y por especies taxonómicas dominantes, como variables respuesta. El número de categorías de hábitats incluidos dentro de las áreas circulares, el IRF calculado por polígono circular, la proporción de las coberturas vegetales seleccionados y, en el caso de las visitas de *B. pauloensis*, el “momento” en que se realizó la observación (principio, pico y final de la floración del arándano) fueron considerados como factores fijos. A excepción de *B. pauloensis*, en donde solo incluimos al “Lote” como factor aleatorio, el “Lote y el momento” de observación (principio, pico y final de la floración del arándano) se incluyeron en los modelos para la heterogeneidad configuracional del paisaje (IRF) como factores aleatorios y solo “Lote” para los modelos que analizan la heterogeneidad composicional (número de hábitats y proporción de las coberturas vegetales seleccionadas). Para todos los modelos se utilizó la estructura del error de tipo “Poisson”. Los supuestos fueron verificados de acuerdo con los procedimientos de validación gráfica recomendados por **Zuur et al. (2013)** y se usó el criterio de Akaike para la selección del modelo que mejor explica los datos, eligiendo el modelo no nulo con menor valor de AIC. Para los GLMM se utilizó la función *glmer* del paquete “lme4” versión 1.1-12, para la selección de modelos se utilizó la función *anova* del paquete “stats” versión 3.3.3. Los análisis se realizaron con el programa estadístico R versión 3.6.0 (**R Development Core Team, 2019**).



Para evaluar la relación entre la formación y calidad de frutos en función de la riqueza de especies y la frecuencia de visita general, por grupo taxonómico y con especies particulares, se utilizó GLMM. Las variables respuesta fueron “fruit set (frutos formados/flores iniciales)”, peso y calibre / fruto, número de semillas / fruto y % Sólidos Solubles/planta. Se usó la riqueza de especies observadas en los censos de visitas y la frecuencia de visita cuantificada total, discriminada por familia taxonómica (Apidae y Syrphidae), para el género *Allograpta* spp. (3 especies) y a nivel específico solo para las especies *Apis mellifera*, *Bombus pauloensis* y *Syrphus ribesii* como factores fijos. El factor aleatorio estuvo compuesto por el “Lote y Planta” (Función: $VR \sim \text{Factor fijo} + (1|\text{Lote/Planta})$). Las especificaciones técnicas para el análisis mediante el software estadístico R versión 3.6.0 (**R Development Core Team, 2019**) son las mismas que para el análisis anterior.

3.3- RESULTADOS

Se realizaron 384 periodos de censos de visitas (sumando 32 hs de observación) sobre ramilletes de 78 plantas de arándano ubicadas en los 13 lotes (147.7 ± 8.3 minutos de observación por lote). Se observaron un total de 8280 unidades florales y 1495 visitas totales a lo largo de la floración, encontrando un ensamble constituido por 40 especies y resaltando la representación dentro de su ensamble de las familias Apidae (7 especies), seguidos por Syrphidae (15 spp) y Vespidae (3 spp.) (**Tabla S3.1**). Estas familias acumulan el 98,75% de las visitas observadas. En general, la proporción de visitas para cada una de las especies de visitantes fue muy variable entre lotes y a lo largo de la duración de la floración, aun así, *Apis mellifera* fue la dominante en este sistema en todos los casos, con el 70.62 % de las visitas totales, esto se debe a que en todos los lotes estudiados la gestión del servicio de polinización se realiza mediante colmenas manejadas de esta especie. El ensamble de visitantes florales está dominado por las familias Apidae y Syrphidae con el 75.24 y 19.06 % respectivamente. Las unidades florales recibieron en promedio 0.20 visitas/5min (± 0.17).

3.3.1- Influencia de la heterogeneidad espacial sobre las interacciones planta – polinizador

La relación observada entre la riqueza de visitantes florales y la frecuencia de visita (totales y discriminadas por familias y especies taxonómicas) en función del número de LUCs y IRF resultó en



cuatro modelos significativos o con fuerte tendencia (de los dieciséis modelos planteados y sin contar los modelos nulos) incluyendo a las diferentes variables explicativas a escala local (**Tabla 3.1; Estadístico S3.1**).

Dentro de los modelos seleccionados se encontró una diversidad de respuestas. A nivel general, la frecuencia de visita en flores de arándano mostró una tendencia positiva en función de la diversidad de recursos florales presente en el entorno (GLMM, $Z = 1.683$; $p = 0.0924$), aunque la riqueza de LUCs no tuvo un efecto significativo en la frecuencia de visitas general. Al analizar cómo la diversidad de recursos florales y riqueza de LUCs condicionan las visitas a las flores del arándano a nivel específico de polinizadores particularmente, las visitas de 3 de las 4 taxas con mayor presencia (88,23% del total de las visitas) mostraron una influencia significativa (**Tabla 3.1**). La diversidad de recursos florales en torno a los lotes de arándano se relacionó con las visitas de *Apis mellifera* y *Bombus pauloensis*, revelando efectos con direcciones opuestas. En el caso de *A. mellifera* presentó una tendencia positiva (**Figura 3.1 A**), siendo mayores sus visitas por unidad floral a medida que aumenta el IRF. Contrariamente a lo esperado, *B. pauloensis* disminuyó significativamente sus visitas por unidad floral a medida que aumenta el IRF, pero aumentaron sus visitas junto con la riqueza de LUCs en torno a los lotes (**Figura 3.2**). Conociendo la marcada influencia temporal en rasgos del ciclo de vida en esta especie, fue el único caso en donde se incluyó en el modelo a la dimensión temporal como un factor fijo (modelo más robusto de los planteados) (**Tabla 3.1**). Con respecto al factor temporal, se observa que al principio de la floración del arándano hay una mayor frecuencia de visita de *B. pauloensis* dentro del cultivo, disminuyendo significativamente en la tercera semana de la floración del arándano (**Figura 3.3**).



Tabla 3.1. Detalle de los modelos seleccionados para cada variable respuesta extraída de los ensambles de visitantes florales en lotes de arándano, con los factores fijos (solo se incluyen los factores que quedaron seleccionados en los modelos mejor clasificados según su valor de Akaike). Además, se muestra la estructura del error, el estimador, el error estándar (ES), el valor Z y el valor *p*.

Función: VR ~ FJ + (1 LOTE/MOMENTO)		Poisson				
Número de visitas (VR)	Factor fijo (FJ)	AIC	Estimador	SE	Z	<i>p</i>
<i>Apis mellifera</i>	~ 1	575.05	3.283	0.031	105.9	< 2E-16
	~ IRF	321.2	0.207	0.115	1.797	0.072
Función: VR ~ IRF + LUC + MOMENTO + (1 LOTE)		Poisson				
<i>Bombus pauloensis</i>	~ 1	189.73	0.719	0.112	6.426	<1.31E-10
	~ IRF	134.4	-1.071	0.409	-2.616	0.009
	~ LUC		0.235	0.111	2.119	0.034
	~ MOMENTO _{Picó}		-0.132	0.330	-0.399	0.689
	~ MOMENTO _{Principió}		0.482	0.252	1.915	0.056

Referencia: ~1: Modelo nulo; IRF: Índice de recursos florales; LUC: Riqueza de categorías de hábitats presentes dentro de los polígonos circulares donde están insertos los lotes estudiados.

Variables aleatorias

LOTE: Variable categórica (n = 13 lotes) que representa la variabilidad de la heterogeneidad espacial.

MOMENTO: Variable categórica (Principio, Semana 1 y 2; Pico, Semana 3 y Final, Semana 4 y 5, de la floración) que representa la variabilidad temporal de las visitas.



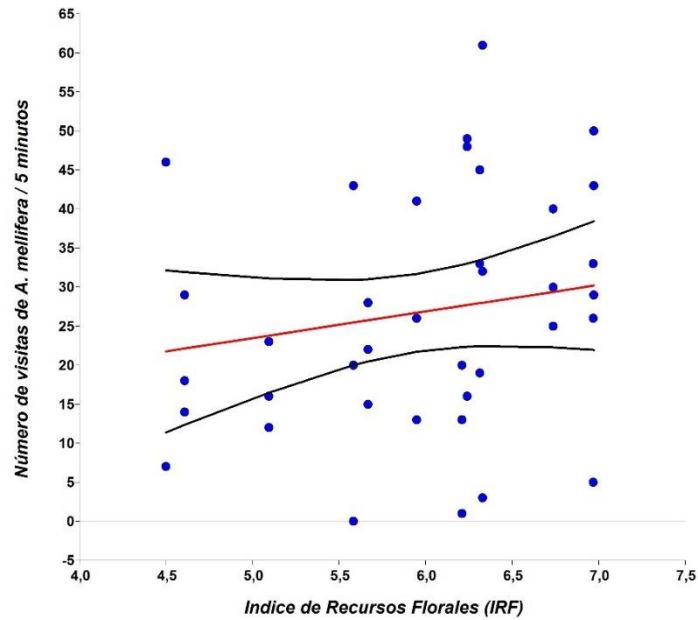


Figura 3.1. Número de visitas de *Apis mellifera* en lotes de *Vaccinium corymbosum* en función del Índice de Recursos Florales dentro de los polígonos circulares donde están insertos los lotes estudiados. Los puntos azules corresponden al número de visitas realizadas por *A. mellifera* sobre los ramilletes florales en los diferentes lotes (1|Momento). La línea roja indica la curva de tendencia y las líneas negras el intervalo de confianza entre las variables.

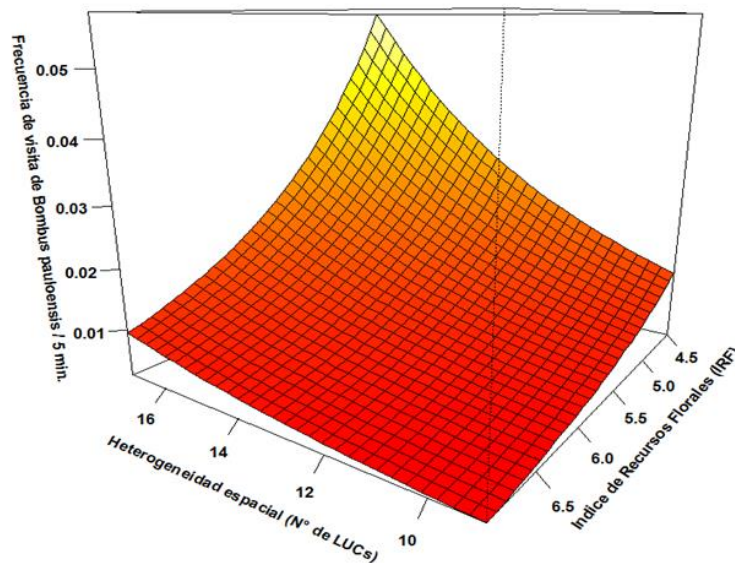


Figura 3.2. Influencia de la cantidad de recursos florales (IRF) y la Riqueza de categorías de hábitats presentes dentro de los polígonos circulares donde están insertos los lotes estudiados (LUCs), en relación a la frecuencia de visita de *Bombus Pauloensis* en cultivos de *Vaccinium corymbosum*. Se muestra el efecto aditivo de ambos indicadores (**Estadístico S4.1**, grafico realizado mediante la función “vis.gam” del paquete *mgcv*).

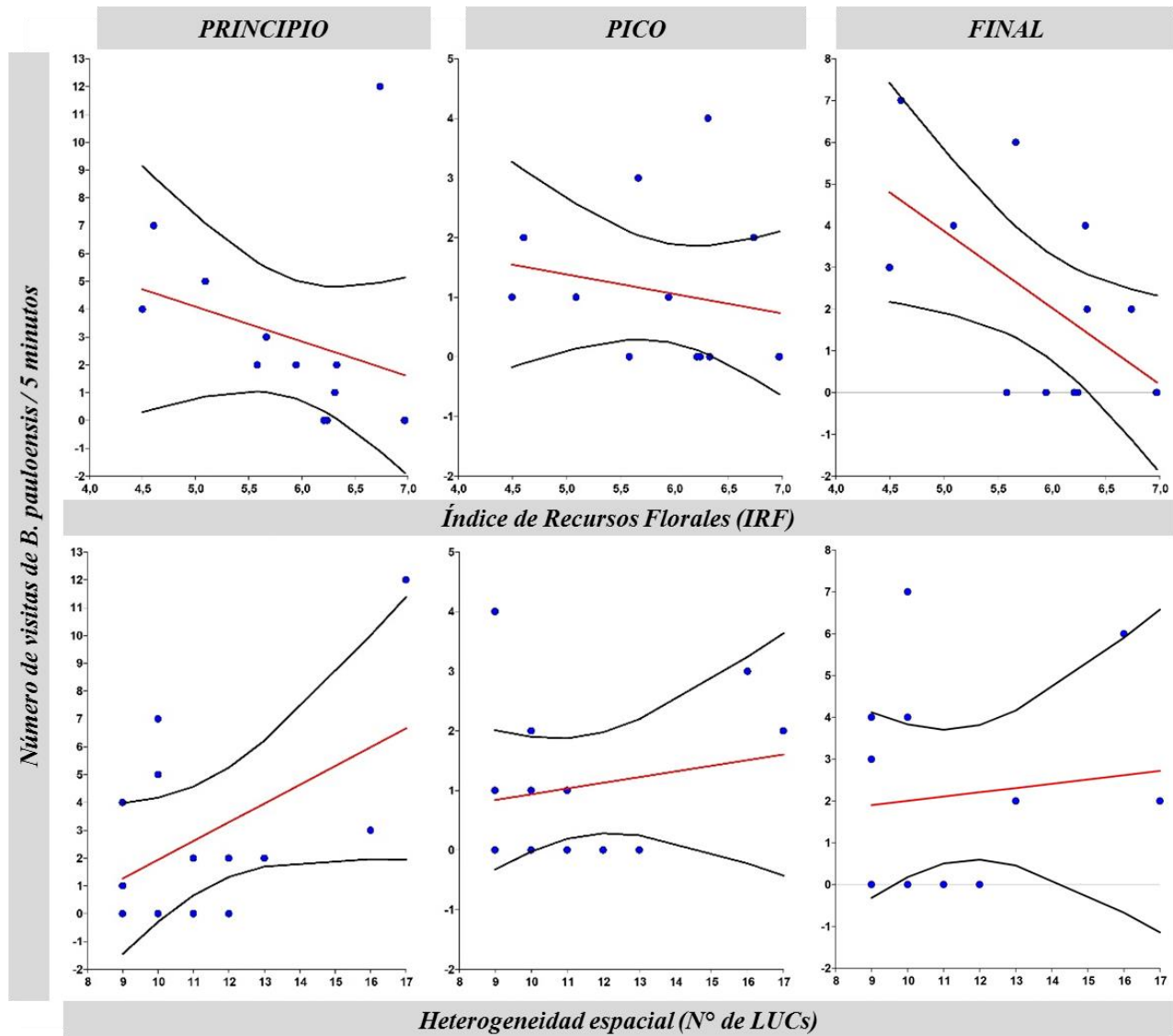


Figura 3.3. Se presenta el efecto del momento de la floración de *Vaccinium corymbosum* sobre el número de visitas de *Bombus pauloensis* en función a las variables número de LUCs y IRF. Los puntos azules corresponden al número de visitas realizadas por *B. pauloensis* sobre los ramilletes florales de arándano en los diferentes sitios. La línea roja indica la curva de tendencia y las líneas negras la zona de confianza entre las variables.

La frecuencia de visita observada en los lotes de arándanos estudiados en función de la proporción de cobertura vegetal en torno a los cultivos (área forestal, semi-natural, con arándano u otros frutales) resultó en doce modelos significativos o con fuerte tendencia (de treinta y dos modelos planteados y sin incluir los modelos nulos) incluyendo a las diferentes variables explicativas (**Tabla 3.2; ver Tabla S3.3 y Estadístico S3.2**).

Tabla 3.2. Detalle de los modelos seleccionados para cada una de las variables respuestas extraídas de los ensambles de visitantes florales en cultivos de arándano, con las coberturas vegetales como factores fijos (solo se incluyen los factores que quedaron seleccionados en el modelo final). Además, se muestra la estructura del error, el estimador, el error estándar (ES), el valor Z y el valor *p*.

Función: VR ~ Factor fijo + (1 LOTE)		Poisson					
Número de visita (VR)	Factor fijo (Ff)	AIC	Estimador	SE	Z	<i>p</i>	
<i>Apis mellifera</i>	~ FO	404.5	-0.010	0.005	-2.192	0.028	
	~ SN	403.3	0.015	0.006	2.60	0.009	
	~ OF	403.2	0.011	0.004	2.629	0.009	
<i>Syrphus ribesii</i>	~ AR	197.5	0.032	0.015	2.109	0.035	
Función: VR ~ Factor fijo + MOMENTO (1 LOTE)		Poisson					
<i>Bombus pauloensis</i>	~ FO	136.3	0.041	0.019	2.143	0.032	
	~ SN	134.7	-0.067	0.029	-2.292	0.022	
	~ OF	135.8	-0.055	0.027	-2.033	0.042	

Referencia: FO: Plantaciones Forestales; SN: Áreas Semi-naturales; AR: Cultivo de Arándano; OF: Otros Frutales (mayoritariamente *Citrus spp.*)

Variables aleatorias

LOTE: Variable categórica (n = 13 lotes) que representa la variabilidad de la heterogeneidad espaciales.

MOMENTO: Variable categórica (Principio, Semana 1 y 2; Pico, Semana 3 y Final, Semana 4 y 5, de la floración) que representa la variabilidad temporal de las visitas.



La heterogeneidad composicional con respecto al porcentaje de coberturas vegetales (FO, SN, AR y OF) en torno a los lotes de arándano mostró un efecto significativo sobre la frecuencia de visita total y de la familia Apidae (**Tabla S3.3**). A medida que aumenta la cobertura con plantaciones forestales y cultivos de arándano disminuye la frecuencia de visitas totales y de la familia Apidae, mientras que cuando aumenta el área de cobertura con hábitats semi-naturales y con otros frutales (generalmente *Citrus sp.*) la frecuencia de visita incrementa. En el caso de la familia Syrphidae no se observó un efecto significativo de las coberturas vegetales (plantaciones forestales, semi-naturales, cultivos de arándano y otros frutales) sobre las visitas cuantificadas.

El análisis a nivel específico arrojó la información más enriquecedora en relación de cómo diferentes especies son afectadas de manera opuesta por las mismas coberturas vegetales. *Apis mellifera* es la especie que domina las interacciones con la mayor representación dentro del total de las visitas, siendo la que se encuentra modelando las tendencias generales. En este caso, su frecuencia de visita fue positivamente influenciada por hábitats con mayor diversidad de recursos florales (coberturas vegetales semi-naturales y con otros frutales), y negativamente por el incremento en la superficie cubierta con plantaciones forestales. Contrariamente a lo que se esperaba, *Bombus pauloensis* presentó un comportamiento opuesto a *Apis mellifera*. La frecuencia de visitas, en este caso, incremento junto con la proporción de cobertura forestal y disminuyó al aumentar la cobertura semi-natural y con otros frutales (**Tabla 3.2**). Con respecto a la frecuencia de visita de *Syrphus ribesii*, un aumento de la cobertura de cultivos de arándano incremento significativamente su frecuencia de visita por unidad floral, siendo la única especie que mostró una influencia significativa frente a este tipo de cobertura vegetal (**Tabla 3.2**).

3.3.2- Formación y calidad de los frutos de arándano en relación a las interacciones planta - polinizador

La influencia de la frecuencia de visita de los polinizadores sobre la formación y calidad de los frutos se analizó considerando todas las especies juntas, a nivel de familia y a nivel específico, solo encontrando relaciones significativas a escala de especie. No se encontraron efectos significativos entre la abundancia de visitas y la riqueza de visitantes florales que componen los ensambles en función de la formación de frutos/rama. Además, ninguno de los indicadores seleccionados (considerando todas las



especies, a nivel de familias o especies particulares) tuvo efectos significativos sobre la calidad de los frutos cosechados, por lo que no se reportan estos resultados.

Se halló un efecto positivo de las visitas realizadas por *Apis mellifera* y *Syrphus ribesii* en la proporción de frutos formados y, contrariamente a lo pensado, se observaron tendencias de un efecto negativo de las visitas por *Bombus pauloensis* en la formación de frutos de arándano (**Tabla 3.3; Figura 3.4; Estadístico S3.3**).

Tabla 3.3. Presentación de los modelos que mejor explican la formación de fruta en plantas de arándano.

Función:	Fruit-set ~ Factor fijo + (1 LOTE/PLANTA)			Binomial			
Frecuencia de visita (Ff)	AIC	Proporción del total de visitas ^a	Frecuencia de visita promedio ^b	Estimador	EE	Z	p
~ <i>Apis mellifera</i>	579.7	70.62	0.176 (±0.104)	0.487	0.189	2.58	0.010
~ <i>Bombus pauloensis</i>	578.8	4.21	0.048 (±0.050)	-0.799	0.291	-2.74	0.006
~ <i>Syrphus ribesii</i>	578.8	7.60	0.057 (±0.046)	0.754	0.286	2.635	0.008

^a La proporción de visitas está calculada en base a las 1495 visitas totales observadas en los censos realizados en todos los lotes de arándano (n=13).

^b La proporción media (± SD) / 5 min. de visitas se calculó en un total de 32 h de observación, a partir de los censos realizados sobre 8280 unidades florales.



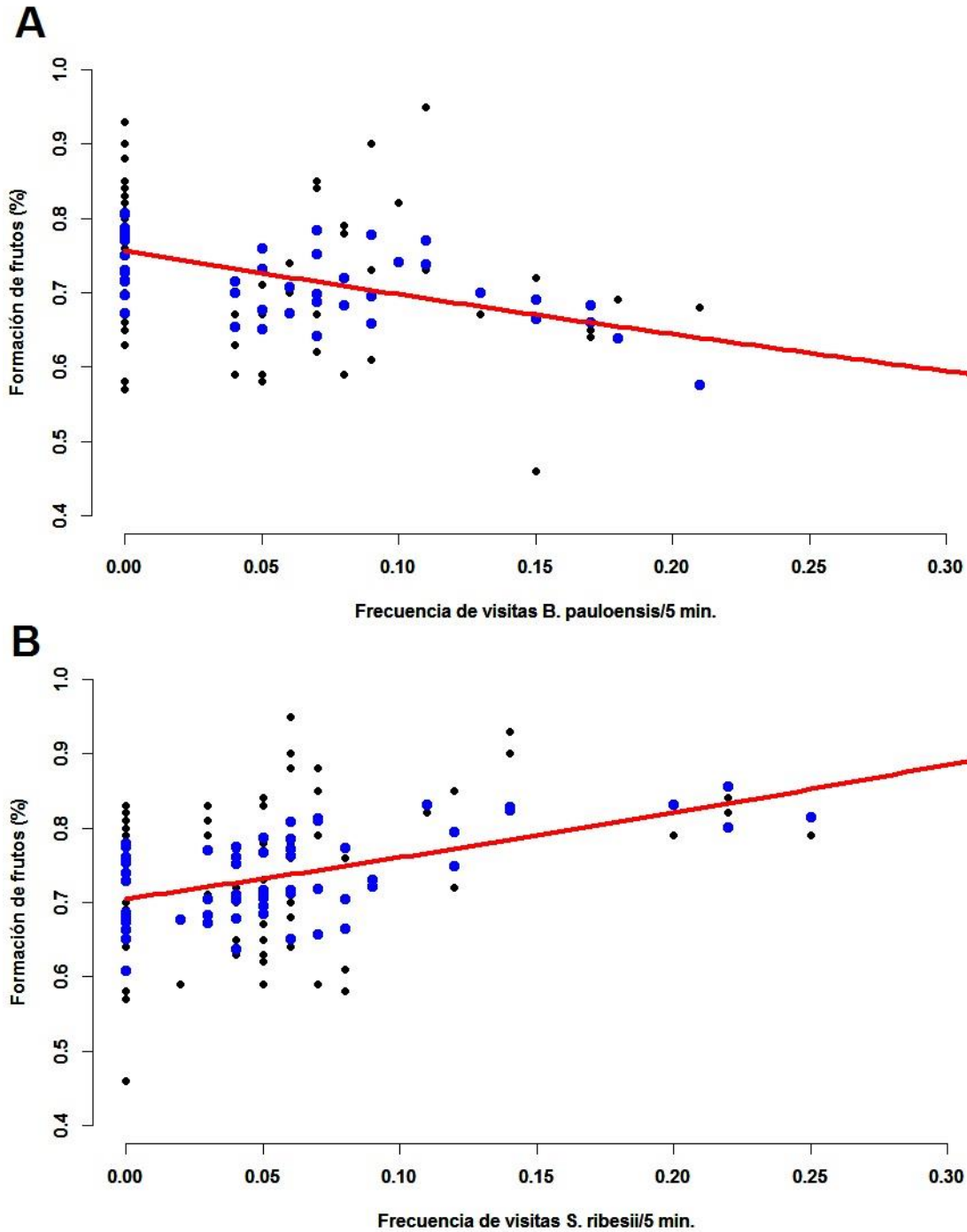


Figura 3.4. Formación de frutos en función a la frecuencia de visita de (A) *Bombus pauloensis* y (B) *Syrphus ribesii*. Los puntos negros corresponden a la totalidad de los datos para denotar la dispersión de los mismos, los puntos azules representan los estimadores calculados para cada polígono, (1|Lote/Planta) y la línea roja a la función del mejor modelo GLMM entre las variables relacionadas (curva estimada a través de la función “predict”).

3.4- DISCUSIÓN

En los cultivos de arándanos inmersos en un paisaje con una multiplicidad de usos (plantaciones de eucaliptos, citrus, áreas de agricultura y ganadería) en el NE de Argentina, se observa una influencia negativa de la creciente cobertura por plantaciones forestales y un efecto positivo de la diversidad de recursos florales, así como por la cobertura de áreas semi-naturales y de otros frutales. En términos generales, la diversidad de recursos florales presentes en el entorno no explicó la riqueza de visitantes florales en el cultivo de arándano, pero la frecuencia de visita mostró patrones significativos y tendencias que fueron resaltadas solo cuando se analizó separadamente a las especies de polinizadores dominantes. La frecuencia de visitas por unidad floral de las tres especies dominantes en el ensamble de visitantes florales se vio afectada por diferentes componentes del paisaje, en cierto caso, presentando relaciones con dirección opuesta en especies emparentadas taxonómicamente. Los hallazgos del presente estudio apoyan la hipótesis general de que la heterogeneidad configuracional del paisaje en torno al agroecosistema de arándano es fundamental para estructurar las comunidades de polinizadores, como ya se ha indicado para otros cultivos en paisajes tropicales (Klein et al., 2003; Jha & Vandermeer, 2010).

La riqueza de visitantes florales no tuvo un efecto significativo sobre la formación y calidad de la fruta, aunque la frecuencia de visitas de las especies dominantes del ensamble sí. La formación de frutos en las plantas de *V. corymbosum* var. Emerald aumentó con una mayor frecuencia de visitas de *Apis mellifera* y de *Syrphus ribesii*, mientras que un incremento en la frecuencia de visitas por unidad floral de *Bombus pauloensis* generó un efecto negativo sobre la producción.

3.4.1- Influencia de la heterogeneidad espacial sobre las interacciones planta – polinizador

La diversidad de recursos florales (IRF) presentes en el paisaje en torno al agroecosistema de arándano tuvo una marcada influencia, en general, sobre la frecuencia de visita realizada por el ensamble completo de polinizadores, en comparación con el efecto observado para la riqueza de categorías de hábitats (LUCs). Las flores claramente juegan un papel importante en la estructuración espacial de nuestra comunidad de polinizadores, pero la heterogeneidad compositiva del paisaje emerge como un modelador de poblaciones específicas. Este resultado se encuentra en consonancia con los pocos estudios que consideran los recursos florales y para la nidificación como componentes del



paisaje que estructuran las comunidades de polinizadores (Potts et al., 2003b; Roulston & Goodell, 2011; Torné-Noguera et al., 2014).

Varios estudios han encontrado una relación positiva entre la riqueza de especies de flores y abejas (Potts et al., 2003; Ebeling et al., 2008; Kwaiser & Hendrix, 2008; Fründ et al., 2010; Grundel et al., 2010; Tangtorwongsakul et al., 2018). A escala local, vemos un beneficio significativo de ciertas floraciones masivas, como en el caso de la colza, para el mantenimiento de los representantes de este grupo (ver el caso de Westphal et al., 2003 para colza oleaginosa). Aun así, muchas de las especies pueden no haberse beneficiado de la floración masiva del cultivo de arándano para sustentar sus poblaciones y una diversa comunidad de polinizadores silvestres en el tiempo, debido a que su floración es invernal y/o tiene un período de floración relativamente corto, si lo comparamos con floraciones silvestres (Corbet, 2000; Mandelik et al., 2012).

Dentro del paisaje del agroecosistema, el aumento del área cubierta con arándano disminuye significativamente la frecuencia de visita en general para la comunidad de visitantes florales, y en especial para un grupo clave como lo son las abejas. El aumento del tamaño de las parcelas cultivadas es una de las prácticas de intensificación agrícola que simplifica la estructura del paisaje (Tschardt et al., 2005; Persson et al., 2010). Las prácticas de manejo dentro de los campos generalmente minimizan la diversidad de los recursos a través de la aplicación de pesticidas y herbicidas. Partiendo de esto, podemos decir que el mantenimiento de la cobertura natural o semi-natural en los predios productivos es una alternativa viable para aumentar las visitas de polinizadores que se encuentran forrajeando a corto alcance del agroecosistema (Andersson et al., 2012). Aun así, este mismo tipo de cobertura vegetal mostro una influencia positiva sobre la frecuencia de visita de *Syrphus ribesii*. Con respecto, esta especie ha sido clasificada como sinantrópica (especie asociada a ecosistemas antropizados) asociada con ambientes manejados con fines productivos (Ej.: tierras con cultivos convencionales y hortícolas), por lo que estos resultados apoyan lo observado para los estudios de Speight (2011) en Europa.

Este estudio encontró un efecto positivo de la cobertura por hábitats semi-naturales en las interacciones, aunque no fue un predictor para todas las especies, siendo estos resultados consistentes con la idea de que áreas remanentes con cobertura semi-natural en paisajes agrícolas contienen fuentes vitales para mejorar la abundancia de polinizadores y los servicios de polinización en este tipo de agroecosistemas (Tschardt et al., 2005; Kremen et al., 2007; Öckinger & Smith, 2007; Ricarte et al., 2011). Además, áreas con cobertura de “otros frutales”, por lo general áreas cubiertas con



plantaciones de *Citrus spp.*, incrementan significativamente las frecuencias de visitas observadas sobre las flores de arándano. Parecería que estos ambientes presentan recursos cultivados y no (flora remanente), además de una distribución y densidad de plantación baja a lo largo del paisaje (Carvalho et al., 2011; 2012) con una alta oferta de recursos para la nidificación de las especies de polinizadores. Es probable que la presencia de estos ambientes aumente la tasa de visita en cultivos cercanos (Molina-Montenegro et al., 2008; Russo et al., 2013), dado que presentan una mayor diversidad en las comunidades florales aumentando la oferta de síndromes florales, una constante disponibilidad de polen y néctar en el tiempo y niveles de pesticidas relativamente más bajos en comparación con otros hábitats, combinación de factores determinantes para que los polinizadores silvestres preferirán a los recursos botánicos encontrados en zonas relegadas de estos predios productivos y áreas semi-naturales adyacentes (Bretagnolle & Gaba, 2015). Por lo tanto, se podría decir que las áreas no gestionadas adyacentes a lotes cultivados aumentan la presencia de polinizadores y el servicio que estos brindan en los cultivos en floración masiva, tendencia descrita en otros agroecosistemas (Lagerlöf et al., 1992; Kells et al., 2001; Kremen et al., 2007; Carvalho et al., 2012; Morandin & Kremen, 2013). Las especies botánicas silvestres a menudo prosperan en sistemas productivos debido al aporte de fertilizantes y una mayor disponibilidad de agua (Marshall & Moonen, 2002; Nicholls & Altieri, 2013). Sin embargo, estas floraciones remanentes pueden no mantener las comunidades de abejas en sistemas con manejo de herbicidas debido a la eliminación sistemática de “malezas” entorno al cultivo, ya que son consideradas especies botánicas que compiten por los recursos que sustenta el crecimiento del mismo (Ej.: agua y nitrógeno) causando pérdidas financieras (Oerke, 2006).

La diversidad de recursos florales presentes en el entorno mostró una influencia negativa con respecto a la frecuencia de visita observada para *B. pauloensis* dentro del cultivo de arándano, aunque la riqueza de hábitats afectó positivamente su grado de interacción. Walther-Hellwig & Frankl (2000) estudiaron los hábitats y distancias de forrajeo para diferentes especies del género *Bombus* entorno a agroecosistemas, enfocándose en su presencia en ambientes de forrajeo temporales y permanentes. Ellos observaron que el área de forrajeo de estas especies se encontraba entorno a sus nidos (500 m) y que no había diferencia en la comunidad de abejorros presentes en ambos tipos de hábitats de forrajeo, aunque los abejorros recapturados (de todas las especies estudiadas) se alimentaron en hábitats de forrajeo permanente, observándolos en varias especies de plantas encontradas en baja densidad. Esto nos da una idea de que, este género, tiene preferencias por recursos florales específicos aun frente a un



cultivo saturado de flores. Se sugiere que diferentes especies de *Bombus* responden a la riqueza y abundancia de especies florales, como a la estructura de la vegetación, dependiendo de sus requisitos específicos de forrajeo y anidación (Carvell et al., 2002) condicionados por la etapa del ciclo de vida donde se encuentran (Goulson, 2010). Estudios previos han sugerido que las especies de *Bombus* recolectan néctar de una variedad más amplia de flores que las utilizadas para la obtención de polen, y que los representantes de lengua larga tienen una amplitud de dieta reducida al momento de recolectar néctar en comparación con especies con lengua corta del mismo género (Goulson & Darvill, 2004). *Bombus pauloensis* fue descrita como una especie de lengua larga (8.4 ± 0.65 mm) (Arbulo et al., 2011) con valores similares a los observados para *B. humilis* (Goulson & Darvill, 2004), lo que sugiere una mayor especialización en su dieta energética (néctar). Igualmente, estos cultivos pueden beneficiar a las abejas sociales presentes en el paisaje al proporcionar recursos nutricionales suficientes en el periodo de comienzo de cría donde es necesario alimentar un gran número de inmaduros (Roubik, 1995; Westphal et al., 2003) y todavía las obreras no se encuentran forrajeando. Frente a estas evidencias, se puede decir que *B. pauloensis* es una especie especialista en relación a los recursos alimenticios que selecciona dentro del paisaje local, por lo que se podría hipotetizar que no responde a la diversidad de recursos florales posiblemente porque dentro de esta “diversidad” las flores que busca o prefiere se encuentran en baja abundancia o no están.

La cobertura por plantaciones forestales sigue la tendencia observada en el capítulo 1, ejerciendo un efecto negativo sobre las comunidades de abejas en el paisaje local y observando esta misma tendencia, a esta escala, para un aumento en la cobertura con cultivos de arándano. Aun así, este mismo tipo de cobertura (plantaciones forestales) ejerce un efecto positivo para la presencia de *B. pauloensis*. En este caso se supone que la existencia de sustratos adecuados para que establezcan sus nidos (sección 4.3.2) y no la diversidad de recursos alimenticios *per se*, es lo que se encuentra propiciando su presencia (Goulson et al., 2010). Aun así, si tenemos en cuenta que usos mixtos del suelo presentan comunidades con mayor diversidad funcional en comparación con las plantaciones forestales extensivas (sección 1.3) se podría decir que la presencia de este uso del suelo en una configuración adecuada, bloques chicos (< 20 ha) y aislados entre sí, estarían beneficiando la interacción de especies con hábitos de vida similares a los de *B. pauloensis* en cultivos asociados, como es el caso de las plantaciones de arándano ubicadas en Entre Ríos.

Es posible que contextos urbanizados ubicados cerca de agroecosistemas puedan sustentar una comunidad de polinizadores mayor que en contextos simplificados y dominados únicamente por la



agricultura, ya que estas zonas podrían actuar como refugios y proporcionar recursos nutricios asociados a áreas verdes como jardines, parques y hábitats semi-naturales, especialmente agua (Goulson et al., 2002; Tommasi et al., 2004; Fetridge et al., 2008; Matteson & Langellotto, 2011; Banaszak-Cibicka & Zmihorski, 2012; Wojcik & McBride, 2012). Sin embargo, la influencia de la cobertura urbana en el presente estudio es prácticamente nula posiblemente debido a que su cobertura es realmente baja (menor a 0.52% de cobertura), aunque estudios más específicos sobre el efecto de la urbanización en la región probablemente aclararían la magnitud del efecto.

3.4.2- Formación y calidad de los frutos de arándano en relación a las interacciones planta - polinizador

La frecuencia de visita de los polinizadores dentro de cultivos de arándano var. Emerald presentó diferentes tendencias sobre la formación de frutos según la escala de análisis de los datos (diversidad de polinizadores, frecuencia de visita total, por familias mayormente representada o por especies dominantes). Desde una mirada general, una mayor riqueza de polinizadores y frecuencia de visita observada para el total del ensamble de polinizadores no afectó significativamente la formación de frutos de este cultivar y en este contexto espacial en particular. Aunque está ampliamente sustentado que una comunidad más diversa aumenta la formación de frutos en los cultivos (Garibaldi et al., 2013), estos resultados no son consistentes con esta premisa. Aun así, se han presentado resultados similares a los obtenidos en esta tesis en estudios realizados sobre frutillas en Kiel, Alemania (Hermann et al., 2018).

El análisis del efecto de la frecuencia de visitas a nivel de las familias taxonómicas mejor representadas, Apidae y Syrphidae, nos mostró una incidencia positiva y significativa del conjunto de sirphidos (representado por 17 especies diferentes) sobre la formación de frutos observada. Resultados similares han sido reportados en un trabajo de síntesis basado en 39 estudios de campo en cinco continentes diferentes (Rader et al., 2016). Los sirphidos, son dípteros cuyas larvas son, en general, predadoras (Nunes-Silva et al., 2010; van Rijn & Wäckers, 2016) y los adultos suelen ser visitantes florales generalistas que se alimentan de polen y néctar, lo que facilita interacciones con una amplia gama de recursos florales. Además, al menos algunas especies de moscas sirphidas, parecen estar menos afectadas por cambios en el uso de la tierra que las abejas, ya que muchas especies de esta



familia pueden usar los recursos de hábitats altamente modificados, incluidos los campos agrícolas (Winfrey et al., 2011; Raymond et al., 2014).

Con respecto, *Syrphus ribesii* surge como un actor importante dentro del ensamble de polinizadores de arándano en Entre Ríos, siendo una especie silvestre que brinda un servicio ecosistémico con efectos positivos (mayor formación de frutos). A partir de estos resultados, *S. ribesii* emerge como un aliado abundante naturalmente, en ciertos contextos, dentro de este agroecosistema. Inouye et al. (2015) ha desarrollado en su revisión la relación ecológica de las moscas con las flores, destacando el rol de la familia Syrphidae en las interacciones planta-polinizador. En este trabajo se detallan comportamientos semejantes a abejas para un el género *Eristalis* quien ejerce un efecto positivo tras sus visitas florales, siendo ejemplares similares a *S. ribesii* en tamaño y pilosidad. Ambos sexos de esta familia usan los carbohidratos del néctar para las necesidades energéticas a corto plazo (Hocking, 1953; Downes, 1955; Downes & Smith, 1969; Laubertie et al., 2012), especialmente durante los períodos de mayor actividad como en la dispersión, migración, el apareamiento y la oviposición (Kevan, 1973; Haslett, 1989, Service, 1997; Branquart & Hemptinne, 2000; Willmer, 2011). Algunos representantes de tamaño mediano (como es el caso de *Syrphus*) pueden forrajear temprano en el día, posiblemente mediante termorregulación endotérmica (Heinrich & Pantle, 1975). Incluso dentro de la familia Syrphidae puede haber diferencias significativas en las respuestas a la temperatura y la luz, lo que puede resultar en una partición espacial con respecto a sus interacciones (Birtele & Hardersen, 2012).

Ssymank (2008) sugiere que la constancia floral en la familia Syrphidae es bastante alta debido a una combinación de preferencias en relación al tipo de flor sumado a la fenología floral local. Shaw & Taylor (1986) compararon las cargas de polen en cuatro abejorros y ocho especies de la familia Syrphidae, encontrando que las corbículas de los abejorros, grupo que presenta una alta constancia de visita en las especies florales, contenían polen corporal con un promedio de 3.3 especies de plantas en comparación con las 4.3 especies botánicas presentes en los cuerpos de las moscas sirphidas y con una representación promedio de la especie botánica más abundante del 65.25 (± 13.96) y 56.25 (± 19.17) % respectivamente. Goulson & Wright (1998) encontraron que dos especies de Syrphidae exhibían una marcada constancia floral cuando se alimentaban en una comunidad de plantas mixtas. Visto que representantes de esta familia realizan una colección concomitante de polen y néctar, presentan una morfología y comportamiento de alimentación convergentes con las abejas (Holloway, 1976; Levesque & Burger, 1982; Srinivasan & Guy, 1990), además de encontrar que ciertas especies



recuerdan su posición en el espacio y usan esta capacidad para guiarse a sitios de forrajeo (**Collett & Land, 1975**); podemos decir que los representantes de la familia Syrphidae a la hora de realizar un servicio de polinización dentro de los cultivos pueden surgir como polinizadores eficientes (**Holloway, 1976; Levesque & Burger, 1982; Srinivasan & Guy, 1990; Rader et al., 2016**). Sin embargo, no se han reportado casos en la bibliografía en el cual se demuestre una interacción directa de una especie de Syrphidae en la productividad de cultivos intensivos, aunque si se resalta que existe una alta diversidad de polinizadores que podrían ser eficientes polinizadores de cultivos (**Rader et al., 2016**). Esta información surge como una evidencia contundente de que interacciones menos frecuentes pueden estar aportando servicios significativos en cultivos de interés económico, y a su vez como un interrogante, en qué punto la simplificación del paisaje de nuestro Espinal disminuye la resiliencia del sistema mediante la disminución de la diversidad de polinizadores secundarios en los ensambles de visitantes florales (**Oliver et al., 2015**).

La influencia positiva de *A. mellifera* en cultivos de importancia comercial ha sido ampliamente reportada (**Lang et al., 1991; Chiari et al., 2005; Kremen et al., 2007**), por lo tanto, nuestros resultados refuerzan este conocimiento. Dentro de este agroecosistema se realiza sistemáticamente el servicio de polinización mediante la incorporación de colmenas productivas de *A. mellifera*, no resultando extraño que dicha especie esté mayormente representada dentro del ensamble de polinizadores y tenga un efecto directo sobre la fructificación del cultivo. Un resultado interesante fue el efecto negativo sobre la formación de frutos de arándano observado para las visitas de *Bombus pauloensis*. Este género ha sido citado en numerosas oportunidades como un excelente polinizador del género *Vaccinium* (**Stubbs & Drummond, 1999; Desjardins & Oliveira, 2006; Stephen et al., 2008; Issacs & Kirk, 2010; Campbell et al., 2017**), encontrándose en la actualidad empresas que producen colonias comerciales de abejorros para brindar servicios de polinización profesionales (Ej.: “Brometan” en Argentina comercializando *B. pauloensis*; “Biobest” en Bélgica, “Agrobio” y “Syngenta Bioline” de España con *B. terrestris* y la firma holandesa “Koppert” exporta colmenas de *B. terrestris* a toda Europa y *B. impatiens* a América del norte) (**Drummond, 2012**). Aun así, la información presentada (en conjunto con los resultados del Capítulo 2, sección 2.3.2) nos da la idea de que esta especie tiene efectos positivos hasta una capacidad de carga óptima en el ambiente. Basado en los resultados de los estudios presentados, una vez que esta especie supera las 13 visitas diarias por unidad floral (~ 0.11 visitas / 5 min) la formación de frutos empieza a decaer.



Este tipo de comportamiento de la fructificación en función de la cantidad y calidad de visitas ha sido poco estudiado en cultivos. En pomelo se observa que al aumentar las visitas más allá de un umbral puede llevar a mantener o incluso a disminuir la probabilidad de formación de frutos (**Chacoff et al., 2008**). Pero en frambuesa, **Sáez et al. (2014)** muestran que en campos con una alta frecuencia de visita generada por abejas ($300 \text{ visitas flor}^{-1} \text{ día}^{-1}$ por *Apis mellifera* y *Bombus pauloensis*), ~ 80% de los estilos de las flores se encontraban dañados generando frutas con un ~ 30% menos de drupeletes en comparación con las unidades florales en campos con baja tasa de visita ($4 \text{ visitas flor}^{-1} \text{ día}^{-1}$). Una explicación al patrón observado (un efecto negativo en la producción por exceso de la frecuencia de visitas) puede estar dada desde su conducta de robo en pimpollos cerrados en momentos donde escasea los recursos alimenticios (**Malooof & Inouye, 2000; Richardson, 2004; Zhu et al., 2010**). Dicho daño sobre los pimpollos cerrados podría estar afectando al desarrollo futuro de las flores y consiguiente formación del fruto (**Malooof, 2001**). Este comportamiento, sumado a una floración en época invernal con escasos recursos alimenticios de respaldo, podría llegar a traducirse en un detrimento en la formación de frutos en plantas de arándano. Otra causa que podría estar produciendo este patrón es la sobre-polinización de las flores, pasando a generar un dis-servicio sobre el cultivo (**Chacoff et al., 2008; Morris et al., 2010; Morales et al., 2017; Gutierrez-Arellano & Mulligan, 2018**). Un caso muy bien documentado de un dis-servicio realizado por una especie de abejorro en nuestro país, es el de *Bombus terrestris* (especie invasora) en cultivos de frambuesa (*Rubus idaeus*: Rosaceae) ubicados en la provincia de Rio Negro documentado por **Sáez et al. (2014)**, resultados discutidos anteriormente. Visto que las interacciones de *B. pauloensis* tienen un alto impacto sobre la producción (sección 2.3.2) y un comportamiento denso dependiente, se recomienda antes de realizar una conclusión definitiva evaluar la densidad óptima de visitas por unidad floral para el cultivo de arándano var. Emerald.

3.4.3- Conclusiones

Este estudio demuestra que las comunidades de polinizadores pueden tener patrones de respuesta claros frente a cambios en la heterogeneidad espacial a una escala relativamente pequeña (300 ha) en áreas con una amplia diversidad de coberturas vegetales contiguas. Es importante destacar que la heterogeneidad composicional del paisaje observada no es irregular, sino que sigue un patrón geográfico dado que todos los lotes estudiados se encuentran dentro del uso mixto del suelo, y solo se explica en parte por la disponibilidad de flores. Este resultado es notable, ya que los insectos generalmente son organismos altamente móviles (tanto en términos de alimentación como de



dispersión) y, por lo tanto, uno podría esperar interacciones más homogéneas. Debido a que diferentes especies tienen preferencias diferenciales en lo que respecta a los recursos florales y difieren en sus capacidades de polinización, estos resultados tienen un alcance importante para entender la dinámica de polinización local.

A pesar de la intensificación del uso de la tierra, los hallazgos del presente estudio sugieren que al menos algunas comunidades de polinizadores silvestres pueden persistir en paisajes antropogénicos altamente modificados, como fue señalado en otros ecosistemas (**Hagen & Kraemer, 2010; Basu et al., 2016**). La heterogeneidad del paisaje a escala local (agroecosistema) no afectó sistemáticamente la riqueza del ensamble de polinizadores, condiciéndose con lo observado en trabajos anteriores (**Williams & Winfree, 2013**), aunque la disminución de la cobertura vegetal semi-natural, a esta escala, pareciera tener un claro impacto en el forrajeo de las abejas. La disponibilidad de recursos en torno a los lotes fue un determinante importante para propiciar las interacciones de los polinizadores, al menos para algunas especies. El aumento en la proporción de cobertura del cultivo focal (arándano) dentro del paisaje pareció afectar negativamente a las interacciones planta-polinizador en el total del ensamble de polinizadores y en el grupo dominante (Apidos), patrón observado en otros estudios (**Westphal et al., 2003; Holzschuh et al., 2013**), aunque *S. ribesii* se benefició con este mismo componente del paisaje (**Ellis et al., 2016**). La diversidad de flores establecidas naturalmente en predios productivos emerge como alimento alternativo importante para las comunidades de polinizadores que se encuentran en nuestra área de estudio (**Potts et al., 2003b; Holzschuh et al., 2007; Carvalheiro et al., 2011; Jha & Kremen, 2013; Tangtorwongsakul et al., 2018**).

Frente a estos resultados, se podría aseverar que el impacto de la remoción de la vegetación espontánea con herbicidas, al menos para las comunidades de polinizadores, tendría un impacto negativo a través de la reducción instantánea de los recursos alimenticios esenciales para la culminación de su ciclo de vida. Por lo tanto, dependiendo de la gestión de los predios productivos, las comunidades de polinizadores podrían persistir en hábitats ricos en especies florales dentro del entorno a los cultivos, lo que puede mitigar en cierta medida el impacto generado por monocultivos (**Deguines et al., 2014**). De esta forma, mediante la restauración de parches ricos en recursos tanto nutricionales como para su anidación, se podría promover la presencia de insectos polinizadores a escala local dentro de paisajes agrícolas intensivos como los examinados en el presente estudio (**Potts et al., 2009; Kremen & Gonigle, 2015; Ekroos et al., 2016**).



Además, estos resultados presentan un enfoque innovador al relacionar factores ecológicos que se relacionan con la frecuencia de interacción a escala local y su efecto ejercido en la formación, morfología y calidad interna de la fruta producida (**Gill et al., 2016; Winfree et al., 2018; Kremen, 2018; Kleijn et al., 2018; Martin et al., 2019**). Esta información es de relevancia tanto para el manejo productivo de cultivos de *V. corymbosum* y como herramienta en la gestión de agroecosistemas productivos que prioricen la conservación de la biodiversidad como un bien *per se* dado el valor intrínseco de las especies de polinizadores que brindan este servicio ecosistémico.

Con frecuencia, las colonias de abejas se administran para suministrar servicios de polinización de cultivos, pero confiar solo en las abejas manejadas para la polinización es cada vez más arriesgado. Con el paso de los años los apicultores experimentan tasas cada vez mayores de pérdidas de colmenas debido a los efectos combinados de pesticidas, enfermedades y cambios en el hábitat y el clima (**Requier et al., 2018**). Las especies de abejas nativas pueden sustituir a la abeja melífera y, a menudo, brindan servicios superiores (**Garibaldi et al., 2013**). Existe un alto dominio funcional en los agroecosistema, por solo unas pocas especies que suministran una gran proporción de la polinización general (**Winfree et al., 2015**). De manera crítica, en los sitios donde los polinizadores dominantes y generalizados son escasos en abundancia, es posible que se necesiten casi todas o incluso todas las especies de polinizadores presentes en el agroecosistema. En tales casos, las especies relativamente raras aportan contribuciones esenciales a la función de polinización en paisajes con cultivos productivos (Ej. *Syrphus ribesii*) dado que la rotación de especies entre hábitats, complementación estacional de polinizadores (ver **Ellis et al., 2016**), es la razón por la cual es necesario el mantenimiento de la mayor diversidad de especies de visitantes florales para proporcionar una polinización adecuada a escala local. Con respecto, los resultados de esta tesis muestran que en este tipo de agroecosistema la frecuencia de visita de *A. mellifera* se relaciona con la producción de arándano, por lo que es importante la administración de esta especie para un servicio de polinización, pero hay que tener en cuenta que la persistencia de esta especie se relaciona con la diversidad de recursos florales presente en el paisaje local en torno a los lotes. Por esto, promover a las abejas con tal fin mediante un manejo y mantenimiento de hábitats diversos (manejo del paisaje) resulta un emergente de esta tesis. También se observa que el segundo polinizador más abundante es un díptero de la familia Syrphidae, *Syrphus ribesii*, el cual percibe el paisaje de forma diferente que *A. mellifera*. En este caso, se relaciona directamente con la cantidad de flores de arándano, aunque quizás es necesario estudiar en mayor profundidad cuales son los procesos que regulan la abundancia de sus poblaciones. Finalmente, *B.*



pauloensis especie nativa del genero reconocido como el más eficiente (ver discusión del capítulo 2) para realizar la polinización de las especies de *Vaccinium*, podría estar condicionado por la presencia de sitios para anidar y no en función de la diversidad de recursos florales presentes a escala local.

Este estudio apoya firmemente la importancia de mantener comunidades diversas como un factor esencial de la sustentabilidad funcional de los ecosistemas y de forma sostenible en el tiempo (**Garibaldi & Perez-Mendez, 2019**), aunque el mantenimiento de esta biodiversidad en los agroecosistemas, tanto para proveer servicios de polinización como para otras funciones y servicios ecosistémicos, probablemente requiera cambios sustanciales en la gestión tanto del paisaje como del modelo productivo dominante.

- CAPITULO 4 -

Dinámica espacio-temporal de *Bombus pauloensis* entorno a los recursos del agroecosistema

4.1- INTRODUCCION

Muchos estudios han indicado que los ambientes agrícolas tienen la capacidad de mantener comunidades de abejas relativamente diversas siempre y cuando haya suficiente superficie de hábitat natural asociado (**Winfrey et al., 2009; Forrest et al., 20015; Miljanic et al., 2018**). Patrones importantes han surgido de estudios que perciben a la vegetación natural remanente como islas dentro de una matriz modificada (**Bommarco et al., 2010**), en donde queda claro que la mayoría de las especies se mueven entre y dentro de estos componentes del paisaje explotando diferentes tipos de parches, incluidos los cultivos agrícolas (**Westphal et al., 2003**). Sin embargo, estudiar directamente la dinámica de movimiento espacio-temporal de los insectos dentro del paisaje es un desafío logístico (**Cunningham et al., 2013**). Aun así, comprender el movimiento de estos organismos dentro de los ecosistemas es crítico para elegir la escala espacial apropiada para estimar patrones ecológicos, el comportamiento o la conservación de diferentes especies (**Nathan et al., 2008; Allen & Singh, 2016**). Sin embargo, nuestra capacidad para estudiar patrones y estimar la escala del movimiento a menudo está limitada por restricciones metodológicas que los hacen difíciles de rastrear y dan como resultado inferencias basadas en datos de baja resolución (**Wikelski et al., 2007; Holyoak et al., 2008; Tomkiewicz et al., 2010**). Para insectos pequeños y de rápido movimiento, como los son las abejas, el movimiento es especialmente difícil de cuantificar, para los que muchos de los métodos utilizados en organismos grandes no son factibles. Sin embargo, las recientes mejoras en la tecnología de seguimiento por radio (**Kissling et al., 2014; Mola & Williams, 2019**) nos permiten cuantificar el movimiento de los insectos con una mayor resolución, información que tiene importantes implicancias en desafíos de conservación e intensificación ecosistémica (**Gaba et al., 2014; Allen & Singh, 2016**).

Las abejas son uno de los grupos de insectos polinizadores más importantes dentro de los ecosistemas, pero tanto las poblaciones de abejas silvestres como las domésticas están declinando

(Kremen et al., 2002; Ricketts et al., 2008; Brown & Paxton, 2009; Garibaldi et al., 2013; Cariveau & Winfree, 2015), disminuyendo el servicio de polinización potencial que nos ofrecen (Martins et al., 2015; Potts et al., 2016b; Traveset et al., 2018). La intensificación del uso del suelo y la fragmentación de los ecosistemas contribuyen como una de las principales presiones en el declive de las poblaciones de abejas (Brosi et al., 2008b; Mogren et al., 2016). Comprender cómo las abejas utilizan los recursos dentro de contextos contrastantes insertos en el paisaje es esencial para desarrollar planes de manejo agrícola significativos que sostengan las poblaciones de abejas y maximicen el servicio de polinización que les podrían proporcionar a los agricultores (Kennedy et al., 2013; Gill et al., 2016; Campbell et al., 2018).

Dentro de los paisajes agrícolas, los abejorros del género *Bombus* son uno de los grupos más importantes de polinizadores (Corbet et al., 1991). Aun contando con este conocimiento, entre los insectos polinizadores, los abejorros han experimentado una de las reducciones poblacionales más pronunciadas (aproximadamente en el 50% de sus especies) y las mayores contracciones de rango (Carvell et al., 2006; Cameron et al., 2011; Figueroa & Bergey, 2015; Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019). *Bombus spp.* tienen una gran capacidad de forrajeo, con la fuerza para transportar más del 80 % de su peso en polen y mostrando actividad en un mayor rango de temperaturas ambientales que muchas abejas (Abrahamovich & Diaz, 2001; Goulson et al., 2010), presentando la característica polinización por vibración o “Buzz-pollination”, que mediante la vibración de su cuerpo a baja frecuencia hace que ciertas familias botánicas liberen una gran cantidad de polen que de otra forma no les sería posible (De Luca & Vallejo-Marín, 2013). Todas estas características los hacen polinizadores eficientes para una variedad de cultivos, dentro de los que se encuentran citados al género *Vaccinium* (Willmer et al., 1994; Desjardins & De Olivera, 2006; Rao et al., 2008; Stephen et al., 2008; Tuell et al., 2008). Los abejorros tienen hábitos eusociales (Goulson, 2010) con colonias subterráneas que pueden alcanzar hasta 400 individuos con varias reinas (Free & Butler, 1959). El género *Bombus* tienen un solo ciclo de vida anual en donde la reina emerge del invierno ya fecundada y selecciona un sitio para fundar su colonia. Una vez establecida, realiza la primera postura de huevos y es ella la que se encarga de buscar un alimento rico en proteínas para criar a las primeras obreras, al mismo tiempo que se abastece de un alimento energético para poder realizar esta tarea (Goulson, 2010). Posteriormente, luego de ~ 36 días en el caso de *Bombus pauloensis* (Salvarrey et al., 2013), nacen los primeros individuos de la nueva colonia y serán estas obreras las que se responsabilicen de la tarea de recolección diaria de alimento y cría ya que, a diferencia de las abejas melíferas, no almacenan

grandes cantidades de miel o polen en sus nidos (**Heinrich, 2004**). Por este motivo, la supervivencia de la colonia depende de: la selección de un sitio adecuado para establecer su nido (sustrato blando, cubierto y sin intervención antrópica) y la disponibilidad de alimentos adecuados dentro del área de forrajeo del nido, ya que sus requerimientos nutricionales se modifican a lo largo de su ciclo de vida (**Goulson, 2010; Vaudo et al., 2015**). Los cambios ocurridos a escala de paisaje o de hábitat pueden afectar el éxito y la posibilidad de supervivencia de una colonia (**Herascu, 2017**).

Las fuerzas que modelan la elección de parches individuales o especies florales particulares por parte de los abejorros han sido bien estudiadas (**Makino & Saki, 2007; Raine & Chittka, 2007; Saleh & Chittka, 2007; Lihoreau et al., 2011; Orban & Plowright, 2014; Lihoreau et al., 2016**). Trabajos anteriores han demostrado que *Bombus spp.* utiliza señales visuales, olfativas y sociales, así como la calidad de los recursos florales presentes en el entorno para seleccionar los recursos adecuados para sus necesidades vitales (**Herascu, 2017**). La calidad y cantidad de los recursos florales brindada por el paisaje está sujeta a cambios temporales y espaciales, condicionando su uso como alimento para las abejas. (**Goulson, 2010**). Históricamente, ha sido difícil rastrear el movimiento individual de las abejas ya que el tamaño de los individuos a estudiar limita la utilización de tecnologías de precisión (**Greenleaf et al., 2007**). Hoy en día, nuevas tecnologías han permitido a los biólogos usar la radio telemetría en abejas facilitando estudios que hubieran sido impensados en la década anterior (**Wikelski et al., 2010; Hagen et al., 2011**) dándonos la posibilidad de responder preguntas de mayor complejidad sobre la dinámica de movimiento y aprovisionamiento de recursos por parte de las abejas (**Kissling et al., 2012**). En este contexto, se pretende estudiar en campos de arándanos de Entre Ríos, Argentina, la selección del hábitat de *B. pauloensis* mediante radio telemetría, profundizando la comprensión de la selección de hábitat de esta especie a una escala espacio-temporal (**Carvell et al., 2015**), proporcionando nuevos conocimientos sobre su comportamiento y el uso de los recursos del paisaje necesarios para su ciclo de vida. Siendo este es el primer estudio dentro de la bibliografía que vincula la selección de hábitats a escala espacial por parte de las abejas con el aprovechamiento de los recursos florales en un agroecosistema con manejo convencional.

4.1.1- Objetivo específico, hipótesis y predicciones

Objetivo Especifico 4:

Evaluar los patrones de movimiento en reinas de *Bombus pauloensis*, a través de un seguimiento con telemetría, para estimar cómo se comportan en un contexto agroecosistémico (Cultivo convencional de arándano).

Hipótesis:

Los hábitos de forrajeo de las reinas de *Bombus pauloensis* dependen de la configuración del paisaje y de la condición de haber o no establecido nido.

Predicciones:

P1- Las reinas de *B. pauloensis* cambian su patrón de uso de los componentes del agroecosistema dependiendo de los recursos necesarios para sus diferentes etapas del ciclo de vida (recursos florales y de nidificación) modificando la composición de sus áreas de movimiento (MCP) en torno a la disponibilidad de recursos florales. Dado sus requerimientos nutricionales, se espera que las reinas de *B. pauloensis* previo a establecer sus nidos se encuentren en hábitats con abundantes recursos energéticos (néctar) para sostener vuelos de reconocimiento y posteriormente a su anidación, se encuentren en hábitats que les brinden recursos proteicos (polen) para abastecer a la primera postura.

P2- Las reinas de *B. pauloensis* basan su patrón de movimiento (distancia de vuelo, superficie y forma) en función de los sitios para nidificar. Se espera que previo a establecer sus nidos las reinas de *B. pauloensis* presenten áreas de movimiento mayores, vuelos más largos y de forma circular en comparación con los realizados posteriormente a su anidación.

4.2- METODOLOGIA

4.2.1- Zona de estudio

El estudio se llevó a cabo en cultivos comerciales de arándanos a gran escala encontrados en estación Yuquerí, provincia de Entre Ríos, Argentina (31°22'22.4538 "S / 58°07'23.7864" W), cuyo predio se encontraba lindante al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Estación Experimental Agropecuaria Concordia. El agroecosistema se caracteriza por la presencia de campos de arándanos y cítricos, junto a plantaciones de *Eucalyptus spp.* Este sistema agroforestal es común y se está expandiendo en esta región del norte de Argentina. El estudio fue realizado dentro de la ventana temporal comprendida entre la última semana de julio hasta el veintidós de septiembre de 2015, etapa en donde las plantas de arándanos (*Vaccinium corymbosum* var. Emerald) completan su floración.

4.2.2- Técnica de captura y seguimiento mediante radio telemetría

Oportunamente se capturaron 24 reinas de *Bombus pauloensis* que se encontraban visitando plantas de arándanos en floración a principio de agosto y la segunda quincena de septiembre. Del total de reinas capturadas y marcadas solo 17 cumplían con las especificaciones metodológicas (ver sección 4.2.3), con las que se realizaron los análisis correspondientes: 7 marcadas antes del periodo de anidación y 10 después. En total, se registraron 473 puntos de ubicación, de los cuales 166 se obtuvieron antes de establecer el nido y 307 después.

Para fijar el micro transmisor sobre los individuos estudiados, se inmovilizaron suavemente los abejorros en una estructura de embolo, para fijar el transmisor (ATS Serie A2412) en la parte superior de su abdomen (**Imagen 4.1.A; Figura S4.1**). Los abejorros se introdujeron en un pequeño tubo de plástico transparente con una gasa en su extremo, donde se presionaron suavemente con un embolo que tenía algodón en su extremo para que se mantuvieran inmóviles. Luego, se cortó a través de la gasa para exponer su abdomen y se pegó el transmisor de 0.2 g a la parte superior del abdomen. Se utilizó con tal fin una combinación de fijador de pestañas (Striplash Adhesive DUO - 240592) y cianoacrilato ("La gotita") para darle flexibilidad para el movimiento, pero a su vez una buena fijación. Una vez que el pegamento se secó y confirmamos que el transmisor estaba activo (aproximadamente 10-15 minutos por abeja), liberamos la abeja en el punto de captura. Todas las abejas marcadas despegaron luego de unos minutos de ser liberadas. Posteriormente se observó a los individuos volando a través del

agroecosistema y buscando activamente néctar y polen en las flores de arándano, no pudiendo detectar visualmente una diferencia entre el vuelo de las abejas marcadas y el vuelo natural, aunque no fue posible cuantificar cómo el peso del transmisor afectó el rendimiento del vuelo. Sin embargo, se sabe que los abejorros son fuertes voladores (Goulson et al., 2002; Wikelski et al., 2010; Hagen et al., 2011) capaces de transportar grandes cantidades de polen, por lo que, aparentemente podrían transportar un radio transmisor de 0.2 mg con poca dificultad (ver **Videos S1-3**).

Antes de comenzar el estudio, se probó el alcance efectivo de los transmisores colocando una unidad activa en una flor de arándano y escuchando la fuerza de la señal. Se llegó a la conclusión de que podríamos reubicar el transmisor en un radio de hasta 200 metros.

El transmisor emite pulsos de radio de baja frecuencia que permiten el seguimiento en tiempo real por parte de los operadores, utilizando receptores ATS y antenas direccionales yagi (2.5 kHz, Advanced Telemetry Systems, Inc. R410, Manual del usuario de referencia - R06-11) (**Imagen 4.1.B**). El seguimiento de los abejorros a través del agroecosistema se realizó diariamente (entre las 8 am y las 6 pm) durante periodos que fueron de 1 a 9 días según la frecuencia de ubicación de los individuos o su desaparición (**Tabla S4.1**). A medida que se reubicaban los abejorros, se registró su ubicación GPS y, hasta el momento de perder su señal, se lo siguió activamente el mayor tiempo posible. Al momento de perder la señal, se realizó un recorrido con los receptores en función “Scanner” hasta la ubicación de alguno de los individuos marcados, repitiendo los pasos determinados para la toma de datos de ubicación (**Imagen 4.1.C**).

Este procedimiento se llevó a cabo en dos períodos de tiempo que corresponden a diferentes momentos del ciclo de vida de las abejas (definidos en base a la bibliografía consultada) (**Figura S4.2**):

- **Etapa previa al establecimiento de su nido (MOMENTO 1)**. Se encuentra comprendido inmediatamente desde la emergencia de la hibernación, en donde las reinas buscan un sitio adecuado para fundar una colonia;
- **Etapa posterior al establecimiento del nido (MOMENTO 2)**. Las reinas ya han fundado su nido y se encuentran criando a la primera cohorte de obreras.

El período de previo a la nidificación coincidió con el inicio de la floración del cultivo de arándanos (28 de julio a 7 de agosto). El período de post-nidificación ocurrió durante el final de la

floración del arándano y el comienzo de la floración de la mayoría de las plantas nativas (del 31 de agosto al 22 de septiembre).

En ambos períodos del ciclo de vida de las abejas, solo se incluyeron en el análisis los individuos con al menos 5 ubicaciones GPS registradas. A través del software QGIS (versión Essen 2.14.3, disponible en <https://www.qgis.org/es/site/>), con proyección WGS / Pseudo Mercator (EPSG: 3857), se estimó el área mínima de movimiento para cada individuo. De los abejorros observados en la etapa previa a la nidificación, se contabilizaron 24 (± 11) localizaciones promedio por reina, en contraste con aquellas al final de la floración que acumularon 31 (± 20) locaciones por reina.



Imagen 4.1. A) Inmovilización del individuo a seguir en un tubo de goma suave con un émbolo de espuma; El transmisor se adjuntó con pegamento de acción rápida. B) Reina de *B. pauloensis* con transmisor forrajeando en flores de arándanos. C) Método de censo y seguimiento mediante operadores con receptor y antena. *Créditos de las fotos: P. Cavgliasso.*

4.2.3- Métricas de movimiento

Para estimar el área de forrajeo y la selección de hábitat por reinas de *B. pauloensis*, se utilizó el método del Mínimo Polígono Convexo (MCP). Esta metodología se basa en el cálculo de un polígono formado a partir de conectar las 5 ubicaciones GPS más externas registradas para cada individuo, resultando en un polígono con un área equivalente a la porción mínima del paisaje utilizada por cada individuo. A partir del MCP, se hicieron inferencias sobre la forma en que se mueven, las distancias máximas de vuelo y la selección de diferentes coberturas vegetales presentes dentro del paisaje (porcentaje de ocupación de las coberturas vegetales descriptas a continuación). Como distancia máxima de vuelo, se utilizó para cada individuo la comprendida entre los vértices más extremos del MCP (ver **Hagen et al., 2011**).

Además, se clasificó la forma del polígono utilizando dos parámetros: coeficiente de compacidad (Kc) y relación de circularidad (Rci). Kc se define como la relación entre el perímetro de un polígono y el perímetro de una circunferencia de área equivalente a la del polígono a evaluar (**Fórmula 4.1A**), y es una variable continua entre 1 y 3, los valores altos indican áreas muy alargadas y los valores bajos indican áreas que tienden a círculos perfectos. Rci es el cociente entre el área del polígono y la de un círculo cuya circunferencia es equivalente a su perímetro (**Fórmula 4.1.B**; su rango va de 0 a 1, con 1 para áreas totalmente circulares, 0.785 para áreas cuadradas y valores inferiores a 0.20 para polígonos irregulares y alargados). Este coeficiente se usa de manera complementaria para la interpretación de Kc , ya que estos parámetros están muy relacionados. Dichos indicadores geométricos se utilizan ampliamente para clasificar la forma de áreas en estudios de morfometría bidimensional cartográfica (**Clarke, 1996; Silva et al., 2014; Farias & Araújo, 2017**). Estos índices, aunque no se utilizaron previamente para caracterizar el cambio de forma de las áreas de movimiento en animales, pueden calcularse fácilmente y presentan una aproximación cuantitativa de la forma de áreas de movimiento bidimensionales no uniformes. Las estimaciones individuales se han promediado entre los individuos para obtener un valor medio de la forma de los MPC para las etapas pre- y post-nidificación de reinas de *B. pauloensis*, las cuales se compararon mediante el test de Kruskal-Wallis.

Formulas 4.1.

$$A) \quad Kc = \frac{P}{2(\pi A)^{0,5}} = 0,282 * P/A^{0,5}$$

$$B) \quad Rci = 4\pi A/P^2$$

Dónde. *KC:* Coeficiente de Compacidad; *Rci* – Índice de circularidad. *Símbolos.* *P:* Perímetro del MCP, *A:* Área del MCP, *D:* Diámetro de un círculo con la misma superficie que nuestro MCP.

4.2.4- Selección de hábitats en torno al agroecosistema

Se clasificó la cobertura vegetal para un área circular de 3.141,5 km² (1.7 km de radio) entorno a los lotes de arándano donde se hicieron las capturas de las reinas de *B. pauloensis*, en cinco coberturas vegetales predominantes (LU en adelante) y se visitaron los hábitats para calificar los recursos florales disponibles en cada LUs: 1) **Arándanos**, el área ocupada por la superficie cubierta por cultivos de arándano; 2) **Plantaciones forestales**, compuestas por bloques implantados de, en su mayoría, *Eucalyptus spp.* y cortavientos de *Casuarina spp.*; 3) **Área semi-natural**, que incluye pastizales y arboledas, lotes abandonados, áreas en recuperación y márgenes de cultivos y carreteras; 4) **Otros frutales**, principalmente cítricos; y 5) **Áreas urbanizadas**, representando construcciones antrópicas tales como casas, graneros y caminos. La clasificación se realizó utilizando la opción "Google Satellite" de la herramienta "OpenLayers plugin" de QGIS (versión Essen 2.14.3, disponible en <https://www.qgis.org/es/site/>) con proyección WGS / Pseudo Mercator (EPSG: 3857). Se calculó el uso proporcional de cada tipo de cobertura en función de las ubicaciones de GPS observadas, asignando a cada punto observado una clase (Ej., arándano o semi-natural) y cuantificando la frecuencia relativa de ocurrencia para cada individuo, lo que permitió comparar el uso del hábitat antes y después de anidar. Además, en la etapa post- nidificación se identificó el sustrato y ubicación de los nidos para determinar si hay una consistencia en los sitios seleccionados con tal fin.

Mediante la función de probabilidad de kernel se determinó el uso espacial de *B. pauloensis* en ambos períodos de tiempo (Silverman, 1986; Worton, 1989; Sheather, 2004). La función kernel representa, en cualquier punto dado del espacio muestral, la probabilidad relativa de que se encuentren reinas de abejorros presentes dentro del paisaje en base de la densidad de los puntos observados y, de esta manera, poder identificar las coberturas vegetales donde se ubican más frecuentemente a partir de un mapa de calor (Stirzaker, 2003). Para ello, se utilizó la herramienta "Heatmaps" de QGIS, para crear una capa ráster a través de la densidad de puntos observados en cada etapa estudiada. Para su cálculo, utilizamos la función de núcleo "biponderada (cuártica)", que se asemeja a un núcleo circular

con un radio fijo de 60 unidades de capa, que define la distancia directa desde el punto estimado y especifica la influencia del kernel (**Salgado-Ugarte, 2002**). Se ha demostrado que este procedimiento es adecuado para este propósito (**Morales & Carlo, 2006**). Los estimadores de las funciones del kernel calculados para ambas etapas se presentan en la **Tabla S4.2**.

4.2.5- Uso del recurso floral en torno al agroecosistema

Para evaluar si las reinas de *B. pauloensis* cambian la forma en que usan los recursos florales presentes en el paisaje en etapas pre- y post- establecimiento del nido, se recolectaron abejas adicionales para analizar las cargas de polen corporal y se juntaron muestras de polen de todas las plantas en floración disponibles en el paisaje, con la intención de construir una biblioteca polínica de referencia. Para esto, primero capturamos reinas de *B. pauloensis* adicionales en los mismos lotes en los que se hizo el seguimiento mediante radio telemetría. Se realizaron transectas aleatorias (5 transectas de 100 m en 10 minutos) dentro de los campos para capturar ejemplares, utilizando aspiradores entomológicos. Los abejorros recolectados se almacenaron individualmente en tubos Falcon con 5 ml de alcohol al 70%. Luego se extrajo el polen adherido a su cuerpo agitando suavemente el tubo, lo que resultó en una solución homogeneizada de polen corbicular y corporal. De esta solución se extrajo 0,05 ml los que se colorearon con tinción de Alexander. De esta forma se pudo cuantificar y caracterizar el polen utilizando una cámara de Neubauer para contar la abundancia e identidad de los primeros 100 granos de polen observados bajo microscopio óptico (Boeco BM-300 / I / SP, Germany). Para comparar el contenido de polen corporal de los abejorros, las muestras se clasificaron de acuerdo a tres categorías, basado en la fecha de captura, según la floración del arándano: Principio (4^a semana de julio y 1^a semana de agosto, floración al 15%); Pico de floración (2^a y 3^a semanas de agosto, floración al 50%); y Post-pico (4^{ta} semana de agosto al 22 de septiembre, > 80% de floración). Para la biblioteca polínica, con la finalidad de extraer las muestras patrón de polen, las flores se secaron en horno durante 4 horas a 65 ° C (adaptación de **Gui et al., 2014**). Se realizó un preparado sobre porta objeto, se coloreo con tinción de Alexander y mediante microscopio óptico (Boeco BM-300 / I / SP, Germany) y cámara ocular con interface a la computadora (MSR350 USB digital microscope camera, China), se tomaron microfotografías de cada especie polínica, a través del software “PHMIAS2008 Cs versión 3.0”, para utilizarlas como patrones para la caracterización (**Imagen S4.3**).

4.2.6- Análisis de datos

Las métricas de movimiento de las reinas de *B. pauloensis* fueron comparadas utilizando como variable respuesta el área MCP, las distancias de vuelo máximas y los parámetros de forma (Kc y Rci), y como variable categórica, la condición de pre- y post- establecimiento del nido mediante análisis de la varianza de Kruskal-Wallis.

La frecuencia relativa de los puntos de ubicación observados dentro de cada cobertura vegetal (LU) durante las etapas de pre- y post- nidificación, se comparó a través de GLMM. Para esto, el valor relativo de puntos de ubicación presentes en cada LU dentro de los MCP fue utilizado como variable respuesta y la “etapa” (pre- y post- establecimiento de los nidos) fue incluido en los modelos como efecto fijo. La distribución del error binomial negativa fue la que mejor ajusto a los datos de acuerdo a los modelos propuestos. Se tuvo en cuenta el efecto de los diferentes individuos incluyendo como factor aleatorio a la variable “individuo” (Función: ubicación LU (%) ~ Etapa + (1| individuo)). Los análisis se realizaron con el software estadístico R 3.6.0 (**R Development Core Team, 2019**). Para el GLMM se usó la función *glmer* y *glmer.nb* del paquete “*lme4*” versión 1.1-12.

Finalmente, con el fin de explorar cómo las reinas de abejorros utilizan los recursos florales, se usó para las comparaciones la riqueza de especies polínicas observada sobre las reinas de *B. pauloensis* y la proporción de las 9 especies polínicas mejor representadas (variables de respuesta). Como variable categórica se utilizó a las tres “etapa de la floración del arándano”, en base a la que se clasifico a cada individuo estudiado según su fecha de captura. Las comparaciones fueron realizadas mediante análisis de la varianza no paramétrica (prueba de Kruskal-Wallis).

4.3- RESULTADOS

En total, durante ambos períodos de estudio, se capturaron y rastrearon a 24 abejorros. Diecisiete abejorros fueron reubicados regularmente (más de 5 ubicaciones de GPS) y solo estos individuos fueron utilizados para el análisis de datos, según lo estipulado por los criterios del método MCP.

4.3.1- Métricas de movimiento

Bombus pauloensis difirió en su comportamiento de forrajeo antes y después del establecimiento del nido. Antes de seleccionar un sitio para nidificar, las reinas se movieron por áreas más grandes (84% más grandes antes que después. $H = 6.94$, $p = 0.0068$) (**Tabla 4.1**). Antes de fundar sus nidos, las reinas de *B. pauloensis* presentaron una tendencia a moverse en áreas con formas ovales ($H = 1.87$, $p = 0.0702$), mientras que después de establecer un nido, las reinas de abejorro se mueven en áreas más pequeñas y alargadas, en forma de pluma. La distancia de vuelo máxima promedio fue de 642.58 ± 396.89 m, no encontrándose diferencias significativas entre etapas ($H = 2.44$, $p = 0.1331$) (**Figura 4.1**).

Tabla 4.1. Valor de Media (\pm Desviación Estándar) de los parámetros de tamaño y forma de los MCP determinados por telemetría, en ambas etapas de forrajeo para reinas de *Bombus pauloensis*.

Establecimiento del nido	Antes	Después
MCP-Área (ha) *	22.7 (\pm 31.69)	3.56 (\pm 4.20)
MCP-Kc ^a	1.35 (\pm 0.18)	1.99 (\pm 1.08)
MCP-Rci ^b	0.56 (\pm 0.13)	0.37 (\pm 0.21)
Distancia máxima de vuelo (m)	813.82 (\pm 421.77)	522.71 (\pm 350.25)

Comparación mediante análisis de la varianza no paramétrica (Kruskal-Wallis). “*” parámetros que muestran diferencias significativas ($p = <0.05$).

^a Coeficiente de compacidad

^b Índice de circularidad



Figura 4.1. Ubicación de los MCP observados en ambas etapas de monitoreo. Se resaltan las áreas de forrajeo (MCP) de las diferentes reinas de *B. pauloensis* y, en el caso de la etapa post- establecimiento de los nidos se incluye la ubicación de los nidos.



4.3.2- Uso del paisaje y los recursos florales entorno al agroecosistema

Antes de seleccionar un nido, las reinas de *B. pauloensis* se encuentran focalizadas sobre los campos de arándano que están a principio de su floración. Mientras que, en etapas posteriores a establecer su nido, las reinas se observaron forrajeando en la periferia del cultivo de arándano a menudo cerca de coberturas vegetales con mayor diversidad de especies botánicas silvestres y plantaciones de frutales como *Citrus spp.* (Ej.: hábitats semi-naturales y otros frutales) (**Figura 4.2**). Después del establecimiento de los nidos el área de movimiento, en general, parece reducirse.

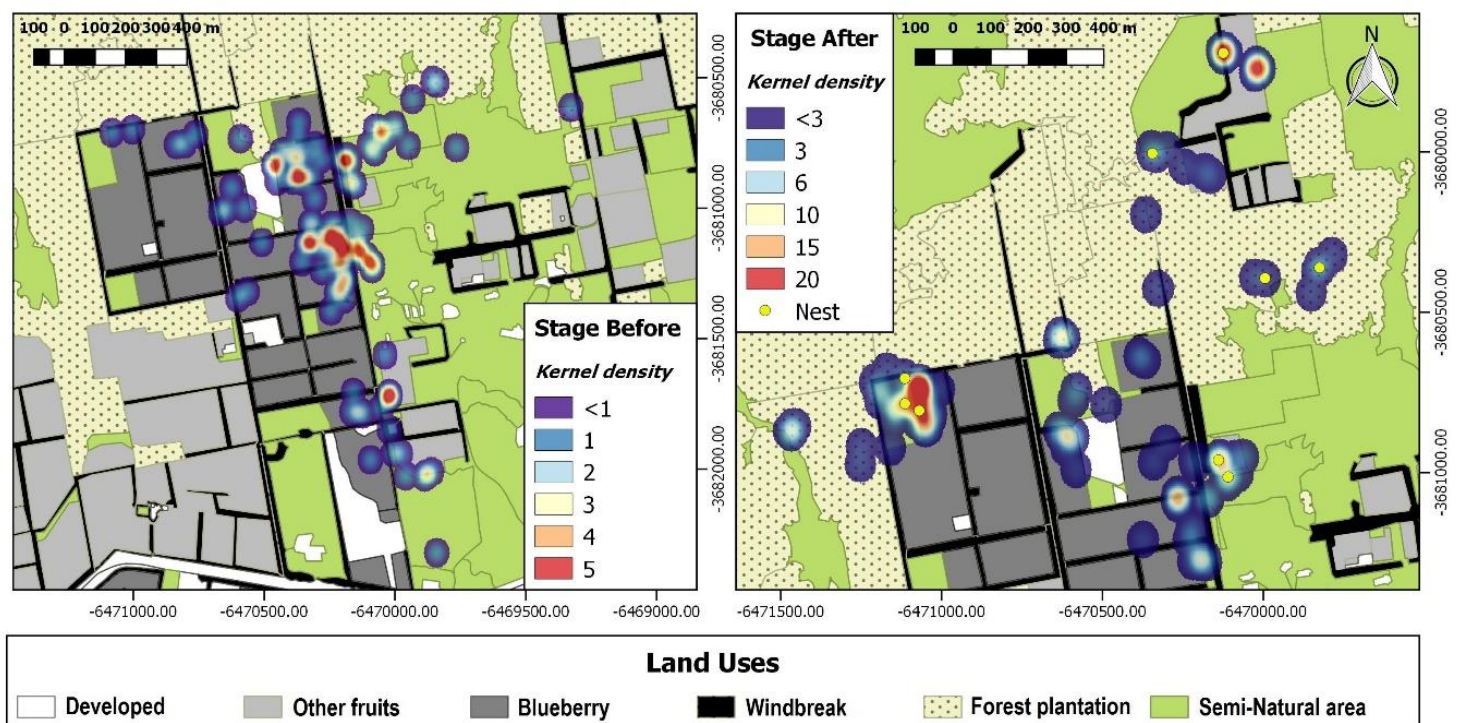


Figura 4.2. Mapas de densidad de kernel de ambas etapas de seguimiento de las reinas de *B. pauloensis*. Los valores rojos (colores cálidos) indican alta probabilidad de presencia, mientras que los colores fríos (azul) tienden a valores de baja probabilidad.

El uso proporcional de las diferentes coberturas vegetales se modifica entre las etapas de pre- y post fundación del nido. Se observó un aumento significativo en relación a su presencia en áreas forestadas en la etapa post- establecimiento del nido (GLMM. $F = 4.90$, $p = 0.0428$). Las reinas de abejorros aumentaron el uso de plantaciones forestales en un 68.14% en esta etapa (**Tabla 4.2**). Cabe señalar que el 56% (5 de 9 nidos) de los nidos observados se ubicaron en el borde (~ 3-5 m) de la plantación de *Eucalyptus grandis* (4 nidos) o en cortavientos forestales de *Casuarina sp.* (1 nidos),

ambos hábitats incluidos en la cobertura por “plantaciones forestales” (Tabla S4.3). Estos nidos se encontraban en el suelo, en todos los casos bajo la materia vegetal muerta resultado de la acumulación de hojas (Ej.: hojarasca de Eucaliptus y pinocha de Casuarina). En los casos donde el nido se encontraba dentro de lotes de arándano (2 nidos), estos estaban ubicados en el suelo sobre el “camellón” (línea elevada de plantación cubierta por mulchin orgánico de corteza de pino).

Tabla 4.2. Ocupación proporcional (proporción de puntos) dentro de las diferentes coberturas vegetales (LU) cuantificadas en áreas de forrajeo utilizadas por reinas de *Bombus pauloensis* capturadas pre- y post-nidificación. Se presentan los estimadores calculados mediante GLMM.

LU	Nidificación		Prueba de Wald	
	Pre-	Post-	F	p
Arándano	55.42 (17.86) A	24.55 (6.88) A	3.64	0.076
Otros frutales	2.1 E-03 (0.01)A	2.4 E-03 (0.01) A	2.1 E-03	0.964
Plantaciones forestales	7.37 (2.99) B	23.04 (7.39) A	4.9	0.043
Semi-natural	10.80 (7.07) A	5.08 (3.00) A	0.75	0.400

Se utilizó test de LSD Fisher para representar las diferencias entre tratamientos. La letra “A” denota el mayor valor de media. *Medias con una letra común no son significativamente diferentes* ($p > 0.05$)

El polen corporal analizado en reinas de *B. pauloensis* ($n = 44$), capturadas dentro de los lotes de arándanos durante toda la floración de la var. Esmerald, correspondía a 54 especies de plantas (Figuras S4.2), no encontrando diferencias significativas en la riqueza de especies polínicas entre momentos de la floración del arándano ($H = 3.58$, $p = 0.165$).

Durante el pico de floración de los lotes de arándanos, las reinas de abejorro centraron su forrajeo en la floración masiva del cultivo. Mientras que, al final de la floración del arándano, otras especies florales incrementan su importancia como recurso nutricional para *B. pauloensis*. Las especies *Conium maculatum* L., *Buddleja stachyoides* Cham. & Schldl. y *Nothoscordum arenarium* Herter aumentan su uso relativo por las reinas de *B. pauloensis* en el post-pico. Estos análisis también demuestran un aumento en la riqueza botánica del polen presente en su cuerpo de ~ 38% más de especies entre el pico de floración y el post-pico (Tabla 4.3; Tabla S4.4).

Tabla 4.3. Media (\pm Desviación Estándar) de la diversidad de polínica y la proporción de polen de las especies florales mejor representadas en reinas de *B. pauloensis* para cada momento de la floración del arándano.

n^a	Etapas de floración			Kruskal-Wallis test	
	Principio 19	Pico 12	Post-Pico 13	<i>H</i>	<i>P</i>
N° especies polínicas ^b	10.95 (\pm 4.92)	8.50 (\pm 7.00)	13.62 (\pm 6.16)	3.58	<i>ns</i>
<i>Vaccinium corymbosum</i>	41.32 (\pm 31.20) B	65.17 (\pm 46.21) B	5.31 (\pm 9.76) A	14.74	0.0006
<i>Justicia tweediana</i>	4.11 (\pm 6.05)	4.17 (\pm 5.89)	3.69 (\pm 4.40)	0.03	<i>ns</i>
<i>Nuttallanthus canadensis</i>	5.68 (\pm 7.22)	6.67 (\pm 10.80)	3.31 (\pm 4.29)	0.53	<i>ns</i>
<i>Nothoscordum arenarium</i>	5.05 (\pm 6.32) AB	2.67 (\pm 4.70) A	8.23 (\pm 6.76) B	6.64	0.0313
<i>Echium plantagineum</i>	3.53 (\pm 3.69)	3.08 (\pm 4.56)	10.69 (\pm 12.15)	1.89	<i>ns</i>
<i>Solanum sisymbriifolium</i>	1.47 (\pm 2.59)	2.00 (\pm 3.16)	4.69 (\pm 6.79)	2.47	<i>ns</i>
<i>Conium maculatum</i>	0.21 (\pm 0.63) A	0.08 (\pm 0.29) A	17.38 (\pm 29.54) B	8.18	0.0008
<i>Cuphea glutinosa</i>	10.84 (\pm 24.61)	7.33 (\pm 21.23)	1.46 (\pm 3.07)	0.86	<i>ns</i>
<i>Buddleia stachyoides</i>	4.58 (\pm 18.30) A	0.25 (\pm 0.62) A	13.08 (\pm 22.79) B	5.32	0.0200
Otras ^c	25.74 (\pm 20.43) B	12.50 (\pm 15.75) A	36.15 (\pm 22.38) B	10.32	0.0057

^a Número de individuos de *B. pauloensis* analizados

^b Número de especies florales representadas en la caracterización palinológica de reinas de *B. pauloensis*.

^c La categoría "Otras" está compuesta por 45 especies y morfo-especies polínicas
Grado de significancia. *ns*: no significativo; *p*: < 0.05 significativo.

4.4- DISCUSIÓN

Se estudió la selección del hábitat y recursos nutricionales consumidos por reinas de abejorros, la forma y distancia de sus vuelos y la ubicación de sus nidos para comprender mejor cómo *B. pauloensis* selecciona y utiliza los recursos florales dentro de un paisaje complejo y de uso intensivo. Las observaciones de la variación en el tamaño y la forma de sus áreas de forraje, distancias de vuelo y preferencias de hábitat relacionadas con su alimentación y los sitios de anidación fueron tomadas en tiempo real. Las reinas de *B. pauloensis* parecen disminuir sus áreas de movimiento y distancias de vuelo una vez que establecen sus nidos, utilizando principalmente los bordes de las plantaciones forestales para establecer sus colonias, aunque en esta etapa prefieren coberturas vegetales con mayor diversidad floral para su aprovisionamiento (Ej.: Semi-natural). En general, estos resultados muestran la importancia de un hábitat diversificado dentro de las áreas agrícolas para sostener colonias de abejorros, ya que nos brindan un servicio ecosistémico fundamental polinizando a las plantas tanto cultivadas como nativas dentro del agroecosistema.

Los resultados sugieren dos patrones diferentes de movimiento para las reinas de *B. pauloensis* durante sus primeras etapas del ciclo de vida. Durante el período pre- anidación, las reinas de abejorros volaron dentro de áreas de movimiento relativamente grandes y ovalo-circulares. Durante esta etapa de su ciclo vital, las reinas a menudo realizan vuelos de reconocimiento del entorno en busca de sitios de nidificación adecuados (**Goulson et al., 2010; Menzel & Greggers, 2015**). Este período coincide con el comienzo de la floración de los lotes de arándanos, emergiendo como una fuente importante de recursos energéticos que sustenta lo que probablemente sean vuelos de búsqueda de sitios de nidificación.

Este tipo de abejas, presentan escasa capacidad para excavar cavidades que les sirvan de nido (**Goulson, 2010**). En relación a esto, se ha observado que características correlacionadas con la variación en la compactación del suelo y la acumulación de hojarasca como las encontradas en bordes de bosques, predisponen la mayor densidad de nidos de abejorros en comparación con características como bosques cerrados o pastizales abiertos (**Osborne et al., 2008**). En este trabajo, se encontró que las reinas seleccionaron sitios de nidificación en hábitats con una mayor cantidad de materia vegetal muerta acumulada en el suelo (Ej. rompe vientos de *Casuarina sp.* y bordes de plantaciones de *Eucalyptus sp.* y *Pinus sp.*). La presencia de coberturas vegetales adyacentes a sus nidos con una alta

diversidad de recursos florales o dentro del rango medio de vuelo favorecieron su establecimiento (Geib et al., 2015).

Después de que las reinas de *B. pauloensis* establecieron sus nidos, fueron encontradas visitando diferentes áreas y los MCP se convirtieron en áreas más alargadas. En este último período, se observa que la dirección de su vuelo se orientaba como los vientos predominantes de la primavera (NO y SO) (Engler et al., 2008), coincidiendo con el final de la floración del arándano y el comienzo de las especies florales nativa. Los sitios de forrajeo fueron identificados contra la dirección del viento, lo que sugiere que los abejorros ya habían reconocido estas fuentes de recursos polínicos. Este tipo de abejas que utilizan recursos dinámicos en el tiempo, a menudo visitan parches en secuencias predecibles llamadas “traplines” de forma que minimicen la distancia total entre los diferentes parches utilizados, optimizando sus distancias de vuelo y reorganizando las secuencias de parches florales, tarea análoga al “vendedor ambulante” (Lihoreau et al., 2010; Reynolds et al. 2013). En esta etapa, probablemente las reinas de *B. pauloensis* se concentraron en recolectar polen en masa para alimentar a la creciente población de obreras que pronto surgirán para suplirla en esta tarea.

Del mismo modo que los requisitos de las especies de visitantes florales se modifican durante su ciclo de vida, cambia la oferta de recursos nutricionales que proporciona el ecosistema donde se realiza el aprendizaje asociativo de la información espacial. En estos casos generalmente cambia el comportamiento adaptativo de las especies que recolectan su alimento de recursos renovables, como lo son las flores (Tsujimoto & Ishii, 2017). Este estudio es una instantánea de cómo las reinas de *B. pauloensis* modificaron sus interacciones con el hábitat antes y después de la formación de sus nidos. Durante el período de censo del paisaje en busca de sitios para nidificar, las reinas utilizaron intensamente los campos de arándanos, ya que las floraciones masivas proporcionan una rica y abundante provisión de néctar y polen. Tras el establecimiento del nido, las reinas cuidan de sus abejas primeras obreras emergentes y reducen sus movimientos (Goulson, 2010). En esta etapa de su ciclo de vida, los requisitos nutricionales para la reina y la colonia cambian. Las futuras abejas obreras requieren alimentos ricos en proteínas para su desarrollo (Vaudo et al., 2015). En consecuencia, los movimientos observados en las reinas de abejorros cambiaron para incluir a las coberturas vegetales con mayor heterogeneidad de recursos polínicos (Sardiñas & Kremen, 2015; Garibaldi et al., 2017) a pesar de la disponibilidad continua, aunque reducida, de flores de arándanos (Figura S4.2). Los resultados de Kraus et al. (2019), quienes han estudiado la dieta de *Bombus* en cautiverio, también sugieren que los niveles de proteína son críticos para el desarrollo de las larvas, y estos niveles de

proteína pueden mantenerse con una dieta compuesta por una mayor diversidad de plantas. Esta información nos propone que para complementar el conocimiento de esta etapa crítica del ciclo de vida de las reinas de *B. pauloensis* es necesario realizar estudios a futuro para comprender de qué forma aprovisionan de recursos alimenticios a las primeras cohortes de obreras y analizar la calidad nutricional (perfil de proteínas y aminoácidos) de los diferentes tipos polínicos que ofrecen las especies botánicas asociadas a este tipo de agroecosistema.

Los movimientos de *Bombus pauloensis* son similares a los reportados para otros abejorros de Europa (**Tabla S4.5**). Escasos trabajos han estudiado el comportamiento de vuelo en las reinas de *Bombus*, encontrándose resultados similares a los obtenidos por **Walther-Hellwig & Frankl (2000)** mediante el método de captura-recaptura para *B. terrestris* y ~ 50% menores distancias recorridas que lo observado por **Hagen et al. (2011)** para reinas de *B. hortorum* en Alabama, utilizando la misma tecnología de telemetría. En general, exceptuando pocos estudios, las estimaciones de movimiento fueron realizados en obreras.

Los resultados obtenidos para reinas de *B. pauloensis* entorno al agroecosistema de arándanos muestran cómo las especies que interactúan con nuestros agroecosistemas modifican no solo el tamaño y la forma de su movimiento, sino también el uso de diferentes hábitats a medida que cambian sus necesidades. Aunque la presencia relativa de las reinas de *B. pauloensis* en las diferentes coberturas vegetales en general no muestra diferencias significativas, después del establecimiento de sus nidos, las bordes de las plantaciones forestales emergen como un entorno muy importante, aumentando su uso en más del 65% y albergando el 56% de los nidos observados. Esta observación sugiere que las plantaciones forestales pueden representar un recurso valioso para esta especie proporcionándole refugio y alimento (**Telleria, 1998; Abrahamovich et al., 2001**). Las plantaciones forestales también pueden servir como guías en los vuelos de forrajeo, ya que los abejorros tienen más probabilidades de orientarse siguiendo paisajes con características lineales realizando vuelos rectos en base a estos, que cuando vuelan a lo largo de campos abiertos (**Cranmer et al., 2012**).

El análisis del polen corporal refuerza el estudio con telemetría, mostrando que entre los períodos de floración de arándanos hubo una variación en la proporción de diferentes especies polínicas cuantificadas sobre el cuerpo de los abejorros. En el período post-pico del arándano, aparecen como importantes fuentes de polen las especies botánicas *Conium maculatum* L. (Apiaceae), *Buddleja stachyoides* Cham. & Schltdl. (Scrophulariaceae) y *Nothoscordum arenarium* Herter (Amaryllidaceae)

al mismo tiempo. Además, se observó un aumento de más del 30% en la diversidad de morfotipos polínicos presentes sobre *B. pauloensis*. Este resultado sugiere que utilizaron como fuente de alimento hábitats con alta diversidad floral para satisfacer las necesidades nutricionales de las obreras por nacer. Cabe señalar que, la variedad Emerald plantada en los campos es una de las primeras en florecer en la región. Los sistemas de producción convencional de arándanos de Entre Ríos combinan lotes de diferentes variedades con curvas de floración posteriores. Esta observación apoya nuestra hipótesis de que, al menos, las reinas de *B. pauloensis* modifican el uso de componentes del paisaje en función de la disponibilidad de recursos nutricios, realizando una evaluación de costo-beneficio de acuerdo con las necesidades nutricionales requeridas según la etapa de su ciclo de vida (Knight et al., 2005; Wolf & Moritz, 2008; Osborne et al., 2008; Dicks et al., 2015; Goulson et al., 2015).

Es probable que el momento en que las reinas alimentan a las primeras larvas de obreras sea una de las etapas más sensibles del ciclo de vida del abejorro, encontrándose agravada cuando hay escasez de recursos para alimentarse, lo que podría causar la muerte de la joven reina y su colonia (Goulson, 2010). En este contexto, la floración masiva de las plantaciones de arándanos emerge como una fuente importante de néctar y polen, aunque este último tiene deficiencias de ciertos aminoácidos esenciales, para suplir las posibles carencias nutricionales de la reina fundatrix, apoyando el establecimiento de las nuevas colonias. Una vez emergidas la casta de obreras, estas toman la tarea de recolección de alimento y la reina se dedica a la postura de huevos (Figura S4.2). En este momento el cultivo de arándano pierde relevancia y coberturas vegetales alternativas (Ej.: otros frutales y áreas semi-naturales remanentes) suplen la necesidad de recursos alimenticios para sustentar a la nueva cría.

4.5.1- Conclusiones

Este es uno de los primeros estudios que relacionan el comportamiento de vuelo con los recursos florales y anidación entorno a un agroecosistema productivo dentro de un paisaje en mosaico. Se ha demostrado cómo las necesidades de recursos de reinas de abejorros cambian con el tiempo y se basan en áreas remanentes semi-naturales que rodean a campos productivos como hábitat de forrajeo para su sustento. Los sistemas heterogéneos proporcionan diversos recursos que son explotados por las reinas de *B. pauloensis* en diferentes momentos de su ciclo de vida. Los campos de arándanos aparecen como un recurso importante al comienzo de su ciclo de vida hasta el momento de anidar. Los bordes de las plantaciones forestales parecen ofrecer un hábitat para la nidificación de abejas nativas cuando están

adyacentes a coberturas con buena diversidad floral y las áreas semi-naturales las aprovechan en el momento que necesitan una dieta rica en proteínas para la cría de sus obreras.

Las abejas proporcionan servicios vitales en los ecosistemas como polinizadores y debemos trabajar para mantener a nuestras especies nativas. La gestión y conservación de estas coberturas vegetales semi-naturales es una parte importante para lograr la sostenibilidad de los agroecosistemas, ya que complementan las necesidades nutricionales de las abejas en diferentes etapas de su ciclo de vida (**Rao & Strange, 2012**) y proporcionan sitios de anidación. Los hábitats semi-naturales proporcionan recursos esenciales para la formación y supervivencia de la casta de obreras que, al emerger, tomará la tarea de suministrar de polen y néctar a la colonia (**Redhead et al., 2016**). Este trabajo contribuye a la comprensión de cómo los abejorros utilizan los agroecosistemas en un momento crucial de su ciclo de vida, presentando información valiosa para planes de conservación y gestión sostenible de la tierra. Se sugiere que, para la conservación de las abejas silvestres en los agroecosistemas, los responsables de la tierra deben promover y propiciar su presencia considerando los recursos requeridos durante el ciclo de vida completo de las especies y no solo focalizar las actividades durante los períodos donde se necesita la presencia de obreras.

- CAPITULO 5 -

Discusión y conclusiones generales

En esta tesis se examinó la importancia del contexto espacial para la estructuración de las comunidades de abejas, y el servicio de polinización que proveen en agroecosistemas de producción de arándano de la zona fitogeográfica de Espinal en Argentina. Este trabajo es el primero que conjuga factores a nivel estructural (riqueza y abundancia de especies) y funcional (rasgos de respuesta funcional de abejas, ensambles de visitantes florales y servicio de polinización), centrado en el estudio de la comunidad de polinizadores en sistemas de producción de arándano de nuestro país. Otro aspecto novedoso de esta tesis es la selección de diferentes escalas de observación, partiendo de una perspectiva regional de paisaje (diferentes usos del suelo representativos y su heterogeneidad del paisaje) y la escala local de paisaje en torno al agroecosistema (heterogeneidad compositiva y configuracional del paisaje). Por último, se incluye un abordaje del tema desde la dinámica espacio-temporal de movimiento y utilización de los recursos presentes en el entorno del agroecosistema por *Bombus pauloensis*, siendo el primer trabajo al respecto.

En la tesis se describe y caracteriza la riqueza y abundancia de las comunidades de abejas, detallando cómo la heterogeneidad del paisaje (tanto compositiva como configuracional) a escala regional modela su estructura taxonómica y funcional (capítulo 1). Luego se focalizó el estudio en agroecosistemas de producción de arándano, evaluando primero la dependencia de la polinización entomófila de *Vaccinium corymbosum* var. Emerald y la eficiencia particular de especies manejadas de polinizadores en la formación y calidad de sus frutos (capítulo 2). Posteriormente, se determina cómo la heterogeneidad del paisaje en torno a los lotes estudiados modelan la estructura de los ensambles de visitantes florales y la frecuencia de interacción de diferentes especies y esto condiciona el servicio de polinización que brindan (capítulo 3). Por último, se exploró la dinámica espacio-temporal en reinas de *B. pauloensis* dentro del agroecosistema de producción de arándano enfocado en cómo modifican sus áreas de forrajeo y recursos utilizados antes y después de establecer sus nidos (capítulo 4).

En términos generales, se obtuvo evidencia con la cual se prueba que las comunidades de abejas se ven afectadas positivamente por un aumento en la cantidad de recursos presentes en el ambiente, viendo que en paisajes multifuncionales (con remanentes seminaturales, producción de madera y de alimentos) los sistemas intensivos de producción convencional con floraciones masivas podrían estar aportando recursos nutricios y sustratos adecuados para la nidificación, manteniendo a esta escala comunidades abundantes y diversas. Paisajes heterogéneos con mayor cobertura de áreas naturales, semi-naturales y con frutales (predominantemente *Citrus sp.*) tuvieron un impacto positivo sobre las comunidades de abejas. Aunque las áreas semi-naturales no recibieron apoyo empírico al respecto a escala regional, se resalta su importancia a escala local dentro del agroecosistema ya que albergan muchas especies que solo se encuentran en estos hábitats. Dentro de los agroecosistemas de producción de arándano, una mayor heterogeneidad espacial (compositiva y configuracional) se traducen en una mayor frecuencia de visita sobre las unidades florales del arándano, reflejándose en una mayor cantidad de frutos formados, pero no afectando significativamente la calidad de esta fruta.

La escala regional de paisaje fue la más influyente en la estructura y funcionalidad de la comunidad de abejas, siendo la diversidad de recursos florales la variable más consistente para determinar comunidades abundantes y ricas en especies. La heterogeneidad espacial en contextos ricos en recursos florales mostró efectos aditivos positivos con respecto a la estructura de las comunidades de abejas (abundancia, riqueza y diversidad) en contraste a lo observado en contextos ricos en recursos florales y con paisajes simplificados. Esto podría estar propiciado por una mayor presencia temporal de floraciones alternativas que cubren el espectro alimenticio necesario para su ciclo vital y una mayor diversidad de sustratos que suplen las diferentes necesidades de las especies de abejas para el establecimiento de sus nidos. Estos resultados se condicen con lo presentado por **Martin et al. (2019)** en donde los efectos de la configuración espacial interactuaron con las proporciones de hábitats cultivados y no cultivados (composición), observando que, en paisajes con alta heterogeneidad espacial (estimada por la densidad de borde en el paisaje), el 70% de las especies polinizadoras alcanzaron las mayores abundancias y la polinización mejoro 1.7 veces en paisajes de grano fino (mayor densidad de bordes) en comparación con paisajes de grano grueso (menor densidad de bordes), independientemente del porcentaje de hábitat semi-natural o de tierra cultivada.

Las plantaciones forestales en la zona del Espinal entrerriano representan usos del suelo de baja calidad (es decir, con baja diversidad de recursos florales y para anidación) condicionando negativamente a las comunidades de abejas, lo que demuestra su bajo potencial en comparación con

otros usos de la tierra y podría estar explicando estas tendencias. Sin embargo, este tipo de cobertura en menor escala, asociada en un paisaje multifuncional heterogéneo y en cercanía a plantaciones de frutales (arándanos y cítricos), fue el elegido por las reinas de *Bombus pauloensis* para el establecimiento de sus nidos de cría. Con respecto, la dirección de cambio del uso del suelo más acentuado en el Espinal entrerriano se muestra en el aumento de ~ 100% de la superficie cubierta por plantaciones forestales y una disminución de ~ 50% de la cobertura por áreas naturales en la última década (**Figura S1.1A**). Estas tendencias, si continúan en el futuro, podrían resultar en la pérdida o disminución de este servicio vital para el funcionamiento de los ecosistemas (**Figura S5.1**). Al respecto, se ha demostrado que, en cultivos anuales de soja como los presentes en la zona agro/ganadera de esta región, las abejas silvestres se encuentran alimentándose dentro de parcelas productivas asociadas a áreas naturales y semi-naturales, coberturas que incentivan la presencia de estos polinizadores, lo que podría estar mejorando el rendimiento de estos lotes productivos a través de un aumento en la tasa de visita (**Monasterolo et al., 2015**). En zonas como La Criolla (**Figura S5.2**) en donde se concentran pequeños agricultores, horticultores y productores frutícolas, siendo quienes dependen en mayor medida de la polinización para obtener buenos rendimientos (Ej.: cultivos de arándano, producción de cucurbitáceas), se encuentran beneficiados por estos tipos de paisajes con mayor heterogeneidad compositiva (riqueza de hábitats) y configuracional (diversidad de recursos florales) (**Alignier et al., 2020**). Estas áreas de usos mixtos a pequeña escala suelen ser lo suficientemente heterogéneas como para que comunidades de abejas con diferentes rasgos funcionales visiten las floraciones masivas y aniden en zonas relegadas cercanas (barbecho, remanentes lineales, áreas improductivas). Además, estos actores se encuentran brindando un seguro contra la creciente pérdida de colonias de *Apis mellifera* (resiliencia funcional) y, a menudo, generan un mayor servicio de polinización (**Winfrey et al., 2007; Garibaldi et al., 2013; 2016**).

La estructura funcional de las comunidades de abejas fue diferente entre los sistemas estudiados, observando que la abundancia de especies con nidificación en madera (20% de las especies colectadas) y con hábitos de sociabilización comunal (33% de las especies colectadas) fueron las más sensibles a cambios en la estructura del paisaje a escala regional, aunque muestran una diversidad de respuestas funcionales, en ciertos casos opuestas, frente a los mismos componentes del paisaje. **Williams et al. (2010)** han realizado un análisis de cómo usos del suelo con la condición de “disturbados o no disturbados” afectan la estructura funcional de las comunidades de abejas, encontrando que las poblaciones de abejas sociales y que nidifican sobre el suelo sufren un impacto negativo sobre su

abundancia relativa frente a un aumento en el grado de disturbio del ambiente. Estos resultados se encuentran respaldados por el meta-análisis realizado por **da Encarnacao-Coutinho et al. (2018)** en el cual se resalta el efecto negativo de la intensificación agrícola para los mismos rasgos. Esta tesis tiene la peculiaridad de analizar estos grupos de rasgos funcionales en relación a cada rasgo particular de las especies, dándole un valor agregado a los resultados. En este estudio las especies que nidifican en galerías en madera siguen las tendencias planteadas en los trabajos anteriores, con una marcada preferencia por ambientes heterogéneos como los sistemas de usos mixtos del suelo y semi-naturales. Aunque, en relación a las especies comunales los resultados son contrastantes, viendo una relación positiva con los usos agro/ganaderos del suelo.

El entorno del agroecosistema de arándano intervino regulando la frecuencia de interacción en las especies dominantes del ensamble de polinizadores, pero no se encontraron patrones generales para grupos funcionales de abejas, sino que la respuesta fue especie/específica. Una mayor diversidad de recursos florales y cobertura con hábitats que aumentan la heterogeneidad espacial (áreas semi-naturales y frutales como las plantaciones de citrus) ejercieron un efecto positivo, determinando la frecuencia de visitas realizada por la especie dominante del ensamble, *Apis mellifera*, por unidad floral en plantas de arándano. A medida que aumento la superficie cubierta por áreas cultivadas con arándano la frecuencia de visitas por unidad floral generada por la familia *Apidae* mostró una tendencia a disminuir, aun con la presencia de colmenas manejadas en todos los lotes, para brindar un servicio de polinización del cultivo (~ 10 colmenas/ha). Este detrimento en la frecuencia de visita se encuentra directamente relacionado con el servicio de polinización que provee este grupo, observando una menor formación de frutos de arándano a medida que disminuye la tasa de visita. **Rollin & Garibaldi (2019)** han corroborado este efecto encontrando que, tanto la densidad de colonias como las tasas de visitas aumentan todas las variables de productividad en los cultivos asociados. La disminución de la frecuencia de *A. mellifera* podría deberse a que, frente a una mayor cobertura por cultivos en floración masiva (el arándano produce ~ 9 millones de flores / ha) la relación entre el número de abejas y flores disminuye generando una dilución del servicio de polinización ejercido por estas poblaciones (**Garibaldi et al., 2016**). Con respecto a este punto, se observó en los mismos lotes que las abejas forrajeras de *Apis mellifera* cambian significativamente su contenido corporal de polen de arándano a medida que transcurre la floración de la variedad “Emerald”, encontrando que a partir de la cuarta semana de floración (comienzo de la segunda quincena de agosto) se produce un descenso del 89.4 %

de su representación en la carga polínica corporal de individuos colectados sobre flores de arándano (Cavigliasso et al., datos sin publicar).

Un representante de la familia Syrphidae sobresalió en las interacciones con las plantas de arándano, *Syrphus ribesii*. En este contexto, emerge como un actor relevante dentro del ensamble de visitantes florales del cultivo de arándano, siendo la segunda especie con mayor frecuencia de visitas. *Syrphus ribesii* mostró una relación positiva frente a una mayor cobertura de cultivos de arándano, respondiendo con un aumento en su frecuencia de visita por unidad floral. Esta interacción generó un servicio de polinización adecuado ya que se tradujo en un aumento de la tasa de formación de frutos. Por lo general esta familia es poco estudiada y/o considerada como un “polinizador” de cultivos, aunque su representación es muy ubicua en los estudios de polinización (Inouye et al., 2015; Rader et al., 2015). Se ha comprobado que esta especie presenta una constancia en las visitas a flores con características y coloración particular (Goulson & Wright, 1998) y responde positivamente a prácticas de intensificación ecosistémica con especies botánicas implantadas (Carreck & Williams, 2002) debido a que el polen es la principal fuente de proteína utilizada para desarrollar tejidos reproductivos en la mayoría de los representantes de esta familia (Ostaff et al., 2015). Frente a esta evidencia, es relevante incluir dentro de los estudios donde se evalúa el servicio de polinización a esta familia ya que podrían estar ocupando un rol secundario dentro de las interacciones con el cultivo, enmascarado por las tendencias generales y otorgándole un elevado valor en el mantenimiento de la resiliencia funcional de las redes de polinizadores en estos sistemas agrícolas (Oliver et al., 2015). En base a la información recabada en este estudio, se recomienda la asociación de especies florales atractivas para esta familia dentro de los agroecosistemas donde se pretende incentivar su presencia. Los sirphidos son especies con diferentes requerimientos en su etapa larval (aphidofagos) y adulta (nectarívoros y polinifagos) por lo que es necesario propiciar recursos adecuados para sus primeros estadios para aumentar sus abundancias poblacionales. En el trabajo realizado por la “*División of Agriculture and Natural Resources (UC)*”, Bugg et al. (2008) presentan un listado de especies botánicas citadas como atractivas para diferentes especies de sirphidos. Para el caso de *Syrphus ribesii*, se hace mención que la postura de sus huevos es realizada en plantas que contienen grupos de pulgones y se recomienda el uso de plantas herbáceas anuales de hoja ancha, cultivos de cobertura o plantas insectarias, proponiendo puntualmente a las especies *Phacelia tanacetifolia* (Boraginaceae) o *Sinapis alba* (Brassicaceae) para aumentar la presencia de adultos. En Entre Ríos se encuentra una especie nativa del género *Phacelia* con características similares a la representante norteamericana, *P. artemisioides*, que podría estar

cumpliendo con esta función asociada en los agroecosistemas de la región bajo estudio. Además, *S. alba* se encuentra introducida en el SE de la provincia de Buenos Aires proponiéndola como una buena opción de planta insectaria asociada a este cultivo.

La tercera especie dominante dentro de las interacciones con el cultivo de arándano fue *Bombus pauloensis*, representante de un género citado como polinizador especializado para el género *Vaccinium spp.* (Desjardis & De Oliveira, 2006; Martín et al., 2006). En contraste a lo observado en las especies anteriores, *B. pauloensis* no se relaciona con el paisaje de igual manera. Contrario a lo predicho, su frecuencia de visita en flores de arándano aumentó significativamente en contextos con mayor heterogeneidad compositiva (Riqueza de hábitats) pero disminuyó con el aumento de la heterogeneidad configuracional (diversidad de recursos florales) en torno a los lotes. Este comportamiento puede estar asociado a sus hábitos de forrajeo especializados, competencia por los recursos con *A. mellifera* (Thomson, 2016), a una priorización de hábitats que dispongan recursos de nidificación adecuados asociados a fuentes de diversos recursos alimenticios y/o por una dinámica de uso de los recursos que se modifica en el tiempo (Pffeifer et al., 2019). La relación con las coberturas vegetales en torno al agroecosistema también fue particular, complementando los patrones anteriores. Para esta especie las plantaciones forestales tuvieron un rol exclusivo, observando aumentos de su frecuencia de visita por unidad floral a medida que la cobertura de este hábitat cerca de los cultivos de arándano era mayor. La dinámica de movimiento espacio-temporal de reinas de *B. pauloensis* nos proporcionó la posibilidad de explorar con mayor detalle cómo selecciona los recursos insertos en este agroecosistema al momento pre- y post- fundación de sus colonias, etapa coincidente con la floración del arándano. Al momento en que las reinas de *B. pauloensis* terminan su periodo invernal el cultivo de arándano emerge como una fuente ilimitada de recursos energéticos (néctar) necesarios para sus amplios y extensos vuelos de reconocimiento espacial previos a fundar una colonia. Llegado el tiempo de seleccionar un sitio para nidificar, las reinas de *B. pauloensis* establecieron sus colonias en bordes de plantaciones de *Eucalyptus spp.*, *Pinus taeda* y barreras rompe viento de *Casuarina sp.* zonas donde el sustrato se encuentra poco compactado y la deposición de materia vegetal muerta le facilitan la realización de una cámara de cría inicial para su colonia (Goulson, 2010). Posteriormente a la fundación de las colonias, las reinas de *B. pauloensis* comienzan con la cría de las futuras obreras por lo que se produce un cambio en el forrajeo debido a la necesidad de recursos proteicos (polen) para esta etapa de su ciclo de vida. En este momento las reinas reducen la distancia y área de forrajeo, seleccionando pocas especies florales nativas presentes en áreas con mayor heterogeneidad de recursos

(hábitats semi-naturales y frutales) colindantes a sus nidos y reducen el uso de los recursos alimenticios aportados por el arándano en ~ 91 %. Esta dinámica se encuentra condicionando el grado de interacción que presenta *B. pauloensis* a lo largo del tiempo con los cultivos de arándano de este agroecosistema. Su interacción con las flores presentó una mayor eficiencia en relación a las generadas por *A. mellifera* (una eficiencia 5 veces superior en relación a su frecuencia de visita), produciendo con muchas menos visitas más semillas por fruto y un porcentaje de formación de frutos similar. Estos resultados respaldan lo observado por **Javorek et al. (2002)** en lotes de *Vaccinium angustifolium* en Deber (Canadá). Sin embargo, su influencia sobre la formación de frutos no fue lineal para su frecuencia de visita, lo que sugiere que existe un rango óptimo de interacciones más allá del cual un aumento en las visitas no es beneficioso (o incluso perjudicial) para la productividad del cultivo (**Rollin & Garibaldi, 2019**). Esta tesis provee evidencias de que una media de entre 2-3 visitas/flor/día de *B. pauloensis* ejerce un efecto positivo sobre la formación de frutos, pero valores cercanos a 6 vistas/flor/día impactan negativamente. **Sáez et al. (2014)** han observado patrones similares generados por *B. terrestris* en cultivos de frambuesa, aunque en gradientes mucho más marcados (~ 4 vs. ~300 visitas/flor/día). Este tipo de relación muestra un marcado efecto denso dependiente en función del número de visitas recibidas en las unidades florales (**Morris et al., 2010**), presentando una carga óptima de visitas para la generación máxima de frutos y al superarse este umbral produce un detrimento de la productividad. Este efecto puede estar generado por varios factores: competencia polínica conoespecífica o heteroespecífica, remoción de polen conoespecífico, taponamiento físico de los pistilos por múltiples tubos polínicos y/o ruptura mecánica de los pistilos (**Gutiérrez-Arellano & Mulligan, 2018**).

En cuanto a la reproducción del arándano (*V. corymbosum* var. Emerald), se corroboró su baja autogamia espontánea y, por consiguiente, su gran dependencia a la polinización entomófila. Se ha cuantificado en promedio un 73 % más de fruta formada (65.75 – 81.33%; ver capítulo 2) en comparación con la generada por autogamia. La calidad de la fruta tuvo marcadas diferencias entre los diferentes tratamientos de polinización del arándano, aunque no fueron conspicuas estas diferencias al momento de comparar diferentes tipos de polinización entomológica. La formación de frutos fue mayor en plantas solo polinizadas por *A. mellifera*, aún frente a las comunidades completas de polinizadores (manejados más nativos). Esto nos podría estar indicando que un servicio de polinización con una carga de 10 colmenas/ha dentro del cultivo de arándano todavía no estaría cubriendo la demanda de este servicio, dado que al triplicar la relación de colmenas/ha aumenta el porcentaje de fructificación en un

5%, en este caso representando una ganancia de USD 3500/ha, estimado por el valor del aumento de la fruta formada, con una inversión de USD 936.5/ha por este servicio (datos obtenidos en el informe de APAMA 2015 y la cotización del dólar de octubre del mismo año). Además, se resalta que, aunque la polinización entomófila no presentó la mayor formación de frutos, sí produjo el mayor número de semillas/fruto. Este resultado se encuentra en consonancia con los resultados propuestos por **Dainese et al. (2019)** en donde se encuentra un efecto positivo de la diversidad de visitantes florales sobre la polinización del arándano (Figura S1: árbol de efecto, en mediana e intervalo de densidad del 90%, 0.11 [0; 0.21]; datos originales correspondientes al Capítulo 3), entre otros varios cultivos de interés económica del mundo.

A continuación, se presenta a modo de resumen visual un diagrama con las principales relaciones en cada una de las escalas de observación y sus efectos (**Figura 5.1**). Luego, se señalan los principales avances en las diferentes escalas y se identifican un conjunto de posibles líneas de investigación a seguir en el futuro, además de las limitaciones de este estudio. Por último, se presentan las conclusiones finales con los aportes al conocimiento que generó esta tesis para las diferentes áreas temáticas.

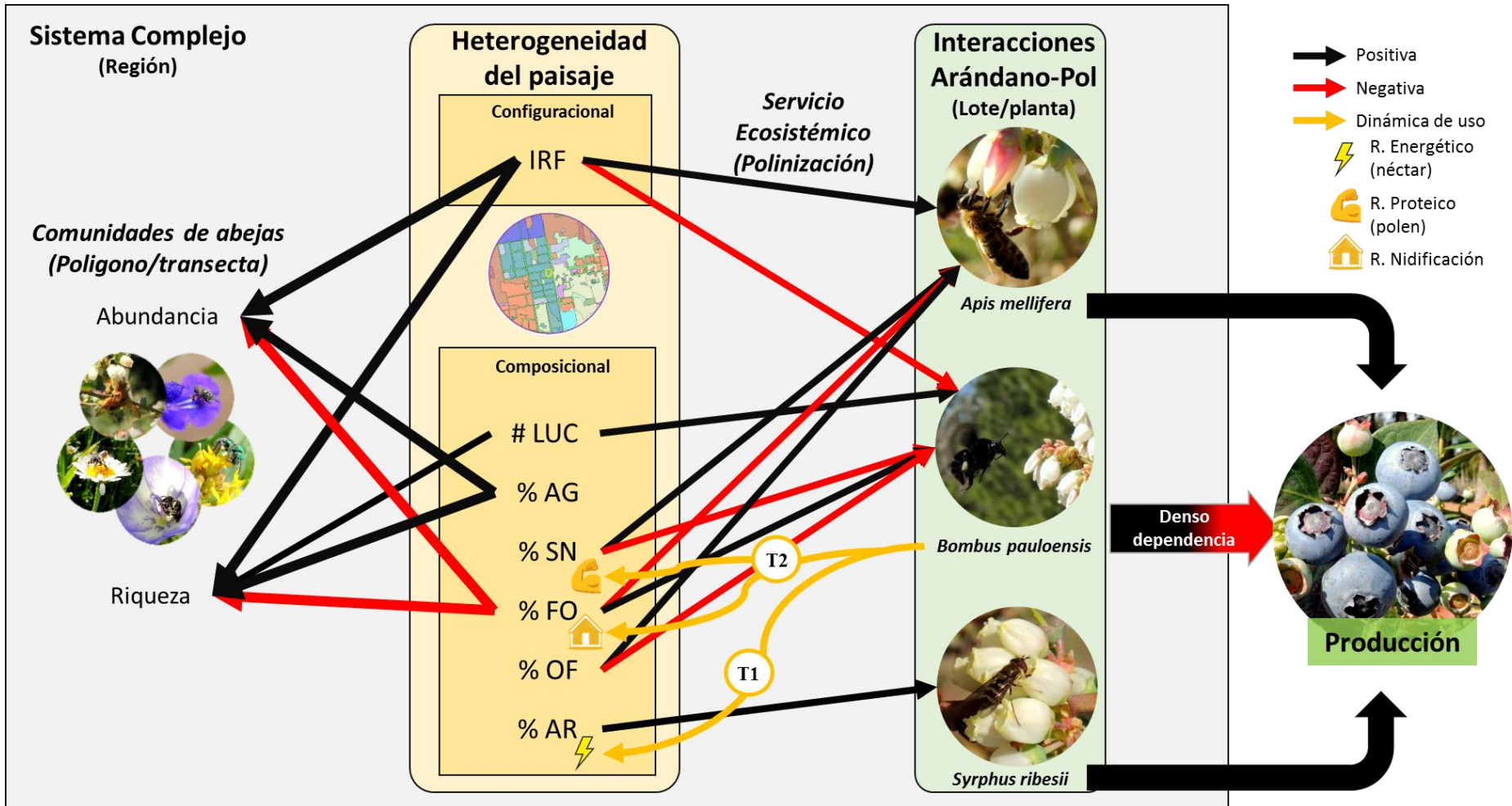


Figura 5.1. Diagrama simplificado de la tesis que resume los principales resultados obtenidos en las diferentes escalas de observación (Regional y local). La dirección y color de las flechas de relación determinan la influencia (+/-) de las variables predictoras (origen de las flechas) sobre los estimadores. Además, se incluye la dinámica de utilización de los recursos presentes en el agroecosistema por las reinas de *B. pauloensis* (flechas amarillas) en donde se explicitan los principales recursos utilizados al momento pre- (T1) y post- (T2) fundación de sus nidos y en que usos del suelo principalmente los adquiere. **Referencias:** #LUC, Riqueza de hábitats; IRF, Diversidad de recursos florales; %AG, cobertura por Agricultura; %SN, Cobertura por áreas Semi-naturales; %FO, cobertura por plantaciones Forestales; %OF, cobertura por frutales (excluyendo arándano); %AR, cobertura por cultivos de arándano. Se denota que las líneas de mayor grosor corresponden a las relaciones más consistentes.

5.1- Escala regional de observación

Los resultados de esta tesis indican consistentemente que la heterogeneidad del paisaje tanto configuracional como composicional determinan la estructura de las comunidades de abejas. A esta escala, la diversidad de recursos florales (IRF) fue el indicador más consistente estructurando a las comunidades de abejas (abundancia, riqueza de especies y diversidad). Los usos del suelo insertos en paisajes con una mayor diversidad de recursos florales tendrán comunidades de abejas más resilientes y conservarán las interacciones brindadas por especies únicas. A pesar de que la riqueza de hábitats presentes en los usos del suelo estudiados no tuvo efectos directos sobre las comunidades de abejas, esta variable ejerce un efecto aditivo positivo junto a la diversidad de recursos florales. Dentro del área estudiada se encuentran usos del suelo contrastantes en donde la diversidad de recursos florales se presenta como el factor limitante para las comunidades de abejas. Por lo tanto, queda evidenciado en esta tesis que la diversidad de recursos botánicos surge como un factor importante para sustentar comunidades de abejas diversas, aumentando el servicio ecosistémico de polinización dentro de los diferentes usos del suelo (**Ghazoul et al., 2006; Scriven et al., 2013; Alignier et al., 2020**).

En el paisaje inserto en el Espinal entrerriano, los usos del suelo se presentan como un mosaico complejo con diferentes características estructurales y de fisonomía vegetal. Desde este punto de vista, y contrariamente a lo esperado, las áreas agrícolas surgieron como fuentes de gran cantidad de recursos nutricios que podrían aportar a la sustentabilidad de las comunidades de abejas, sugiriendo que ciertas especies oligoléticas pueden beneficiarse tanto como las especies poliléticas de estos sistemas (**Grundel et al., 2010**). Las áreas semi-naturales, en comparación con otros hábitats con diferencias a lo largo de un gradiente de heterogeneidad/intensificación productiva, son hábitats distintos en su composición de abejas, caracterizados por ser ricos en especies endémicas y, por ende, potencialmente importantes para la conservación (**Guida Johnson & Zuleta, 2013**). Por lo tanto, en esta tesis se destaca la función de las áreas semi-naturales, tanto los parches como los corredores, consistente con la teoría de metapoblaciones. Las cuales, cumplen una función fundamental en la conservación de la biodiversidad de plantas y polinizadores, favoreciendo el movimiento de las poblaciones de abejas y el flujo de polen. Las plantaciones forestales, presentando baja heterogeneidad configuracional espacio-temporal, escasez de recursos florales, disponibilidad limitada de sitios para la nidificación y un sombreado casi total producido por su dosel en sistemas de producción extensivos con gran densidad de plantación, representan el uso del suelo que mayoritariamente afecta negativamente a las comunidades de abejas.

A escala regional, fue posible verificar que dentro de las mismas comunidades de abejas existe una diversidad de respuestas frente a los mismos componentes de la heterogeneidad del paisaje. Se ha visto que especies de abejas subsociales que nidifican en la madera (Ej.: *Ceratina spp.*) como abejas que nidifican en cavidades preexistentes (Ej.: *Megachile spp.*) se ven afectadas negativamente por el aumento de la superficie de cobertura por cultivos agrícolas, mientras que especies de abejas comunales que hacen sus nidos en el suelo (Ej.: *Augochloropsis spp.*) se beneficiaron con esto mismo. Se destaca que pocos estudios han evaluado la respuesta de la abundancia de las abejas de acuerdo a los rasgos de respuesta funcional que expliquen hábitos de vida de las especies que conforman las comunidades (**da Encarnação Coutinho et al., 2018**), siendo la evaluación del desempeño de estos conjuntos de rasgos lo que podría resultar en una forma prometedora de identificar qué grupos son los más sensibles a la intensificación del uso del suelo por prácticas productivas.

Una de las principales causas de los efectos del paisaje encontrados en esta tesis es la distribución provincial de zonas agroeconómicas homogéneas de producción (**Engler et al., 2008**). Esta regionalización del paisaje, está asociada a características ambientales y topográficas que delimitan áreas con mayor aptitud para las diferentes prácticas productivas, determinando la ubicación de usos del suelo asociados a un manejo tecnológico particular (siembra directa, rotaciones, aplicación de agroquímicos, etc.). En general, la diversidad de especies y los procesos ecológicos son modelados por el paisaje agrícola y las plantaciones forestales, con sus paquetes tecnológicos asociados (**Soriano & Aguiar, 1998**). En estos casos, la diversidad de recursos alimenticios (flores) relacionados a la riqueza de hábitats a escala regional, es fundamental para mantener comunidades de abejas diversas, incluso en paisajes donde la intensidad de gestión en los campos es alta como ocurre en gran parte del Espinal entrerriano (**Gámez-Virúés et al., 2015**). En este sentido, se podría favorecer la diversidad de interacciones y el servicio de polinización asociado, dentro de paisajes simplificados por manejos convencionales de producción, a través de la gestión de los recursos florales presentes en el entorno brindando recursos complementarios para cubrir las necesidades de las poblaciones de abejas en todas las etapas de su ciclo de vida y, de esta forma, propiciar el establecimiento de especies especializadas y con requerimientos particulares.

5.2- Escala de paisaje (agroecosistema) y local de observación

Los hallazgos a partir de esta tesis revelaron que la heterogeneidad compositiva del paisaje a escala local es importante para estructurar las comunidades de polinizadores en agroecosistemas de arándano, manejados convencionalmente como los encontrados en la zona estudiada. Tanto la presencia de recursos diversos, forrajeros y para nidificar, como la riqueza de hábitats entorno a los lotes afectaron la frecuencia de visita observada para las comunidades de polinizadores, aunque no se observaron efectos sobre la riqueza del ensamble de polinizadores censados. En general, las interacciones de las especies dominantes del ensamble fueron quienes se vieron afectadas significativamente por el contexto, resultados que son desenmascarados sólo cuando se analizó a las especies separadamente, ya que, en cierto caso (*B. pauloensis*) la dirección de la relación es opuesta al resto.

Apis mellifera, la especie más abundante en el medio con aproximadamente el 70% de las visitas observadas, aumentó su frecuencia de visita por unidad floral a medida que la cantidad de recursos florales y la cobertura por áreas semi-naturales creció. Este patrón podría ser explicado por el comportamiento generalista de esta especie, por el cual la diversidad de recursos nutricios favorece el crecimiento poblacional (**Holzschuh et al., 2011**). Además, se puede resaltar la influencia negativa del aumento en la superficie cultivada sobre el servicio brindado por esta especie, ya que, la floración masiva genera una cantidad de recursos florales (~ 9 millones de flores / ha) que excede la capacidad de las poblaciones de *A. mellifera* actuales para suplir este servicio de polinización (**Aizen & Harder, 2007**), sumando efectos indirectos como la disminución de la polinización de especies botánicas silvestres (**Holzschuh et al., 2011**). Respecto a esta especie, la homogenización de la agricultura (aumento del área cultivada con una sola especie, como son los cultivos de soja o arándano en la actualidad) no sería una buena estrategia para mantener o mejorar sus poblaciones. En este caso, una agricultura diversa (mayor heterogeneidad espacial y diversidad de recursos florales) beneficiaría la presencia de *A. mellifera* aumentando su grado de interacción en general y particularmente sobre el cultivo focal (en este caso el arándano) en mayor medida que paisajes mas homogéneos y con reducida riqueza de recursos florales.

La interacción de *B. pauloensis* estuvo mayormente modelada por la presencia de recursos para su nidificación (relación positiva con un aumento de la riqueza de hábitats y la cobertura con plantaciones forestales). Esta especie de hábitos tanto de nidificación como de alimentación mas

especializados, no se relaciona con una comunidad diversa ni abundante de plantas en el paisaje como se vio para *A. mellifera*. Por lo tanto, especies especialistas como esta tienen requerimientos de recursos florales más específicos que se encuentran en torno al cultivo de arándano y en áreas semi naturales presentes en el paisaje. Esto podría deberse a que existen especies florales más atractivas en el medio las cuales son seleccionadas por *B. pauloensis* frente a la floración masiva del arándano (ver **Tabla 3.2**) (Dicks et al., 2015; Goulson et al., 2015).

Frente a estos resultados, se pone en manifiesto la influencia de la heterogeneidad compositiva del paisaje a escala local en la estructura de las interacciones realizadas por los actores principales, manejados o nativos. El efecto de la remoción de la vegetación remanente con herbicidas, la eliminación de las zonas relegadas y la homogenización de los recursos presentes en torno a los agroecosistemas tiene un impacto negativo (Kremen & Gonigle, 2015; Ekroos et al., 2016) a través de la reducción instantánea de los recursos alimenticios esenciales para la culminación del ciclo de vida de los actores que brindan el servicio de polinización. Por lo tanto, dependiendo de la gestión de los predios productivos, las comunidades de polinizadores podrían persistir en hábitats ricos en especies florales en torno a los cultivos, mitigando en cierta medida el impacto generado por el monocultivo (Deguines et al., 2014). Mediante la restauración de parches ricos en recursos, tanto nutricionales como para su nidificación, se podría promover la presencia de especies nativas que provean el servicio de polinización dentro de paisajes agrícolas intensivos como los examinados en esta tesis.

5.3- Tratamientos de polinización y eficiencia de diferentes polinizadores de *Vaccinium corymbosum*

Los resultados expuestos en esta tesis presentan un enfoque innovador al relacionar factores reproductivos y ecológicos que influyen la frecuencia de interacción a escala local y su efecto ejercido en la formación de frutos, morfología y calidad interna de los frutos formados. Esta información es relevante para el manejo del servicio de polinización en cultivos de *V. corymbosum*, tanto como una herramienta fundamental para la gestión eco-amigable de agroecosistemas que prioricen la conservación de la biodiversidad como un bien *per se* con un valor intrínseco asociado al servicio ecosistémico que brinda (Gill et al., 2016; Winfree et al., 2018; Kremen, 2018).

La formación de frutos por polinización entomófila presentó la mayor media, con valores entre un 65.75 – 81.33% superiores a lo observado por autopolinización, además de frutos más grandes, pesados

y de ~ 7 – 11 veces más semillas por baya. Estos valores indican que el arándano es un cultivo de alta dependencia a la polinización entomófila (**Chacoff et al., 2010**) y es preciso tener en cuenta este aspecto en la planificación de los manejos culturales realizados en los predios productivos. Se observó un efecto positivo de la interacción de *A. mellifera* y *S. ribesii* en la formación de frutos y, un efecto denso dependiente en función a las visitas de *B. pauloensis*, pudiendo generar daños en las estructuras reproductivas de las unidades florales cuando estas son excesivas (daño de la corola por robo de néctar o deterioro mecánico del pistilo por sobre polinización) (**Maloof & Inouye, 2000**). Además, en lo que respecta a la proporción de frutos formados por especies comerciales, *A. mellifera* se diferenció significativamente de *B. pauloensis* con un 11.25% más frutos/rama. Aun frente a esto, *B. pauloensis* mostró una mayor eficiencia en su interacción ya que con ~ 5 veces menos visitas el número de semillas/fruto fue superior (**Javorek et al., 2002**).

En estos agroecosistemas, las colonias de abejas se administran para suministrar servicios de polinización en los cultivos, pero confiar sólo en las abejas para la polinización es cada vez más arriesgado. Con el paso de los años los apicultores experimentan tasas cada vez mayores de pérdidas de colmenas debido a los efectos combinados de pesticidas, enfermedades, cambios en el hábitat y el clima (**Requier et al., 2018**). Este estudio muestra que incluso para abejas manejadas (caso de *A. mellifera*), mantener hábitats diversos y ricos de especies florales, mejora el servicio de polinización brindado por esta especie. Las especies de polinizadores nativos pueden sustituir a la abeja melífera y, a menudo, brindan servicios superiores (**Garibaldi et al., 2013**). Además, en ciertos casos donde los polinizadores dominantes se encuentran amenazados, las especies relativamente raras aportan contribuciones esenciales a la función de polinización (Ej. *Syrphus ribesii*). La rotación de especies entre sitios es la razón por la cual se necesitan tantas especies, a escala local, para proporcionar una polinización adecuada. Esta tesis apoya firmemente la importancia del mantenimiento de la biodiversidad en los agroecosistemas, tanto para proveer servicios de polinización como para otras funciones y servicios ecosistémicos que sustentan estos sistemas productivos.

5.4- Dinámica de movimiento y uso de los recursos en el agroecosistema

Este es uno de los primeros estudios que demuestra cómo los recursos utilizados por reinas de abejorros cambian con el tiempo y son obtenidos de áreas remanentes semi-naturales que se encuentran rodeando los campos productivos como hábitat de forrajeo para su sustento. Los sistemas heterogéneos

proporcionan diversos recursos que son explotados por las reinas de *B. pauloensis* en diferentes momentos de su ciclo de vida. Los campos de arándanos aparecen como un recurso importante al comienzo de su ciclo de vida hasta el momento de anidar. Los bordes de las plantaciones forestales parecen ofrecer un hábitat para la nidificación de abejas nativas cuando están adyacentes a hábitats con gran diversidad floral y las áreas semi-naturales las aprovechan en el momento que necesitan una dieta rica en proteínas para la cría de sus obreras. La gestión y conservación de estos hábitats semi-naturales es una parte importante para lograr la sostenibilidad de los agroecosistemas, ya que complementan las necesidades nutricionales de las abejas en diferentes etapas de su ciclo de vida (**Rao & Strange, 2012**) y proporcionan sitios de anidación. Los hábitats semi-naturales proporcionan recursos esenciales para la formación y supervivencia de la casta de obreras que, al emerger, tomará la tarea de provisión de polen y néctar a la colonia (**Redhead et al., 2016**).

Esta tesis contribuye a la comprensión de cómo los abejorros utilizan diferentes recursos en su ciclo de vida, presentando información valiosa para planes de conservación y gestión sostenible de la tierra. Se sugiere que, para la conservación de las abejas silvestres en los agroecosistemas, los responsables de la tierra deben promover y propiciar su presencia considerando los recursos requeridos durante el ciclo de vida completo de las especies buscadas y no solo focalizar las actividades durante los períodos donde es necesaria la interacción de los individuos con el cultivo.

5.5- Líneas de investigación a futuro

Durante la elaboración de esta tesis fueron identificados algunos aspectos que resultan promisorios para futuros estudios. Primero, el enfoque funcional de las comunidades de abejas y, principalmente, el estudio de rasgos de respuesta funcional con respecto a la heterogeneidad compositiva del paisaje y el efecto de la pérdida de especies con rasgos particulares sobre la calidad del servicio de polinización resultante es un aspecto que merece mayor atención, debido a la escasa información disponible para nuestra región. A futuro, es necesaria una línea de investigación que pueda evaluar el papel de las diferentes especies y la dinámica de transferencia del polen en sistemas complejos, utilizando análisis palinológico en las diferentes especies de abejas encontradas en los diferentes ambientes, con la idea de seguir el flujo de polen de las especies silvestres. Además, se debería tener en cuenta la eficiencia del transporte de polen por parte de las especies de abejas, lo que resultaría en el aumento o disminución de la calidad del servicio de polinización.

Segundo, sería interesante modelar a escalas regionales la dinámica de flujo de especies de abejas entre comunidades lo que podría estar estructurado por la heterogeneidad del paisaje, tanto compositiva como configuracional. La distancia a la que pueden dispersarse los polinizadores depende de la estructura del paisaje en la que están insertos, de su tamaño corporal y su capacidad de vuelo (**Steffan-Dewenter et al., 2002; Greenleaf et al., 2007; Rands & Whitney, 2011**). Dado que la mayoría de los polinizadores nativos observados tuvieron pequeño y mediano tamaño, una estructura espacial con hábitats que sirvan de refugio y aprovisionamiento, más conectados y de mejor calidad los beneficiaría. Además, se ha visto que en ciertos polinizadores (*B. pauloensis*) el sitio donde se establecían los nidos tuvieron una mayor relevancia, en comparación con la diversidad de flores, a la hora de seleccionar los recursos florales que visitaban. Por esto, se propone el estudio de los hábitos y requerimientos de anidación para diferentes especies representativas de las comunidades de abejas.

Tercero, entre los recursos que la estructura del agroecosistema puede ofrecer, un aspecto no explorado es la posibilidad y disponibilidad de sitios para la nidificación de los visitantes florales. Además, el Índice de recursos florales (IRF) mostró una buena explicación de los patrones de las comunidades de abejas (escala regional) y del grado de interacción de las especies dominantes dentro del cultivo (escala local), pero requiere un gran conocimiento de las comunidades botánicas presentes y de su fenología floral. Sin duda las otras métricas usadas no tienen la sensibilidad observada para este estimador, por lo que se podría explorar otras variables más sencillas de cuantificar que sean buenas alternativas de aproximación de este índice.

Cuarto, la diversidad de recursos presentes en áreas relegadas dentro de los agroecosistemas y su cercanía a los cultivos debería ser una variable a tener en cuenta en próximos estudios de este tipo. En estudios futuros, podría elaborarse un diseño en donde algunos sitios presenten áreas sin ningún tipo de manejo representando zonas fuente de biodiversidad y relacionar su presencia y cercanía con la productividad del cultivo. Dentro de los agroecosistemas en producción, los factores que influyen en el “manejo sitio-específico” quedan en mano de cada encargado por lo que sería un importante aporte en la gestión predial.

Y quinto, la utilización de tecnología de telemetría para la identificación de patrones de comportamiento en especies de polinizadores nativos (*B. pauloensis*), que de otro modo serían difíciles de determinar, da la posibilidad de responder nuevas incógnitas al proveer una herramienta útil al momento de recopilar estos datos. La idea de continuar esta línea de trabajo utilizando equipamiento

que permita estudiar especies de menor tamaño posibilitaría una mayor comprensión de cuál es la dinámica de movimiento en diferentes grupos funcionales (abejas de diferente tamaño y capacidad de vuelo).

5.6- Limitaciones del estudio

A lo largo de este trabajo han surgido ciertas incógnitas en lo que respecta a la estructura del diseño, la validez de la metodología y la forma de cálculo de algunas variables, por lo que en esta sección se intentara aclarar y replantear las implicancias de estos problemas en la interpretación de los resultados. Una de las limitaciones de este trabajo es que la elección de las unidades muestrales del capítulo 1 fue pensada para comparar los usos del suelo predominantes y que el análisis de heterogeneidad surge a posterior al ver que entre usos del suelo se comparten coberturas vegetales como una forma de explicar por qué se observan los patrones resultantes. Por ello, la heterogeneidad que se encontró en estos usos está condicionada por la elección inicial basada en el uso predominante de la tierra (agro-ganadero, forestal o de usos mixtos), por lo que los resultados podrían estar siendo confundidos entre estos dos componentes del paisaje, sólo por una cuestión de cómo se planificó el diseño inicial. Al respecto, la definición de las unidades muestrales (polígonos) pensando en un diseño exclusivo para evaluar el efecto de los componentes de la heterogeneidad compositiva deberían haber incluido polígonos con una heterogeneidad estructural intermedia a cada uno de los usos del suelo predominantes, aunque la representación del uso mixto del suelo contiene a todas las coberturas vegetales en baja proporción dentro de un mismo sistema. Se cree que, aun frente a esta limitación, es valioso reportar los resultados obtenidos con respecto a la heterogeneidad compositiva del paisaje ya que nos aporta un nivel de entendimiento mayor de los procesos que ocurren a esta escala.

Otro punto al respecto, es no haber considerado las diferencias en el régimen y tipo de disturbio (frecuencia e intensidad de pastoreo, de aplicación de agroquímicos) entre los polígonos. Este aspecto pudo haber modulado la riqueza y abundancia de unidades florales y sus polinizadores. Durante este estudio se observó disturbios esporádicos en las banquinas, como la ocurrencia de pastoreo ocasional, la aplicación directa de agroquímicos o su deriva desde lotes cercanos y la alteración del suelo y la estructura vertical de la vegetación en los polígonos por el paso de maquinaria. Estos disturbios difirieron entre sitios, lo que en parte explica la marcada variabilidad entre ellos en las variables consideradas. Algunas investigaciones recientes indican que el régimen de disturbio asociado a los

campos puede ser la fuerza más prominente que modula la diversidad de vegetación espontánea en el mosaico agrícola (**Poggio et al., 2013**). Este es un aspecto que debería tenerse en cuenta para futuros estudios en estos ecosistemas.

La mayoría de los experimentos y observaciones fueron realizados durante una sola temporada, presentando implicancias en la posibilidad de generalización de los resultados debido a la falta de variación interanual de los estudios planta-polinizador, las cuales suelen ser grandes. Aun así, la forma de construcción del conocimiento fue planteada año tras año teniendo en cuenta y tratando de complementar la información obtenida en resultados de temporadas anteriores, por lo que se podría decir que en su conjunto dan una aproximación bastante acertada de los procesos que ocurren en las plantas en relación a su dependencia a los polinizadores y eficiencia de las especies principales en esta interacción, y con respecto a la interacción del ensamble de polinizadores con los lotes de arándano estudiados.

Finalmente, la estimación del índice de recursos florales se construye a través de la combinación de datos de fuentes y calidades diversas. Al respecto, se podría plantear que la información obtenida en estimaciones realizadas en diferentes años acarrearía una variabilidad temporal de las especies florales presentes sugiriendo que, en ciertos casos, se estaría sub- o sobre- estimando el aporte de especies botánicas en particular. En este caso, se resalta que el índice de recursos florales planteado es un estimador que pondera la diversidad promedio de recursos florales en el tiempo y el espacio, el cual fue diseñado para este caso en particular a modo de una aproximación innovadora para evaluar el aporte de recursos nutricios de una porción del paisaje para sustentar las comunidades de polinizadores. Por ello, aunque la información para la construcción del mismo fue diversa, se presenta como el mejor acercamiento hasta el momento del aporte de recursos florales por un uso del suelo en particular y por lo tanto nos brinda una información valiosa.

5.7- Conclusiones finales

En esta tesis se abordó la importancia de la heterogeneidad espacial en el servicio ecosistémico de polinización ejercido sobre agroecosistemas de producción de arándano del Espinal entrerriano teniendo en cuenta aspectos tradicionales del estudio de comunidades, como son la riqueza y abundancia de organismos, además de sus aspectos funcionales, como sus interacciones y el servicio ecosistémico que proveen las comunidades de insectos. El estudio de este complejo sistema multifuncional implicó la utilización de diferentes escalas de observación y análisis, contribuyendo al

conocimiento de cómo los componentes de la heterogeneidad del paisaje afectan las comunidades de polinizadores, condicionando la productividad en los agroecosistemas.

5.7.1- Aportes para el área temática

En general, para los fenómenos considerados, la escala regional fue la más importante y consistente en la estructuración de las comunidades, la escala local en la regulación del servicio de polinización, a través del aporte generado por los ensambles de polinizadores y reflejándose en la formación y calidad de la fruta de arándano los procesos ocurridos en estas escalas superiores. La conservación de los recursos florales y una amplia heterogeneidad espacial, principalmente en sistemas de producción extensiva (sistemas agrícolas y plantaciones forestales), pareciera ser fundamental para sostener la biodiversidad en las comunidades y aumentar la calidad del servicio de polinización en los agroecosistemas (Miljanic et al., 2018). Estos resultados subrayan la importancia de considerar tanto la heterogeneidad compositiva como la configuracional del paisaje en los análisis, y las interacciones entre el manejo local y los componentes del paisaje (Martin et al., 2019). Las interacciones en particular resaltan la necesidad de mantener una alta heterogeneidad del paisaje, particularmente en zonas altamente gestionadas con cultivos dependientes del servicio de polinización (Loos et al., 2019).

Dado que el 87% de todas las plantas con flores dependen de los polinizadores para su reproducción, hasta cierto punto son esenciales para todos los servicios de los ecosistemas (Christmann, 2019). Si el 87% de todas las plantas con flores no pueden producir una cantidad suficiente de semillas fértiles para su regeneración debido a la pérdida de su polinizador y si la falta de polinización cruzada reduce considerablemente las posibilidades de las plantas de adaptarse al cambio climático, podrían extinguirse rápidamente en periodos de temperatura extrema, cambios en los patrones de precipitación y/o anomalías estacionales. Esto afectaría a todos los demás servicios ecosistémicos (Ej.: prevención de la erosión e inundaciones, el mantenimiento de la fertilidad del suelo, hábitats adecuados para especies relevantes como por ejemplo insectos benéficos (tanto polinizadores como controladores de plagas, dispersores de semillas y descomponedores), aumento del impacto de plagas y enfermedades) (Schweiger et al., 2019). Por lo tanto, la pérdida de polinizadores podría causar una degradación simultánea de los servicios del ecosistema, lo que inducirá respuestas humanas contraproducentes (Ej.: escasez de alimentos, aumento de los residuos, disminución de la fertilidad del suelo). La interacción del cambio climático, uno de los factores de riesgo principal para los

polinizadores, y las respuestas humanas que aumentan el declive de los polinizadores, rara vez se estudian.

5.7.2- Aportes para el manejo de polinización en cultivos

Mediante los resultados obtenidos en este trabajo se han revisado los procesos y actores que llevan a un servicio de polinización adecuado dentro de cultivos de arándano del NEA. Al respecto, se podría plantear que dicho cultivo depende del servicio de polinización en gran medida para generar un rendimiento y calidad de fruta aceptable en los mercados nacionales e internacionales. El servicio de polinización dentro de los predios productivos se ha gestionado tradicionalmente mediante la incorporación de colmenas manejadas de *A. mellifera* dentro de los cultivos, encontrando resultados satisfactorios. Se ha comprobado que dicho servicio tiene un impacto positivo sobre la productividad de las plantas, aunque, en muchos casos, las cargas de abejas por hectárea no son las adecuadas. En relación, se ha visto que al aumentar la cantidad de colmenas/ha esto se traduce en una mayor formación de frutos. Por lo que es relevante redefinir el número óptimo de colmenas/ha para tal servicio y/o combinar esta acción con un proceso de intensificación ecológica que tenga como objetivo aumentar la cantidad de especies de polinizadores que intervienen en este proceso basado en el aumento de la riqueza de hábitats y especies botánicas melitofilas en torno a los cultivos (**Garibaldi et al., 2018**).

El impacto de *B. pauloensis* en este servicio se encuentra definido en función de su densidad de interacción, mostrando efectos negativos cuando la frecuencia de visita se acerca a las 6 visitas/flor/día. Aunque este género de abejorros tiene una estrecha relación coevolutiva con las especies de *Vaccinium spp.* nativas, dada su polinización “Buzz” especializada, reflejada en una mayor eficiencia en el transporte polínico, es relevante determinar el número óptimo de visitas por unidad floral/día producidas por esta especie para que este servicio no vaya en detrimento de la productividad, transformándose en un dis-servicio (**Gutiérrez-Arellano & Mulligan, 2018**). En la última década, la oferta de colmenas producidas en biofabricas de esta especie ha aumentado con la finalidad de suplir este servicio ecosistémico en una variedad de cultivos comerciales en nuestro país (Ej.: tomate, frutilla, arándano) (<http://brometan.com/sisbio.html>). Frente a esta tendencia, se plantea ser precavidos al momento de introducir una nueva colonia dentro de estos agroecosistemas sin antes evaluar la

abundancia poblacional natural y el grado de interacción que están generando, ya que se podría estar produciendo una sobrecarga del sistema resultando en un menor rendimiento o funcionar como propágulos de reinas generando desbalances en las redes de interacción.

Los agroecosistemas de producción de arándano presentes en esta región son un buen modelo para comenzar a implementar programas de intensificación ecológica. Se ha visto que contextos con una gran heterogeneidad compositiva del paisaje y diversidad de recursos presentes, tanto alimenticios como para anidación, aumentan los beneficios en lotes productivos cercanos (**Russo et al., 2013; Pfeiffer et al., 2019**). En esta tesis se ha visto que dentro del ensamble de polinizadores de arándano se encuentran especies secundarias, como *Syrphus ribesii* o representantes del género *Allograpta*, que les dan estabilidad a las redes de interacción a través de una mayor redundancia funcional de las comunidades (**Chacoff et al., 2018; Feit et al., 2019**). Dentro de este contexto, las áreas semi-naturales remanentes cumplen una función de fuente de biodiversidad y aun los pequeños fragmentos de hábitat semi-natural contribuyen en el respaldo de las especies proveedores de servicios ecosistémicos claves para los sistemas agrícolas (**Cusser et al., 2019; Proesmans et al., 2019**).

5.7.3- Aportes para los tomadores de decisiones

Frente a la tendencia global de una preocupante rápida expansión de los cultivos dependientes de la polinización entomófila y una simplificación de la producción agropecuaria en unas pocas especies con grandes extensiones (ver particularmente el caso de Argentina en **Aizen et al., 2019**), es prioritario tomar acciones para reducir y mitigar el impacto de las prácticas con fines productivos.

Este documento nos aporta información relevante al momento de tomar decisiones a diferentes escalas: Regional, mediante herramientas del estado; y Prediales, correspondientes al manejo del agroecosistema.

Se observó que las tendencias de conversión de los usos del suelo van en dirección a el aumento de la cobertura por plantaciones forestales, especialmente forestaciones de *Eucaliptus grandis* a alta densidad, las cuales ejercen una marcada reducción en las comunidades de abejas y la provisión de servicios ecosistémicos (**Figura S5.2**). Esto es posible debido a las políticas gubernamentales favorables y la demanda mundial de productos derivados de la industria maderera. Encontrándose agravado ya que, la implantación de estos montes forestales se realiza a “costos muy accesibles” como resultado de subsidios otorgados en virtud de la *Ley de Inversión para Bosques Cultivados (Ley: 25080 y 27487)* de Argentina. Esta legislación debería ser revisada por el gobierno nacional, siendo propicio

considerar las posibles compensaciones por la expansión de las plantaciones forestales y las diferentes formas de mitigar la pérdida de servicios ecosistémicos.

Con respecto a los diferentes usos del suelo a escala regional, una medida de manejo en común es la reducción de las áreas productivas (lotes más pequeños), y la densidad de individuos por hectárea en el caso de las plantaciones forestales, acompañado con un aumento de la heterogeneidad del paisaje. La transformación de áreas del terreno no cultivadas (banquinas, bordes alrededor de los predios, líneas de alumbrado y áreas con afloraciones rocosas, inundables o abandonadas) en hábitat atractivo para los polinizadores y otros insectos beneficiosos (**Monasterolo et al., 2015**), pueden incentivar el movimiento de poblaciones específicas, aumentando de esta forma las comunidades de insectos y sus servicios ecosistémicos relacionados (**Dainese et al., 2019**).

A la hora de planificar las actividades diarias dentro de los predios de producción de arándanos encontramos con algunos manejos que, sin mayores complicaciones, aumentan el servicio de polinización en el momento de la floración. Durante las labores de limpieza de caminos de acceso se puede obviar el uso de herbicidas y remplazar con un desmalezado mecánico solo en las áreas de movimiento de personal y caminos, en el resto de las zonas donde no hay tránsito se recomienda delimitar “áreas de no intervención” con el fin de proveer recursos y estabilidad para las diferentes especies (**Mogren et al., 2016**). Si se realiza una suplementación del servicio mediante colmenas manejadas, se recomienda evaluar el estado de las colonias antes de ingresar a los lotes solo seleccionando para tal fin las más fuertes para disminuir la mortalidad. En el caso del arándano, se recomienda ingresar 10 colmenas/ha de *A. mellifera* cuando la floración general del lote está en el 10%, para encontrar mayor cantidad de flores receptivas en los cultivos.

Los resultados de esta tesis muestran que a través de la facilitación de recursos presentes en los agroecosistemas (nutricionales y usados como refugio) mediante el manejo de áreas relegadas, sería posible aumentar la abundancia y riqueza de las comunidades de polinizadores presentes en el entorno de forma equivalente a un aumento de la densidad de colmenas de *A. mellifera* por ha. Del mismo modo, el servicio de polinización a través de colonias manejadas de *B. pauloensis*, aunque se reconoce su mayor eficiencia, naturalmente se encuentra esta especie en el paisaje y utiliza activamente esta floración masiva por lo que se recomienda realizar prácticas de intensificación ecológicas para propiciar su presencia y no la inserción de colmenas foráneas.

- BIBLIOGRAFIA -

- Abrahamovich, A.H. & Díaz, N.B. (2001). Distribución geográfica de las especies del género *Bombus* Latreille (Hymenoptera, Apidae) en Argentina. *Rev Bras Entomol.* 45: 23-36.
- Abrahamovich, A.H., Telleria, M.C. & Díaz, N.B. (2001). *Bombus* species and their associated flora in Argentina. *Bee World.* 82(2): 76-87. <https://doi.org/10.1080/0005772X.2001.11099505>
- Aguilar, R., Cristóbal-Pérez, E. J., Balvino-Olvera, F. J., de Jesús Aguilar-Aguilar, M., Aguirre-Acosta, N., Ashworth, L., ... & Bernardello, G. (2019). Habitat fragmentation reduces plant progeny quality: a global synthesis. *Ecology letters*, 22(7), 1163-1173. <https://doi.org/10.1111/ele.13272>
- Ahrenfeldt, E. J., Klatt, B. K., Arildsen, J., Trandem, N., Andersson, G. K. S., Tschardtke, T., ... & Sigsgaard, L. (2015). Pollinator communities in strawberry crops—variation at multiple spatial scales. *Bulletin of entomological research*, 105(4), 497-506. <https://doi.org/10.1017/S000748531500036X>
- Aizen, M. A., & Feinsinger, P. (1994). Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine 'Chaco Serrano'. *Ecological applications*, 4(2), 378-392. <https://doi.org/10.2307/1941941>
- Aizen, M. A., & Feinsinger, P. (2003). Bees not to be? Responses of insect pollinator faunas and flower pollination to habitat fragmentation. In *How landscapes change* (pp. 111-129). Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-662-05238-9_7
- Aizen, M. A., & Harder, L. D. (2007). Expanding the limits of the pollen-limitation concept: effects of pollen quantity and quality. *Ecology*, 88(2), 271-281. <https://doi.org/10.1890/06-1017>
- Aizen, M. A., Garibaldi, L. A., Cunningham, S. A., & Klein, A. M. (2008). Long-term global trends in crop yield and production reveal no current pollination shortage but increasing pollinator dependency. *Current biology*, 18(20), 1572-1575. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.08.066>
- Aizen, M. A., & Harder, L. D. (2009). The global stock of domesticated honey bees is growing slower than agricultural demand for pollination. *Current biology*, 19(11), 915-918. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.03.071>
- Aizen, M. A., Aguiar, S., Biesmeijer, J. C., Garibaldi, L. A., Inouye, D. W., Jung, C., ... & Pauw, A. (2019). Global agricultural productivity is threatened by increasing pollinator dependence without a parallel increase in crop diversification. *Global Change Biology*. <https://doi.org/10.1111/gcb.14736>
- Akçakaya, H. R., Mills, G., & Doncaster, C. P. (2007). The role of metapopulations in conservation. *Key topics in conservation biology*, Blackwell, Oxford. pp 64-84. ISBN-10: 1-4051-2249-8
- Alignier, A., Solé-Senan, X. O., Robleño, I., Baraibar, B., Fahrig, L., Giralt, D., ... & Siriwardena, G. (2020). Configurational crop heterogeneity increases within-field plant diversity. *Journal of Applied Ecology*. 00: 1-10. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13585>

- Allen, A. M., & Singh, N. J. (2016). Linking movement ecology with wildlife management and conservation. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3, 155. <https://doi.org/10.3389/fevo.2015.00155>
- Allen, T. F. H., & Hoekstra, T. W. (1992). *Towards a Unified Ecology*. Columbia University Press. New York.
- Allen-Wardell, G., Bernhardt, P., Bitner, R., Burquez, A., Buchmann, S., Cane, J., ... & Inouye, D. (1998). The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation biology*, 8-17. <https://www.jstor.org/stable/2387457>
- Andersson, G. K., Rundlöf, M., & Smith, H. G. (2012). Organic farming improves pollination success in strawberries. *PloS one*, 7(2), e31599. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031599>
- Arbulo, N., Santos, E., Salvarrey, S., & Invernizzi, C. (2011). Proboscis length and resource utilization in two Uruguayan bumblebees: *Bombus atratus* Franklin and *Bombus bellicosus* Smith (Hymenoptera: Apidae). *Neotropical Entomology*, 40(1), 72-77. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-566X2011000100010>
- Archer, C. R., Pirk, C. W. W., Carvalheiro, L. G., & Nicolson, S. W. (2014). Economic and ecological implications of geographic bias in pollinator ecology in the light of pollinator declines. *Oikos*, 123(4), 401-407. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00949.x>
- Ashworth, L., Quesada, M., Casas, A., Aguilar, R., & Oyama, K. (2009). Pollinator-dependent food production in Mexico. *Biological Conservation*, 142(5), 1050-1057. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.01.016>
- Astegiano, J., Massol, F., Vidal, M. M., Cheptou, P. O., & Guimarães Jr, P. R. (2015). The robustness of plant-pollinator assemblages: linking plant interaction patterns and sensitivity to pollinator loss. *PloS one*, 10(2). [10.1371/journal.pone.0117243](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117243)
- Azpiroz, A. B., Isacch, J. P., Dias, R. A., Di Giacomo, A. S., Fontana, C. S., & Palarea, C. M. (2012). Ecology and conservation of grassland birds in southeastern South America: a review. *Journal of Field Ornithology*, 83(3), 217-246. <https://doi.org/10.1111/j.1557-9263.2012.00372.x>
- Baguette, M., Blanchet, S., Legrand, D., Stevens, V. M., & Turlure, C. (2013). Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks. *Biological Reviews*, 88(2), 310-326. <https://doi.org/10.1111/brv.12000>
- Baldi, G., & Paruelo, J. M. (2008). Land-use and land cover dynamics in South American temperate grasslands. *Ecology and Society*, 13(2). <https://www.jstor.org/stable/26267957>
- Balvanera, P., Pfisterer, A. B., Buchmann, N., He, J. S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., & Schmid, B. (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology letters*, 9(10), 1146-1156. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00963.x>
- Banaszak-Cibicka, W., & Żmihorski, M. (2012). Wild bees along an urban gradient: winners and losers. *Journal of Insect Conservation*, 16(3), 331-343. <https://doi.org/10.1007/s10841-011-9419-2>
- Bartomeus, I., Ascher, J. S., Gibbs, J., Danforth, B. N., Wagner, D. L., Hedtke, S. M., & Winfree, R. (2013). Historical changes in northeastern US bee pollinators related to shared ecological traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(12), 4656-4660. <https://doi.org/10.1073/pnas.1218503110>

- Bartomeus I, Potts SG, Steffan-Dewenter I, Vaissiere BE, Woyciechowski M, Krewenka KM. (2014). Contribution of insect pollinators to crop yield and quality varies with agricultural intensification. *PeerJ*, 2, e328. <https://doi.org/10.7717/peerj.328>
- Basu, P., Parui, A. K., Chatterjee, S., Dutta, A., Chakraborty, P., Roberts, S., & Smith, B. (2016). Scale dependent drivers of wild bee diversity in tropical heterogeneous agricultural landscapes. *Ecology and evolution*, 6(19), 6983-6992. <https://doi.org/10.1002/ece3.2360>
- Basualdo, M. & Rodríguez, E.M. (2009) Resultados de la Evaluación de la actividad de forrajeo de *Bombus atratus* en Tomate. Informe Técnico. Convenio Brometán-INTA. Tandil, Argentina. 10 pp.
- Basualdo, M., Messina N., Rodríguez E.M. & Rivadeneira M. F. (2013) *Bombus atratus* (Hymenoptera: Apidae) como polinizador de arándanos (*Vaccinium corymbosum* L.). XXXIV Congreso Argentino de Horticultura. Tucumán, 24-26 septiembre de 2013. pp. 205.
- Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems* (No. Sirsi: i9781405111171).
- Beltran, R., & Traveset, A. (2018). Networks of interaction between flowers and hymenopters in two coastal communities. Effects of habitat loss. *ECOSISTEMAS*, 27(2), 102-114. 10.7818/ECOS.1409
- Benjamin, F. E., & Winfree, R. (2014). Lack of pollinators limits fruit production in commercial blueberry (*Vaccinium corymbosum*). *Environmental entomology*, 43(6), 1574-1583. <https://doi.org/10.1603/EN13314>
- Benton, T. G., Vickery, J. A., & Wilson, J. D. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key?. *Trends in ecology & evolution*, 18(4), 182-188. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00011-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00011-9)
- Bergman, K. O., Askling, J., Ekberg, O., Ignell, H., Wahlman, H., & Milberg, P. (2004). Landscape effects on butterfly assemblages in an agricultural region. *Ecography*, 27(5), 619-628. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.03906.x>
- Bezerra, A. D. M., Pacheco Filho, A. J., Bomfim, I. G., Smagghe, G., & Freitas, B. M. (2019). Agricultural area losses and pollinator mismatch due to climate changes endanger passion fruit production in the Neotropics. *Agricultural Systems*, 169, 49-57. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2018.12.002>
- Bianchi, F. J., Booij, C. J. H., & Tscharrnke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1595), 1715-1727. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3530>
- Biesmeijer, J. C., Roberts, S. P., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., ... & Settele, J. (2006). Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313(5785), 351-354. <http://doi.org/10.1126/science.1127863>
- Birtele, D., & Hardersen, S. (2012). Analysis of vertical stratification of Syrphidae (Diptera) in an oak-hornbeam forest in northern Italy. *Ecological research*, 27(4), 755-763. <https://doi.org/10.1007/s11284-012-0948-2>

- Blaauw, B. R., & Isaacs, R. (2014). Flower plantings increase wild bee abundance and the pollination services provided to a pollination-dependent crop. *Journal of Applied Ecology*, 51(4), 890-898. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12257>
- Blitzer, E. J., Dormann, C. F., Holzschuh, A., Klein, A. M., Rand, T. A., & Tschardtke, T. (2012). Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 146(1), 34-43. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.09.005>
- 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.
- Bommarco, R., Biesmeijer, J. C., Meyer, B., Potts, S. G., Pöyry, J., Roberts, S. P., ... & Öckinger, E. (2010). Dispersal capacity and diet breadth modify the response of wild bees to habitat loss. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1690), 2075-2082. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2221>
- Bommarco, R., Lundin, O., Smith, H. G., & Rundlöf, M. (2011). Drastic historic shifts in bumble-bee community composition in Sweden. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1727), 309-315. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.0647>
- Bommarco, R., Kleijn, D., & Potts, S. G. (2013). Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security. *Trends in ecology & evolution*, 28(4), 230-238. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.012>
- Borie, M., & Hulme, M. (2015). Framing global biodiversity: IPBES between mother earth and ecosystem services. *Environmental Science & Policy*, 54, 487-496. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2015.05.009>
- Bourke, D., Stanley, D., O'Rourke, E., Thompson, R., Carnus, T., Dauber, J., ... & Dolan, L. (2014). Response of farmland biodiversity to the introduction of bioenergy crops: effects of local factors and surrounding landscape context. *Gcb Bioenergy*, 6(3), 275-289. <https://doi.org/10.1111/gcbb.12089>
- Branquart, E., & Hemptinne, J. L. (2000). Selectivity in the exploitation of floral resources by hoverflies (Diptera: Syrphinae). *Ecography*, 23(6), 732-742. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2000.tb00316.x>
- Breeze, T. D., Vaissière, B. E., Bommarco, R., Petanidou, T., Seraphides, N., Kozák, L., ... & Moretti, M. (2014). Agricultural policies exacerbate honeybee pollination service supply-demand mismatches across Europe. *PloS one*, 9(1), e82996. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082996>
- Bretagnolle, V., & Gaba, S. (2015). Weeds for bees? A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(3), 891-909. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0302-5>
- Brewer, J. W., Dobson, R. C., & Nelson, J. W. (1969). Effects of increased pollinator levels on production of the highbush blueberry, *Vaccinium corymbosum*. *Journal of Economic Entomology*, 62(4), 815-818. <https://doi.org/10.1093/jee/62.4.815>
- Brosi, B.J., Armsworth, P. R., & Daily, G. C. (2008). Optimal design of agricultural landscapes for pollination services. *Conservation Letters*, 1(1), 27-36. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2008.00004.x>

- Brosi, B.J., Daily, G.C., Shih, T.M., Oviedo, F. & Durán, G. (2008b) The effects of forest fragmentation on bee communities in tropical countryside. *Journal of Applied Ecology*. 45(3): 773-783. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01412.x>
- Brown, A. D., & Pacheco, S. (2005). Propuesta de actualización del mapa ecorregional de la Argentina. La situación ambiental Argentina, 28-31. <http://siga.proyungas.org.ar/wp-content/uploads/2017/08/PropuestaActualizacionEcoregiones.pdf>
- Brown, A. O., & McNeil, J. N. (2006). Fruit production in cranberry (Ericaceae: *Vaccinium macrocarpon*): a bet-hedging strategy to optimize reproductive effort. *American Journal of Botany*, 93(6), 910-916. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.6.910>
- Brown, M.J.F. & Paxton, R.J. (2009). The conservation of bees: a global perspective. *Apidologie*. 40: 410–416. <https://doi.org/10.1051/apido/2009019>
- Buchholz, S., Gathof, A. K., Grossmann, A. J., Kowarik, I., & Fischer, L. K. (2020). Wild bees in urban grasslands: Urbanisation, functional diversity and species traits. *Landscape and Urban Planning*, 196, 103731. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2019.103731>
- Buchmann, S. L. (1983). Buzz pollination in angiosperms. *Handbook of experimental pollination biology*, 73-113. (R.N.: 19840215543)
- Bugg, R. L., Colfer, R. G., Chaney, W. E., Smith, H. A., & Cannon, J. (2008). Flower flies (Syrphidae) and other biological control agents for aphids in vegetable crops. *Agriculture and Natural Resources Publication*, 8285, 1– 25. <https://doi.org/10.3733/ucanr.8285>
- Bukovinszky, T., Verheijen, J., Zwerver, S., Klop, E., Biesmeijer, J. C., Wäckers, F. L., ... & Kleijn, D. (2017). Exploring the relationships between landscape complexity, wild bee species richness and reproduction, and pollination services along a complexity gradient in the Netherlands. *Biological conservation*, 214, 312-319. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.08.027>
- Burel, F., & Baudry, J. (2005). Habitat quality and connectivity in agricultural landscapes: the role of land use systems at various scales in time. *Ecological indicators*, 5(4), 305-313. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2005.04.002>
- Calvillo, L. M., Ramírez, V. M., Parra-Tabla, V., & Navarro, J. (2010). Bee diversity in a fragmented landscape of the Mexican neotropic. *Journal of insect Conservation*, 14(4), 323-334. <https://doi.org/10.1007/s10841-010-9262-x>
- Cameron, S.A., Lozier, J.D., Strange, J.P., Koch, J.B., Cordes, N., Solter, L.F. & Griswold, T.L. (2011). Patterns of widespread decline in North American bumble bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 108(2): 662-667. <https://doi.org/10.1073/pnas.1014743108>
- Campbell, A.J., Carvalheiro, L.G., Maués, M.M., Jaffé, R., Giannini, T.C., Freitas, M.A.B., ... & Menezes, C. (2018). Anthropogenic disturbance of tropical forests threatens pollination services to açai palm in the Amazon river delta. *Journal of Applied Ecology*. 55(4): 1725-1736. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13086>
- Campbell, J. W., Hanula, J. L., & Waldrop, T. A. (2007). Effects of prescribed fire and fire surrogates on floral visiting insects of the blue ridge province in North Carolina. *Biological conservation*, 134(3), 393-404. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.08.029>

- Campbell, J. W., O'Brien, J., Irvin, J. H., Kimmel, C. B., Daniels, J. C., & Ellis, J. D. (2017). Managed bumble bees (*Bombus impatiens*) (Hymenoptera: Apidae) caged with blueberry bushes at high density did not increase fruit set or fruit weight compared to open pollination. *Environmental entomology*, 46(2), 237-242. <https://doi.org/10.1093/ee/nvx044>
- Cane, J. H., Eickwort, G. C., Wesley, F. R., & Spielholz, J. (1985). Pollination ecology of *Vaccinium stamineum* (Ericaceae: Vaccinioideae). *American Journal of Botany*, 72(1), 135-142. <https://doi.org/10.2307/2443575>
- Cane, J. H., & Tepedino, V. J. (2001). Causes and extent of declines among native North American invertebrate pollinators: detection, evidence, and consequences. *Conservation Ecology*, 5(1). <https://www.jstor.org/stable/26271794>
- Cane, J. H., & Schiffhauer, D. (2003). Dose-response relationships between pollination and fruiting refine pollinator comparisons for cranberry (*Vaccinium macrocarpon* [Ericaceae]). *American Journal of Botany*, 90(10), 1425-1432. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.10.1425>
- Cane, J. H., Griswold, T., & Parker, F. D. (2007). Substrates and materials used for nesting by North American *Osmia* bees (Hymenoptera: Apiformes: Megachilidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 100(3), 350-358. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2007\)100\[350:SAMUFN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2007)100[350:SAMUFN]2.0.CO;2)
- Cano-Medrano, R. A. Q. U. E. L., & Darnell, R. L. (1997). Cell number and cell size in parthenocarpic vs. pollinated blueberry (*Vaccinium ashei*) fruits. *Annals of Botany*, 80(4), 419-425. <https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0462>
- Cardinale, B. J., Nelson, K., & Palmer, M. A. (2000). Linking species diversity to the functioning of ecosystems: on the importance of environmental context. *Oikos*, 91(1), 175-183. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.910117.x>
- Cardinale, B. J., Srivastava, D. S., Duffy, J. E., Wright, J. P., Downing, A. L., Sankaran, M., & Jouseau, C. (2006). Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, 443(7114), 989. <https://doi.org/10.1038/nature05202>
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., ... & Kinzig, A. P. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401), 59. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Cariveau, D.P. & Winfree, R. (2015). Causes of variation in wild bee responses to anthropogenic drivers. *Current Opinion in Insect Science*. 10: 104–109 <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.05.004>
- Carreck, N. L., & Williams, I. H. (2002). Food for insect pollinators on farmland: insect visits to flowers of annual seed mixtures. *Journal of Insect Conservation*, 6(1), 13-23. <https://doi.org/10.1023/A:1015764925536>
- Carvalho, L. G., Seymour, C. L., Veldtman, R., & Nicolson, S. W. (2010). Pollination services decline with distance from natural habitat even in biodiversity-rich areas. *Journal of Applied Ecology*, 47(4), 810-820. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01829.x>
- Carvalho, L. G., Veldtman, R., Shenkute, A. G., Tesfay, G. B., Pirk, C. W. W., Donaldson, J. S., & Nicolson, S. W. (2011). Natural and within-farmland biodiversity enhances crop productivity. *Ecology letters*, 14(3), 251-259. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01579.x>

- Carvalho, L. G., Seymour, C. L., Nicolson, S. W., & Veldtman, R. (2012). Creating patches of native flowers facilitates crop pollination in large agricultural fields: mango as a case study. *Journal of Applied Ecology*, 49(6), 1373-1383. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02217.x>
- Carvalho, L. G., Kunin, W. E., Keil, P., Aguirre-Gutiérrez, J., Ellis, W. N., Fox, R., ... & Van de Meutter, F. (2013). Species richness declines and biotic homogenisation have slowed down for NW-European pollinators and plants. *Ecology letters*, 16(7), 870-878. <https://doi.org/10.1111/ele.12121>
- Carvell, C. (2002). Habitat use and conservation of bumblebees (*Bombus* spp.) under different grassland management regimes. *Biological conservation*, 103(1), 33-49. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00114-8](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00114-8)
- Carvell, C., Roy, D.B., Smart, S.M., Pywell, R.F., Preston, C.D. & Goulson, D. (2006). Declines in forage availability for bumblebees at a national scale. *Biological conservation*. 132(4): 481-489. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.05.008>
- Carvell, C., Meek, W. R., Pywell, R. F., Goulson, D., & Nowakowski, M. (2007). Comparing the efficacy of agri-environment schemes to enhance bumble bee abundance and diversity on arable field margins. *Journal of applied ecology*, 44(1), 29-40. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01249.x>
- Carvell, C., Osborne, J. L., Bourke, A. F. G., Freeman, S. N., Pywell, R. F., & Heard, M. S. (2011). Bumble bee species' responses to a targeted conservation measure depend on landscape context and habitat quality. *Ecological Applications*, 21(5), 1760-1771. <https://doi.org/10.1890/10-0677.1>
- Carvell, C., Jordan, W.C., Bourke, A.F., Pickles, R., Redhead, J.W. & Heard, M.S. (2012). Molecular and spatial analyses reveal links between colony-specific foraging distance and landscape-level resource availability in two bumblebee species. *Oikos*. 121(5), 734-742. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19832.x>
- Carvell, C., Bourke, A.F.G., Osborne, J.L. & Heard, M.S. (2015). Effects of an agri-environment scheme on bumblebee reproduction at local and landscape scales. *Basic and Applied Ecology*. 16: 519-530. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2015.05.006>
- Castagneyrol, B., & Jactel, H. (2012). Unraveling plant–animal diversity relationships: a meta-regression analysis. *Ecology*, 93(9), 2115-2124. <https://doi.org/10.1890/11-1300.1>
- Chacoff, N. P., Aizen, M. A., & Aschero, V. (2008). Proximity to forest edge does not affect crop production despite pollen limitation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1637), 907-913. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1547>
- Chacoff, N. P., Morales, C. L., Garibaldi, L. A., Ashworth, L., & Aizen, M. A. (2010). Pollinator dependence of Argentinean agriculture: current status and temporal analysis. *The Americas Journal of Plant Science and Biotechnology*, 3(1).
- Chacoff, N. P., Resasco, J., & Vázquez, D. P. (2018). Interaction frequency, network position, and the temporal persistence of interactions in a plant–pollinator network. *Ecology*, 99(1), 21-28. <https://doi.org/10.1002/ecy.2063>
- Chambers, J. M., & Hastie, T. J. (Eds.). (1992). *Statistical models in S* (Vol. 251). Pacific Grove, CA: Wadsworth & Brooks/Cole Advanced Books & Software.

- Chamer, A.M., Medan, D., Devoto, M., et al. (2003). Redes planta-polinizador en sistemas mixtos: el girasol y sus malezas. Resúmenes, 29 Jornadas Argentinas de botánica y 15 Reunión Anual de la Sociedad Botánica de Chile, San Luis.
- Chamorro, F. J., & Nates-Parra, G. (2015). Floral and reproductive biology of *Vaccinium meridionale* (Ericaceae) in the Eastern Andes of Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 63(4), 1197-1212. <https://doi.org/10.15517/RBT.V63I4.18022>
- Chao, A. (1984). Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of statistics*, 265-270. <https://www.jstor.org/stable/4615964>
- Chaplin-Kramer, R., Tuxen-Bettman, K., & Kremen, C. (2011). Value of wildland habitat for supplying pollination services to Californian agriculture. *Rangelands*, 33(3), 33-42. <https://doi.org/10.2111/1551-501X-33.3.33>
- Chaplin-Kramer, R., Dombeck, E., Gerber, J., Knuth, K. A., Mueller, N. D., Mueller, M., ... & Klein, A. M. (2014). Global malnutrition overlaps with pollinator-dependent micronutrient production. *Proc. R. Soc. B*, 281(1794), 20141799. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1799>
- Chiari, W. C., Toledo, V. D. A. A. D., Ruvolo-Takasusuki, M. C. C., Oliveira, A. J. B. D., Sakaguti, E. S., Attencia, V. M., ... & Mitsui, M. H. (2005). Pollination of soybean (*Glycine max* L. Merrill) by honeybees (*Apis mellifera* L.). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 48(1), 31-36. <http://dx.doi.org/10.1590/S1516-89132005000100005>
- Christmann, S. (2019). Do we realize the full impact of pollinator loss on other ecosystem services and the challenges for any restoration in terrestrial areas?. *Restoration Ecology*. <https://doi.org/10.1111/rec.12950>
- Clarke, J.I. (1966). Morphometry from maps. *Essays in geomorphology*. 252: 235-274.
- Collett, T. S. & Land, M. F. (1975). Visual spatial memory in a hoverfly. *Journal of Comparative Physiology?* 100(1), 59–84. <https://doi.org/10.1007/bf00623930>
- Concepcion, E. D., Díaz, M., Kleijn, D., Baldi, A., Batary, P., Clough, Y., ... & Marshall, E. J. P. (2012). Interactive effects of landscape context constrain the effectiveness of local agri-environmental management. *Journal of Applied Ecology*, 49(3), 695-705. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02131.x>
- Corbet, S.A., Williams, I.H. & Osborne, J.L. (1991). Bees and the pollination of crops and wild flowers in the European Community. *Bee world*. 72(2), 47-59. <https://doi.org/10.1080/0005772X.1991.11099079>
- Corbet, S. A. (2000). Conserving compartments in pollination webs. *Conservation biology*, 14(5), 1229-1231. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.00014.x>
- Cranmer, L, McCollin D & Ollerton J. (2012). Landscape structure influences pollinator movements and directly affects plant reproductive success. *Oikos*. 121(4): 562-568. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19704.x>
- Cunningham, S. A., Schellhorn, N. A., Marcora, A., & Batley, M. (2013). Movement and phenology of bees in a subtropical Australian agricultural landscape. *Austral Ecology*, 38(4), 456-464. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2012.02432.x>
- Cusser, S., Grando, C., Zucchi, M. I., López-Urbe, M. M., Pope, N. S., Ballare, K., ... & Jha, S. (2019). Small but critical: semi-natural habitat fragments promote bee abundance in cotton

- agroecosystems across both Brazil and the United States. *Landscape Ecology*, 1-12. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00868-x>
- da Encarnacao Coutinho, J. G., Garibaldi, L. A., & Viana, B. F. (2018). The influence of local and landscape scale on single response traits in bees: A meta-analysis. *Agriculture, ecosystems & environment*, 256, 61-73. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.12.025>
- da Silva Dias, J. C. (2010). Impact of improved vegetable cultivars in overcoming food insecurity. *Euphytica*, 176(1), 125-136. <https://doi.org/10.1007/s10681-010-0237-5>
- Dafni, A., Kevan, P. G., & Husband, B. C. (2005). *Pollen and stigma biology. Practical pollination biology. Cap.3*, 111-121 pp. Cambridge, Canada. ISBN: 0968012307
- Daily, G. C. (1997). *Nature's services (Vol. 1997)*. Island Press, Washington, DC. ISBN: 1-55963-475-8
- Daily, G. C., Polasky, S., Goldstein, J., Kareiva, P. M., Mooney, H. A., Pejchar, L., ... & Shallenberger, R. (2009). Ecosystem services in decision making: time to deliver. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(1), 21-28. <https://doi.org/10.1890/080025>
- Dainese, M., Martin, E. A., Aizen, M., Albrecht, M., Bartomeus, I., Bommarco, R., ... & Ghazoul, J. (2019). A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production. *bioRxiv*, 554170.
- Dauber, J., Purtauf, T., Allspach, A., Frisch, J., Voigtländer, K., & Wolters, V. (2005). Local vs. landscape controls on diversity: a test using surface-dwelling soil macroinvertebrates of differing mobility. *Global Ecology and Biogeography*, 14(3), 213-221. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2005.00150.x>
- De Luca, P.A. & Vallejo-Marín, M. (2013). What's the 'buzz' about? The ecology and evolutionary significance of buzz-pollination. *Current opinion in plant biology*. 16(4): 429-435. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2013.05.002>
- De Palma, A., Kuhlmann, M., Roberts, S. P., Potts, S. G., Börger, L., Hudson, L. N., ... & Purvis, A. (2015). Ecological traits affect the sensitivity of bees to land-use pressures in European agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 52(6), 1567-1577. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12524>
- DeGrandi-Hoffman, G. (1987). The honey bee pollination component of horticultural crop production systems. *Horticultural Reviews*, 9, 237-272.
- Deguines, N., Jono, C., Baude, M., Henry, M., Julliard, R., & Fontaine, C. (2014). Large-scale trade-off between agricultural intensification and crop pollination services. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12(4), 212-217. <https://doi.org/10.1890/130054>
- Delaplane, K. S., & Mayer, D. F. (2000). *Crop pollination by bees*. Cabi International, Wallingford - UK. 63-82 pp (ISBN: 0 85199 448 2)
- Desjardins, È.C. & De Oliveira, D. (2006). Commercial bumble bee *Bombus impatiens* (Hymenoptera: Apidae) as a pollinator in lowbush blueberry (Ericaceae: Ericaceae) fields. *Journal of Economic Entomology*. 99(2): 443-449. <https://doi.org/10.1093/jee/99.2.443>

- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in ecology & evolution*, 16(11), 646-655. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., & Robson, T. M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(52), 20684-20689. <https://doi.org/10.1073/pnas.0704716104>
- Díaz, S., Demissew, S., Carabias, J., Joly, C., Lonsdale, M., Ash, N., ... & Bartuska, A. (2015). The IPBES Conceptual Framework—connecting nature and people. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 14, 1-16. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2014.11.002>
- Dicks, L.V., Baude, M., Roberts, S.P., Phillips, J., Green, M. & Carvell, C. (2015). How much flower-rich habitat is enough for wild pollinators? Answering a key policy question with incomplete knowledge. *Ecological entomology*. 40(S1): 22-35. <https://doi.org/10.1111/een.12226>
- Dimitrakopoulos, P. G., & Schmid, B. (2004). Biodiversity effects increase linearly with biotope space. *Ecology Letters*, 7(7), 574-583. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00607.x>
- Dogterom, M. H., Winston, M. L., & Mukai, A. (2000). Effect of pollen load size and source (self, outcross) on seed and fruit production in highbush blueberry cv. 'Bluecrop' (*Vaccinium corymbosum*; Ericaceae). *American Journal of Botany*, 87(11), 1584-1591. <https://doi.org/10.2307/2656734>
- Downes, J. A. (1955). The food habits and description of *Atrichopogon pollinivorus* sp. N. (Diptera: Certopogonidae). *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 106(12), 439-453.
- Downes, J. A., & Smith, S. M. (1969). New or little known feeding habits in Empididae (Diptera). *The Canadian Entomologist*, 101(4), 404-408. <https://doi.org/10.4039/Ent101404-4>
- DPEBA (2011). Dirección Provincial de Estadística, Ministerio de Economía, Provincia de Buenos Aires, Argentina. <http://www.ec.gba.gov.ar/Estadistica/index.htm> (accessed 12.08.2011)
- Drummond, F. (2012). Commercial bumble bee pollination of lowbush blueberry. *International Journal of Fruit Science*, 12(1-3), 54-64. <https://doi.org/10.1080/15538362.2011.619120>
- Duncan, C., Thompson, J. R., & Pettorelli, N. (2015). The quest for a mechanistic understanding of biodiversity–ecosystem services relationships. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1817), 20151348. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1348>
- Durante, S., Abrahamovich, A. H., & Lucia, M. (2006). The subgenus *Megachile* (*Dasymegachile*) Mitchell with special reference to the Argentine species (Hymenoptera: Megachilidae). *Neotropical entomology*, 35(6), 791-802. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-566X2006000600012>
- Eardley, C., Freitas, B. M., Kevan, P. G., Rader, R., Gikungu, M., Klein, A. M., ... Wiantoro, S. (2016). Background to pollinators, pollination and food production. In S. G. Potts, V. L. Imperatriz-Fonseca, & H. T. Ngo (Eds.), *The assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services on pollinators, pollination and food production* (pp. 3–25). Bonn, Germany: Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services.

- Ebeling, A., Klein, A. M., Schumacher, J., Weisser, W. W., & Tschardtke, T. (2008). How does plant richness affect pollinator richness and temporal stability of flower visits?. *Oikos*, 117(12), 1808-1815. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16819.x>
- Ebeling, A., Klein, A. M., Weisser, W. W., & Tschardtke, T. (2012). Multitrophic effects of experimental changes in plant diversity on cavity-nesting bees, wasps, and their parasitoids. *Oecologia*, 169(2), 453-465. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2205-8>
- Eilers, E. J., & Klein, A. M. (2009). Landscape context and management effects on an important insect pest and its natural enemies in almond. *Biological Control*, 51(3), 388-394. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.07.010>
- Ekroos, J., Rundlöf, M., & Smith, H. G. (2013). Trait-dependent responses of flower-visiting insects to distance to semi-natural grasslands and landscape heterogeneity. *Landscape Ecology*, 28(7), 1283-1292. <https://doi.org/10.1007/s10980-013-9864-2>
- Ekroos, J., Ödman, A. M., Andersson, G. K., Birkhofer, K., Herbertsson, L., Klatt, B. K., ... & Rundlöf, M. (2016). Sparing land for biodiversity at multiple spatial scales. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3, 145. <https://doi.org/10.3389/fevo.2015.00145>
- Ellis, A. M., Myers, S. S., & Ricketts, T. H. (2015). Do pollinators contribute to nutritional health?. *PLoS One*, 10(1), e114805. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114805>
- Ellis, C. R., Feltham, H., Park, K., Hanley, N., & Goulson, D. (2017). Seasonal complementarity in pollinators of soft-fruit crops. *Basic and Applied Ecology*, 19, 45-55. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.11.007>
- Elmqvist, T., Folke, C., Nyström, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B., & Norberg, J. (2003). Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1(9), 488-494. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2003\)001\[0488:RDECAR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2003)001[0488:RDECAR]2.0.CO;2)
- Engler, P., Rodríguez, M., Cancio, R., Handloser, M., & Vera, L. (2008). Zonas Agroecológicas Homogéneas Entre Ríos. Descripción ambiental, socioeconómica y productiva. *Estudios socioeconómicos de la sustentabilidad de los sistemas de producción y recursos naturales*, (6). ISSN: 1851-6955
- Fagúndez, G. A. (2011). Análisis de los recursos nectaríferos y poliníferos utilizados por *Apis mellifera* L. en diferentes ecosistemas del departamento Diamante (Entre Ríos) (Doctoral dissertation, Doctoral Thesis. National University of the South. Argentine).
- Fagúndez, G. A., Reinoso, P. D., & Aceñolaza, P. G. (2016). Caracterización y fenología de especies de interés apícola en el departamento Diamante (Entre Ríos, Argentina). *Boletín Sociedad Argentina de Botánica*. 51 (2), 243-267. ISSN 0373-580 x
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 34(1), 487-515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Fahrig, L., & Nutton, W. K. (2005). Population ecology in spatially heterogeneous environments. In *Ecosystem function in heterogeneous landscapes* (pp. 95-118). Springer, New York, NY. https://doi.org/10.1007/0-387-24091-8_6 (Online ISBN: 978-0-387-24091-6)

- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J., ... & Martin, J. L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology letters*, 14(2), 101-112. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x>
- FAO (UN Food and Agriculture Organization) (2013). *Pollination Services for Sustainable Agriculture*. Disponible en: http://www.fao.org/fileadmin/templates/agphome/documents/Biodiversity-pollination/Pollination-FolderFlyer_web.pdf. Último acceso el 20 Noviembre de 2017
- FAO. (2015). *Global Forest Resources Assessment 2015: How have the world's forests changed?* Rome, Italy.
- Farias, P. & de Araújo, M.D.S. (2017). Spatial analysis on the watershed of Goiana River-PE: comparison with the use of geoprocessing and ANA data. *Journal of Hyperspectral Remote Sensing*. 7(3): 111-124. ISSN:2237-2202
- Feit, B., Blüthgen, N., Traugott, M., & Jonsson, M. (2019). Resilience of ecosystem processes: a new approach shows that functional redundancy of biological control services is reduced by landscape simplification. *Ecology letters*. <https://doi.org/10.1111/ele.13347>
- Ferreira, P. A., Boscolo, D., & Viana, B. F. (2013). What do we know about the effects of landscape changes on plant-pollinator interaction networks?. *Ecological Indicators*, 31, 35-40. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.07.025>
- Fetridge, E. D., Ascher, J. S., & Langellotto, G. A. (2008). The bee fauna of residential gardens in a suburb of New York City (Hymenoptera: Apoidea). *Annals of the entomological Society of America*, 101(6), 1067-1077. <https://doi.org/10.1603/0013-8746-101.6.1067>
- Figueroa, L.L. & Bergey, E.A. (2015). Bumble bees (Hymenoptera: Apidae) of Oklahoma: past and present biodiversity. *Journal of the Kansas Entomological Society*. 88(4): 418-429. <https://doi.org/10.2317/0022-8567-88.4.418>
- Finke, D. L., & Denno, R. F. (2005). Predator diversity and the functioning of ecosystems: the role of intraguild predation in dampening trophic cascades. *Ecology letters*, 8(12), 1299-1306. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00832.x>
- Fischer, J., Sherren, K., Stott, J., Zerger, A., Warren, G., & Stein, J. (2010). Toward landscape-wide conservation outcomes in Australia's temperate grazing region. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8(2), 69-74. <https://doi.org/10.1890/080170>
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., ... & Helkowski, J. H. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309(5734), 570-574. <http://doi.org/10.1126/science.1111772>
- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J., & Loreau, M. (2005). Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS biology*, 4(1), e1. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040001>
- Forrest, J. R., Thorp, R. W., Kremen, C., & Williams, N. M. (2015). Contrasting patterns in species and functional-trait diversity of bees in an agricultural landscape. *Journal of Applied Ecology*, 52(3), 706-715. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12433>
- Free, J.B. & Butler, C.G. (1959). *Bumblebee*. London: Collins.

- Fridley, J. D. (2002). Resource availability dominates and alters the relationship between species diversity and ecosystem productivity in experimental plant communities. *Oecologia*, 132(2), 271-277. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0965-x>
- Fründ, J., Linsenmair, K. E., & Blüthgen, N. (2010). Pollinator diversity and specialization in relation to flower diversity. *Oikos*, 119(10), 1581-1590. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18450.x>
- Fürst, M. A., McMahon, D. P., Osborne, J. L., Paxton, R. J., & Brown, M. J. F. (2014). Disease associations between honeybees and bumblebees as a threat to wild pollinators. *Nature*, 506(7488), 364. <https://doi.org/10.1038/nature12977>
- Gaba, S., Bretagnolle, F., Rigaud, T., & Philippot, L. (2014). Managing biotic interactions for ecological intensification of agroecosystems. *Frontiers in ecology and evolution*, 2, 29. <https://doi.org/10.3389/fevo.2014.00029>
- Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C., ... & Tschamntke, T. (2015). Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 282(1801), 20142620. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2620>
- Gallai, N., Salles, J. M., Settele, J., & Vaissière, B. E. (2009). Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological economics*, 68(3), 810-821. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2008.06.014>
- Gámez-Virués, S., Perović, D. J., Gossner, M. M., Börschig, C., Blüthgen, N., De Jong, H., ... & Scherber, C. (2015). Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nature communications*, 6, 8568. <https://doi.org/10.1038/ncomms9568>
- Garantonakis, N., Varikou, K., Birouraki, A., Edwards, M., Kalliakaki, V., & Andrinopoulos, F. (2016). Comparing the pollination services of honey bees and wild bees in a watermelon field. *Scientia horticultrae*, 204, 138-144. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.04.006>
- Garibaldi, L. A., Steffan-Dewenter, I., Kremen, C., Morales, J. M., Bommarco, R., Cunningham, S. A., ... & Holzschuh, A. (2011). Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecology letters*, 14(10), 1062-1072. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01669.x>
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M.A., Bommarco, R., Cunningham, S.A., ... & Bartomeus, I. (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>
- Garibaldi, L. A., Carvalheiro, L. G., Leonhardt, S. D., Aizen, M. A., Blaauw, B. R., Isaacs, R., ... & Morandin, L. (2014). From research to action: enhancing crop yield through wild pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12(8), 439-447. <https://doi.org/10.1890/130330>
- Garibaldi, L. A., Bartomeus, I., Bommarco, R., Klein, A. M., Cunningham, S. A., Aizen, M. A., ... & Morales, C. L. (2015). EDITOR'S CHOICE: REVIEW: Trait matching of flower visitors and crops predicts fruit set better than trait diversity. *Journal of Applied Ecology*, 52(6), 1436-1444. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12530>

- Garibaldi, L. A., Carvalheiro, L. G., Vaissière, B. E., Gemmill-Herren, B., Hipólito, J., Freitas, B. M., ... & An, J. (2016). Mutually beneficial pollinator diversity and crop yield outcomes in small and large farms. *Science*, 351(6271), 388-391. <http://doi.org/10.1126/science.aac7287>
- Garibaldi, L. A., Requier, F., Rollin, O., & Andersson, G. K. (2017). Towards an integrated species and habitat management of crop pollination. *Current opinion in insect science*, 21, 105-114. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.05.016>
- Garibaldi, L.A., Gemmill-Herren, B., D'Annolfo, R., Graeub, B.E., Cunningham, S.A. & Breeze, T.D. (2017b). Farming approaches for greater biodiversity, livelihoods, and food security. *Trends in ecology & evolution*. 32(1): 68-80. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.10.001>
- Garibaldi, L. A., & Pérez-Méndez, N. (2019). Positive outcomes between crop diversity and agricultural employment worldwide. *Ecological Economics*, 164, 106358. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2019.106358>
- Garibaldi, L. A., Pérez-Méndez, N., Garratt, M. P., Gemmill-Herren, B., Miguez, F. E., & Dicks, L. V. (2019). Policies for ecological intensification of crop production. *Trends in ecology & evolution*, 34(4), 282-286. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.01.003>
- Gathmann, A., Greiler, H. J., & Tscharrntke, T. (1994). Trap-nesting bees and wasps colonizing set-aside fields: succession and body size, management by cutting and sowing. *Oecologia*, 98(1), 8-14. <https://doi.org/10.1007/BF00326084>
- Geib, J.C., Strange, J.P. & Galen, C. (2015). Bumble bee nest abundance, foraging distance, and host-plant reproduction: implications for management and conservation. *Ecological Applications*. 25(3): 768-778. <https://doi.org/10.1890/14-0151.1>
- Ghazoul, J. (2006). Floral diversity and the facilitation of pollination. *Journal of ecology*, 94(2), 295-304. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01098.x>
- Ghazoul, J. (2007). Challenges to the uptake of the ecosystem service rationale for conservation. *Conservation Biology*, 21(6), 1651-1652. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00758.x>
- Ghazoul, J., & Koh, L. P. (2010). Food security not (yet) threatened by declining pollination. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8(1), 9-10. <https://doi.org/10.1890/10.WB.001>
- Gill, R.J., Baldock, K.C., Brown, M.J., Cresswell, J.E., Dicks, L.V., Fountain, M.T., ... & Ollerton, J. (2016). Protecting an ecosystem service: approaches to understanding and mitigating threats to wild insect pollinators. In *Advances in Ecological Research*. 54:135-206. Academic Press. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2015.10.007>
- Gilvear, D. J., Spray, C. J., & Casas-Mulet, R. (2013). River rehabilitation for the delivery of multiple ecosystem services at the river network scale. *Journal of environmental management*, 126, 30-43. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2013.03.026>
- Godfray, H. C. J., Crute, I. R., Haddad, L., Lawrence, D., Muir, J. F., Nisbett, N., ... & Whiteley, R. (2010). The future of the global food system. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 365, 2769–2777. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0180>
- Gómez, C. A. (2015). Efecto de distintos mulchings sobre la humedad y temperatura del suelo, estado hídrico, incidencia de malezas y crecimiento de un cultivo en implantación de mandarina Nova en Concordia, Entre Ríos. <http://hdl.handle.net/11185/745>

- Gonzalez, V. H., Osborn, A. L., Brown, E. R., Pavlick, C. R., Enríquez, E., Tscheulin, T., ... & Barthell, J. F. (2020). Effect of pan trap size on the diversity of sampled bees and abundance of bycatch. *Journal of Insect Conservation*, 1-12. <https://doi.org/10.1007/s10841-020-00224-4>
- Goodall, D. W. (1954). Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis. *Australian Journal of Botany*, 2(3), 304-324. <https://doi.org/10.1071/BT9540304>
- Goulson, D., & Wright, N. P. (1998). Flower constancy in the hoverflies *Episyrphus balteatus* (Degeer) and *Syrphus ribesii* (L.) (Syrphidae). *Behavioral Ecology*, 9(3), 213-219. <https://doi.org/10.1093/beheco/9.3.213>
- Goulson, D., Hughes, W., Derwent, L., & Stout, J. (2002). Colony growth of the bumblebee, *Bombus terrestris*, in improved and conventional agricultural and suburban habitats. *Oecologia*, 130(2), 267-273. <https://doi.org/10.1007/s004420100803>
- Goulson, D., & Darvill, B. (2004). Niche overlap and diet breadth in bumblebees; are rare species more specialized in their choice of flowers?. *Apidologie*, 35(1), 55-63. <https://doi.org/10.1051/apido:2003062>
- Goulson, D., Hanley, M. E., Darvill, B., Ellis, J. S., & Knight, M. E. (2005). Causes of rarity in bumblebees. *Biological conservation*, 122(1), 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.06.017>
- Goulson, D., Lye, G. C., & Darvill, B. (2008). Decline and conservation of bumble bees. *Annu. Rev. Entomol.*, 53, 191-208. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.53.103106.093454>
- Goulson, D. (2010). *Bumblebees: behaviour, ecology, and conservation*. Oxford University Press on Demand.
- Goulson, D., Lepais, O., O'connor, S., Osborne, J.L., Sanderson, R.A., Cussans, J., ... & Darvill, B. (2010). Effects of land use at a landscape scale on bumblebee nest density and survival. *J. Appl. Ecol.* 47: 1207–1215. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01872.x>
- Goulson, D., Nicholls, E., Botias, C. & Rotheray, E.L. (2015). Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science*. 347: 1435. <https://doi.org/10.1126/science.1255957>
- Graystock, P., Goulson, D., & Hughes, W. O. (2015). Parasites in bloom: flowers aid dispersal and transmission of pollinator parasites within and between bee species. *Proc. R. Soc. B*, 282(1813), 20151371. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1371>
- Greenleaf, S. S., & Kremen, C. (2006). Wild bee species increase tomato production and respond differently to surrounding land use in Northern California. *Biological Conservation*, 133(1), 81-87. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.05.025>
- Greenleaf, S. S., Williams, N. M., Winfree, R., & Kremen, C. (2007). Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*, 153(3), 589-596. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0752-9>
- Grundel, R., Jean, R. P., Frohnapple, K. J., Glowacki, G. A., Scott, P. E., & Pavlovic, N. B. (2010). Floral and nesting resources, habitat structure, and fire influence bee distribution across an open-forest gradient. *Ecological applications*, 20(6), 1678-1692. <https://doi.org/10.1890/08-1792.1>

- Gui, H.P., Tan, Q.L., Hu, C.X., Zhang, Y., Zheng, C.S., Sun, X.C. & Zhao, X. (2014). Floral analysis for Satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc.) nutrient diagnosis based on the relationship between flowers and leaves. *Scientia Horticulturae*, 169: 51-56. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.02.014>
- Guida-Johnson, B., & Zuleta, G. A. (2013). Land-use land-cover change and ecosystem loss in the Espinal ecoregion, Argentina. *Agriculture, ecosystems & environment*, 181, 31-40. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.09.002>
- Gupton, C. L., & Spiers, J. M. (1994). Interspecific and intraspecific pollination effects in rabbiteye and southern highbush blueberry. *HortScience*, 29(4), 324-326. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.29.4.324>
- Gutierrez-Arellano, C., & Mulligan, M. (2018). A review of regulation ecosystem services and disservices from faunal populations and potential impacts of agriculturalisation on their provision, globally. *Nature Conservation*, 30, 1. <https://doi.org/10.3897/natureconservation.30.26989>
- Hadley, A. S., & Betts, M. G. (2012). The effects of landscape fragmentation on pollination dynamics: absence of evidence not evidence of absence. *Biological Reviews*, 87(3), 526-544. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00205.x>
- Hagen, M., & Kraemer, M. (2010). Agricultural surroundings support flower–visitor networks in an Afrotropical rain forest. *Biological Conservation*, 143(7), 1654-1663. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.036>
- Hagen, M., Wikelski, M. & Kissling, W.D. (2011). Space use of Bumblebees (*Bombus* spp.) revealed by Radio-Tracking. *PLoS ONE*. 6(5): e19997. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019997>
- Hanley, N., Breeze, T. D., Ellis, C., & Goulson, D. (2015). Measuring the economic value of pollination services: Principles, evidence and knowledge gaps. *Ecosystem Services*, 14, 124-132. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2014.09.013>
- Haslett, J. R. (1989a). Interpreting patterns of resource utilization: randomness and selectivity in pollen feeding by adult hoverflies. *Oecologia*, 78(4), 433-442. <https://doi.org/10.1007/BF00378732>
- Hass, A. L., Kormann, U. G., Tschardtke, T., Clough, Y., Baillod, A. B., Sirami, C., ... & Bosch, J. (2018). Landscape configurational heterogeneity by small-scale agriculture, not crop diversity, maintains pollinators and plant reproduction in western Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1872), 20172242. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2242>
- Hautier, Y., Tilman, D., Isbell, F., Seabloom, E. W., Borer, E. T., & Reich, P. B. (2015). Anthropogenic environmental changes affect ecosystem stability via biodiversity. *Science*, 348(6232), 336-340. <https://doi.org/10.1126/science.aaa1788>
- Heard, M. S., Carvell, C., Carreck, N. L., Rothery, P., Osborne, J. L., & Bourke, A. F. G. (2007). Landscape context not patch size determines bumble-bee density on flower mixtures sown for agri-environment schemes. *Biology Letters*, 3(6), 638-641. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0425>
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M. C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P. G., ... & Harris, R. (1999). Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *science*, 286(5442), 1123-1127. <https://doi.org/10.1126/science.286.5442.1123>

- Hedlund, K., Santa Regina, I., Van der Putten, W. H., Lepš, J., Diaz, T., Korthals, G. W., ... & Rodríguez Barrueco, C. (2003). Plant species diversity, plant biomass and responses of the soil community on abandoned land across Europe: idiosyncrasy or above-belowground time lags. *Oikos*, 103(1), 45-58. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12511.x>
- Hegland, S. J., & Boeke, L. (2006). Relationships between the density and diversity of floral resources and flower visitor activity in a temperate grassland community. *Ecological Entomology*, 31(5), 532-538. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2006.00812.x>
- Heinrich, B. & Pantle, C. (1975). Thermoregulation in small flies (*Syrphus sp.*): basking and shivering. *Journal of Experimental Biology*. 62: 599–610.
- Heinrich, B. (2004) *Bumblebee Economics*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Hendrickx, F., MAELFAIT, J. P., Van Wingerden, W., Schweiger, O., Speelmans, M., Aviron, S., ... & Burel, F. (2007). How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 44(2), 340-351. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01270.x>
- Herascu R. (2017). Bumblebee navigation and foraging behaviour: a short review. *Field Studies*. https://fsj.field-studies-council.org/media/3260062/fs2017_herascu.pdf
- Herrera, L., Sabatino, M., Gastón, A., & Saura, S. (2017). Grassland connectivity explains entomophilous plant species assemblages in an agricultural landscape of the Pampa Region, Argentina. *Austral ecology*, 42(4), 486-496. <https://doi.org/10.1111/aec.12468>
- Herrmann, J. D., Beye, H., de la Broise, C., Hartlep, H., & Diekötter, T. (2018). Positive effects of the pollinators *Osmia cornuta* (Megachilidae) and *Lucilia sericata* (Calliphoridae) on strawberry quality. *Arthropod-Plant Interactions*, 1-7. <https://doi.org/10.1007/s11829-018-9636-7>
- Hillebrand, H., Bennett, D. M., & Cadotte, M. W. (2008). Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology*, 89(6), 1510-1520. <https://doi.org/10.1890/07-1053.1>
- Hladik, M. L., Vandever, M., & Smalling, K. L. (2016). Exposure of native bees foraging in an agricultural landscape to current-use pesticides. *Science of the Total Environment*, 542, 469-477. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.10.077>
- Hocking, B. (1953). The intrinsic range and speed of flight of insects. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 104(Pt. 8), 223-345. (R.N.: 19542902192)
- Hoehn, P., Tschardtke, T., Tylianakis, J. M., & Steffan-Dewenter, I. (2008). Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1648), 2283-2291. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0405>
- Holland, J. M., Bianchi, F. J., Entling, M. H., Moonen, A. C., Smith, B. M., & Jeanneret, P. (2016). Structure, function and management of semi-natural habitats for conservation biological control: a review of European studies. *Pest management science*, 72(9), 1638-1651. <https://doi.org/10.1002/ps.4318>
- Holyoak, M., Casagrandi, R., Nathan, R., Revilla, E., & Spiegel, O. (2008). Trends and missing parts in the study of movement ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(49), 19060-19065. <https://doi.org/10.1073/pnas.0800483105>

- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Kleijn, D., & Tscharntke, T. (2007). Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context. *Journal of Applied Ecology*, 44(1), 41-49. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01259.x>
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., & Tscharntke, T. (2009). Grass strip corridors in agricultural landscapes enhance nest-site colonization by solitary wasps. *Ecological Applications*, 19(1), 123-132. <https://www.jstor.org/stable/27645953>
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., & Tscharntke, T. (2010). How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids?. *Journal of Animal Ecology*, 79(2), 491-500. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01642.x>
- Holzschuh, A., Dormann, C. F., Tscharntke, T., & Steffan-Dewenter, I. (2011). Expansion of mass-flowering crops leads to transient pollinator dilution and reduced wild plant pollination. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1723), 3444-3451. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.0268>
- Holzschuh, A., Dormann, C. F., Tscharntke, T., & Steffan-Dewenter, I. (2013). Mass-flowering crops enhance wild bee abundance. *Oecologia*, 172(2), 477-484. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2515-5>
- Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., ... & Schmid, B. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs*, 75(1), 3-35. <https://doi.org/10.1890/04-0922>
- Inouye, D. W., Larson, B. M., Ssymank, A., & Kevan, P. G. (2015). Flies and flowers III: ecology of foraging and pollination. *Journal of Pollination Ecology*, 16(16), 115-133. (ISSN 1920-7603)
- IPBES-7 (2019). Plenary of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. 29 April – 4 May. Paris, France. https://www.ipbes.net/system/tdf/ipbes-7-10_en_adv.pdf?file=1&type=node&id=35308
- Isaacs, R., Tuell, J., Fiedler, A., Gardiner, M., & Landis, D. (2009). Maximizing arthropod-mediated ecosystem services in agricultural landscapes: the role of native plants. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(4), 196-203. <https://doi.org/10.1890/080035>
- Isaacs, R., & Kirk, A. K. (2010). Pollination services provided to small and large highbush blueberry fields by wild and managed bees. *Journal of Applied Ecology*, 47(4), 841-849. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01823.x>
- Jackson, H. B., & Fahrig, L. (2012). What size is a biologically relevant landscape?. *Landscape ecology*, 27(7), 929-941. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9757-9>
- Javorek, S. K. (1996). The potential of the alfalfa leafcutting bee *Megachile rotundata* F.(Hymenoptera: Megachilidae) as a pollinator of lowbush blueberry (*Vaccinium angustifolium* Ait, V. mytilloides Michx.) (Doctoral dissertation, thesis, Acadia University, Wolfville, Nova Scotia).
- Javorek, S. K., Mackenzie, K. E., & Vander Kloet, S. P. (2002). Comparative pollination effectiveness among bees (Hymenoptera: Apoidea) on lowbush blueberry (Ericaceae: *Vaccinium*

- angustifolium*). Annals of the Entomological Society of America, 95(3), 345-351. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2002\)095\[0345:CPEABH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2002)095[0345:CPEABH]2.0.CO;2)
- Jha, S., & Vandermeer, J. H. (2010). Impacts of coffee agroforestry management on tropical bee communities. *Biological Conservation*, 143(6), 1423-1431. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.017>
- Jha, S., & Kremen, C. (2013). Resource diversity and landscape-level homogeneity drive native bee foraging. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(2), 555-558. <https://doi.org/10.1073/pnas.1208682110>
- Jiménez-Valverde, A. & Hortal, J. (2000). Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar los inventarios biológicos. *Rev Iber Aracnol*, 8, 151-161. http://jhortal.com/pubs/2003-JimenezValverde&Hortal_Rev_Ib_Aracnol.pdf
- Jonsson, M., Straub, C. S., Didham, R. K., Buckley, H. L., Case, B. S., Hale, R. J., ... & Wratten, S. D. (2015). Experimental evidence that the effectiveness of conservation biological control depends on landscape complexity. *Journal of Applied Ecology*, 52(5), 1274-1282. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12489>
- Keesing, F., Belden, L. K., Daszak, P., Dobson, A., Harvell, C. D., Holt, R. D., ... & Myers, S. S. (2010). Impacts of biodiversity on the emergence and transmission of infectious diseases. *Nature*, 468(7324), 647. <https://doi.org/10.1038/nature09575>
- Kells, A. R., Holland, J. M., & Goulson, D. (2001). The value of uncropped field margins for foraging bumblebees. *Journal of Insect Conservation*, 5(4), 283-291. <https://doi.org/10.1023/A:1013307822575>
- Kendall, L. K., Rader, R., Gagic, V., Cariveau, D. P., Albrecht, M., Baldock, K. C., ... & Morten, J. M. (2019). Pollinator size and its consequences: Robust estimates of body size in pollinating insects. *Ecology and Evolution*, 9(4), 1702-1714. <https://doi.org/10.1002/ece3.4835>
- Kennedy, C. M., Lonsdorf, E., Neel, M. C., Williams, N. M., Ricketts, T. H., Winfree, R., ... & Carvalho, L. G. (2013). A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecology letters*, 16(5), 584-599. <https://doi.org/10.1111/ele.12082>
- Kevan, P. G. (1973). Flowers, insects, and pollination ecology in the Canadian High Arctic. *Polar Record*, 16(104), 667-674. <https://doi.org/10.1017/S0032247400063609>
- Kevan, P. G. (1999). Pollinators as bioindicators of the state of the environment: species, activity and diversity. In *Invertebrate Biodiversity as Bioindicators of Sustainable Landscapes* (pp. 373-393). <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-50019-9.50021-2>
- Kim, S. J., Yu, D. J., Kim, T. C., & Lee, H. J. (2011). Growth and photosynthetic characteristics of blueberry (*Vaccinium corymbosum* cv. Bluecrop) under various shade levels. *Scientia Horticulturae*, 129(3), 486-492. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2011.04.022>
- Kissling, D.W., Pattemore, D. E., & Hagen, M. (2014). Challenges and prospects in the telemetry of insects. *Biological Reviews*, 89(3), 511-530. <https://doi.org/10.1111/brv.12065>
- Kleijn, D., Rundlöf, M., Scheper, J., Smith, H. G., & Tscharntke, T. (2011). Does conservation on farmland contribute to halting the biodiversity decline?. *Trends in ecology & evolution*, 26(9), 474-481. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.05.009>

- Kleijn, D., Bommarco, R., Fijen, T. P., Garibaldi, L. A., Potts, S. G., & van der Putten, W. H. (2018). Ecological intensification: bridging the gap between science and practice. *Trends in ecology & evolution*. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.11.002>
- Klein, A. M., Steffan-Dewenter, I., Buchori, D., & Tscharntke, T. (2002). Effects of land-use intensity in tropical agroforestry systems on coffee flower-visiting and trap-nesting bees and wasps. *Conservation biology*, 16(4), 1003-1014. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00499.x>
- Klein, A. M., Steffan-Dewenter, I., & Tscharntke, T. (2003). Pollination of *Coffea canephora* in relation to local and regional agroforestry management. *Journal of Applied Ecology*, 40(5), 837-845. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2003.00847.x>
- Klein, A. M., Steffan-Dewenter, I., & Tscharntke, T. (2003b). Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1518), 955-961. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2306>
- Klein, A. M., Vaissiere, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., & Tscharntke, 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>
- Klein, C. J., Chan, A., Kircher, L., Cundiff, A. J., Gardner, N., Hrovat, Y., ... & Airame, S. (2008). Striking a balance between biodiversity conservation and socioeconomic viability in the design of marine protected areas. *Conservation Biology*, 22(3), 691-700. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00896.x>
- Klein, A. M., Brittain, C., Hendrix, S. D., Thorp, R., Williams, N., & Kremen, C. (2012). Wild pollination services to California almond rely on semi-natural habitat. *Journal of Applied Ecology*, 49(3), 723-732. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02144.x>
- Kloet, S. V. (1991). The consequences of mixed pollination on seed set in *Vaccinium corymbosum*. *Canadian journal of botany*, 69(11), 2448-2454. <https://doi.org/10.1139/b91-304>
- Knight, M.E., Martin, A.P., Bishop, S., Osborne, J.L., Hale, R.J., Sanderson, R.A. & Goulson, D. (2005). An interspecific comparison of foraging range and nest density of four bumblebee (*Bombus*) species. *Molecular Ecology*. 14(6): 1811-1820. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02540.x>
- Köhl, M., Lasco, R., Cifuentes, M., Jonsson, Ö., Korhonen, K. T., Mundhenk, P., ... & Stinson, G. (2015). Changes in forest production, biomass and carbon: Results from the 2015 UN FAO Global Forest Resource Assessment. *Forest Ecology and Management*, 352, 21-34. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.05.036>
- Kraus, S.; Gómez-Moracho, T.; Pasquaretta, C.; Latil, G.; Dussutour, A. & Lihoreau, M. (2019). Bumblebees adjust protein and lipid collection rules to the presence of brood. *Current Zoology*. 65(4), 437-446. <https://doi.org/10.1093/cz/zoz026>
- Krauss, J., Alfert, T., & Steffan-Dewenter, I. (2009). Habitat area but not habitat age determines wild bee richness in limestone quarries. *Journal of Applied Ecology*, 46(1), 194-202. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01582.x>

- Krebs, J. R., Wilson, J. D., Bradbury, R. B., & Siriwardena, G. M. (1999). The second silent spring?. *Nature*, 400(6745), 611. <https://doi.org/10.1038/23127>
- Kremen, C., Williams, N. M., & Thorp, R. W. (2002). Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(26), 16812-16816. <https://doi.org/10.1073/pnas.262413599>
- Kremen, C., Williams, N. M., Bugg, R. L., Fay, J. P., & Thorp, R. W. (2004). The area requirements of an ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California. *Ecology letters*, 7(11), 1109-1119. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00662.x>
- Kremen, C. (2005). Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology?. *Ecology letters*, 8(5), 468-479. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00751.x>
- Kremen, C., Williams, N. M., Aizen, M. A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., ... & Vázquez, D. P. (2007). Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology letters*, 10(4), 299-314. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01018.x>
- Kremen, C., & Mc Gonigle, L. K. (2015). EDITOR'S CHOICE: Small-scale restoration in intensive agricultural landscapes supports more specialized and less mobile pollinator species. *Journal of Applied Ecology*, 52(3), 602-610. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12418>
- Kremen, C. (2018). The value of pollinator species diversity. *Science*, 359(6377), 741-742. <https://doi.org/10.1126/science.aar7614>
- Kwaiser, K. S., & Hendrix, S. D. (2008). Diversity and abundance of bees (Hymenoptera: Apiformes) in native and ruderal grasslands of agriculturally dominated landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 124(3-4), 200-204. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2007.09.012>
- Lagerlöf, J., Stark, J., & Svensson, B. (1992). Margins of agricultural fields as habitats for pollinating insects. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 40(1-4), 117-124. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(92\)90087-R](https://doi.org/10.1016/0167-8809(92)90087-R)
- Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299-305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>
- Landis, D. A. (2017). Designing agricultural landscapes for biodiversity-based ecosystem services. *Basic and Applied Ecology*, 18, 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.07.005>
- Lang, G. A., & Danka, R. G. (1991). Honey-bee-mediated Cross-versus Self-pollination of Sharpblue Blueberry Increases Fruit Size and Hastens Ripening. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 116(5), 770-773. <https://doi.org/10.21273/JASHS.116.5.770>
- Laubertie, E. A., Wratten, S. D., & Hemptinne, J. L. (2012). The contribution of potential beneficial insectary plant species to adult hoverfly (Diptera: Syrphidae) fitness. *Biological Control*, 61(1), 1-6. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2011.12.010>
- Laurance, W. F. (2000). Do edge effects occur over large spatial scales?. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(4), 134-135. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01838-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01838-3)
- Lautenbach, S., Seppelt, R., Liebscher, J., & Dormann, C. F. (2012). Spatial and temporal trends of global pollination benefit. *PLoS one*, 7(4), e35954. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035954>

- Lavandero, B., Wratten, S. D., Didham, R. K., & Gurr, G. (2006). Increasing floral diversity for selective enhancement of biological control agents: a double-edged sword?. *Basic and Applied Ecology*, 7(3), 236-243. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.09.004>
- Le Féon, V., Poggio, S. L., Torretta, J. P., Bertrand, C., Molina, G. A., Burel, F., ... & Ghersa, C. M. (2016). Diversity and life-history traits of wild bees (Insecta: Hymenoptera) in intensive agricultural landscapes in the Rolling Pampa, Argentina. *Journal of Natural History*, 50(19-20), 1175-1196. <https://doi.org/10.1080/00222933.2015.1113315>
- Levesque, C. M., & Burger, J. F. (1982). Insects (Diptera, Hymenoptera) associated with *Minuartia groenlandica* (Caryophyllaceae) on Mount Washington, New Hampshire, USA, and their possible role as pollinators. *Arctic and Alpine Research*, 14(2), 117-124.
- Li, H., & Reynolds, J. F. (1995). On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos*, 280-284. <https://doi.org/10.2307/3545921>
- Lihoreau, M., Chittka, L., & Raine, N. E. (2010). Travel optimization by foraging bumblebees through readjustments of traplines after discovery of new feeding locations. *The American Naturalist*, 176(6), 744-757. <https://doi.org/10.1086/657042>
- Lihoreau, M., Chittka, L., Le Comber, S.C. & Raine, N.E. (2011). Bees do not use nearest-neighbour rules for optimization of multi-location routes. *Biology letters*. 8(1), 13-16. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0661>
- Lihoreau, M.; Chittka, L. & Raine, N.E. (2016). Monitoring flower visitation networks and interactions between pairs of bumble bees in a large outdoor flight cage. *PLoS One*. 11(3), e0150844. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150844>
- Lindborg, R., Bengtsson, J., Berg, Å., Cousins, S. A., Eriksson, O., Gustafsson, T., ... & Stenseke, M. (2008). A landscape perspective on conservation of semi-natural grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 125(1-4), 213-222. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.01.006>
- Lobos, G. A., Retamales, J. B., Hancock, J. F., & Flore, J. A. (2008, July). Physiological response of *Vaccinium corymbosum* 'Elliott' to shading nets in Michigan. In IX International *Vaccinium* Symposium 810 (pp. 465-470). 10.17660/ActaHortic.2009.810.60
- Lobos, G. A., Retamales, J. B., Hancock, J. F., Flore, J. A., Romero-Bravo, S., & Del Pozo, A. (2013). Productivity and fruit quality of *Vaccinium corymbosum* cv. Elliott under photo-selective shading nets. *Scientia horticultrae*, 153, 143-149. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2013.02.012>
- Lonsdorf, E., Kremen, C., Ricketts, T., Winfree, R., Williams, N., & Greenleaf, S. (2009). Modelling pollination services across agricultural landscapes. *Annals of botany*, 103(9), 1589-1600. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp069>
- Lonsdorf, E., Ricketts, T., Kremen, C., Winfree, R., Greenleaf, S., & Williams, N. (2011). Crop pollination services. *Natural capital. Theory and practice of mapping ecosystem services*. Oxford University Press, Oxford, 168-187.
- Loos, J., Batáry, P., Grass, I., Westphal, C., Bänisch, S., Baillod, A. B., ... & Tschardtke, T. (2019). Vulnerability of ecosystem services in farmland depends on landscape management. In *Atlas of Ecosystem Services* (pp. 91-96). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-96229-0_15

- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., ... & Tilman, D. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *science*, 294(5543), 804-808. <https://doi.org/10.1126/science.1064088>
- Loreau, M., MOuquet, N., & Holt, R. D. (2003). Meta-ecosystems: a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecology Letters*, 6(8), 673-679. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00483.x>
- Losey, J. E., & Vaughan, M. (2006). The economic value of ecological services provided by insects. *Bioscience*, 56(4), 311-323. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[311:TEVOES\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[311:TEVOES]2.0.CO;2)
- Lou, J. & González-Oreja, J. A. (2012). Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon. *Acta zoológica lilloana*, 56(1-2), 3-14. https://www.researchgate.net/profile/Jose_Gonzalez-Oreja/publication/230634099_Midiendo_la_diversidad_biologica_mas_alla_del_indice_de_Shannon/links/09e4150a0c87396835000000/Midiendo-la-diversidad-biologica-mas-alla-del-indice-de-Shannon.pdf
- Luck, G. W., Lavorel, S., McIntyre, S., & Lumb, K. (2012). Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of Animal Ecology*, 81(5), 1065-1076. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.01974.x>
- Luo, E. Y., Ogilvie, J. E., & Thomson, J. D. (2014). Stimulation of flower nectar replenishment by removal: A survey of eleven animal-pollinated plant species. *Journal of Pollination Ecology*, 12. ISSN 1920-7603
- Lyrene, P. M. (2008). 'Emerald'southern highbush blueberry. *HortScience*, 43(5), 1606-1607. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.43.5.1606>
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton, NJ.
- MacDicken, K. G. (2015). Global forest resources assessment 2015: What, why and how?. *Forest Ecology and Management*, 352, 3-8. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.02.006>
- Mace, G. M., Norris, K., & Fitter, A. H. (2012). Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends in ecology & evolution*, 27(1), 19-26. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.08.006>
- MacKenzie, K. E. (1997). Pollination requirements of three highbush blueberry (*Vaccinium corymbosum* L.) cultivars. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 122(6), 891-896. <https://doi.org/10.21273/JASHS.122.6.891>
- Mahoro, S. (2002). Individual flowering schedule, fruit set, and flower and seed predation in *Vaccinium hirtum* Thunb.(Ericaceae). *Canadian Journal of Botany*, 80(1), 82-92. <https://doi.org/10.1139/b01-136>
- Makino, T.T. & Sakai, S. (2004) Findings on spatial foraging patterns of bumblebees (*Bombus ignitus*) from a bee-tracking experiment in a net cage. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 56(2), 155-163. <https://doi.org/10.1007/s00265-004-0773-x>
- Maloof, J. E., & Inouye, D. W. (2000). Are nectar robbers cheaters or mutualists?. *Ecology*, 81(10), 2651-2661. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2651:ANRCOM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2651:ANRCOM]2.0.CO;2)

- Maloof, J.E. (2001). The effects of a bumble bee nectar robber on plant reproductive success and pollinator behavior. *American Journal of Botany*, 88(11), 1960-1965. <https://doi.org/10.2307/3558423>
- Mandelik, Y., Winfree, R., Neeson, T., & Kremen, C. (2012). Complementary habitat use by wild bees in agro-natural landscapes. *Ecological Applications*, 22(5), 1535-1546. <https://doi.org/10.1890/11-1299.1>
- Marshall, E. J. P., & Moonen, A. C. (2002). Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 89(1-2), 5-21. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00315-2](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00315-2)
- Martin, A. P., Carreck, N. L., Swain, J. L., Goulson, D., Knight, M. E., Hale, R. J., ... & Osborne, J. L. (2006). A modular system for trapping and mass-marking bumblebees: applications for studying food choice and foraging range. *Apidologie*, 37(3), 341-350. <https://doi.org/10.1051/apido:2006004>
- Martin, C. (2015). A re-examination of the pollinator crisis. *Current Biology*, 25, 11-15. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.09.022>
- Martin, E. A., Dainese, M., Clough, Y., Báldi, A., Bommarco, R., Gagic, V., ... & Marini, L. (2019). The interplay of landscape composition and configuration: new pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe. *Ecology letters*. <https://doi.org/10.1111/ele.13265>
- Martinez, D. R., Julio, L. A., Cabaleiro, J. C., Pena, T. F., Rivera, F. F., & Blanco, V. (2009). El criterio de información de Akaike en la obtención de modelos estadísticos de rendimiento. XX Jornadas de Paralelismo.
- Martins, K. T., Gonzalez, A., & Lechowicz, M. J. (2015). Pollination services are mediated by bee functional diversity and landscape context. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 200, 12-20. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.10.018>
- Matteson, K. C., & Langellotto, G. A. (2011). Small scale additions of native plants fail to increase beneficial insect richness in urban gardens. *Insect Conservation and Diversity*, 4(2), 89-98. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2010.00103.x>
- McCauley, D. J., Salkeld, D. J., Young, H. S., Makundi, R., Dirzo, R., Eckerlin, R. P., ... & Helgen, K. M. (2015). Effects of land use on plague (*Yersinia pestis*) activity in rodents in Tanzania. *The American journal of tropical medicine and hygiene*, 92(4), 776-783. <https://doi.org/10.4269/ajtmh.14-0504>
- McCune, B., Grace, J. B., & Urban, D. L. (2002). *Analysis of ecological communities* (Vol. 28). Glenden Beach, OR: MjM software design.
- McKinney, M. L. (2002). Urbanization, Biodiversity, and Conservation The impacts of urbanization on native species are poorly studied, but educating a highly urbanized human population about these impacts can greatly improve species conservation in all ecosystems. *Bioscience*, 52(10), 883-890. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0883:UBAC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0883:UBAC]2.0.CO;2)
- MEA (2005). *Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and human well-being. Synthesis*. Island Press, Washington, DC.

- Medan, D., Torretta, J. P., Hodara, K., Elba, B., & Montaldo, N. H. (2011). Effects of agriculture expansion and intensification on the vertebrate and invertebrate diversity in the Pampas of Argentina. *Biodiversity and Conservation*, 20(13), 3077-3100. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0118-9>
- Memmott, J., Waser, N. M., & Price, M. V. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271(1557), 2605-2611. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2909>
- Menzel, R. & Greggers, U. (2015). The memory structure of navigation in honeybees. *Journal of Comparative Physiology A*. 201(6): 547-561. <https://doi.org/10.1007/s00359-015-0987-6>
- Meyer, B. C., Krönert, R., & Steinhardt, U. (2000). Reference areas and dimensions in landscape ecology and application of evaluation functions. In *Ecological and socio-economic consequences of land use changes. VII International Congress of Ecology, Florence, Italy, 19-25 July 2000.* (pp. 119-146). WIT Press.
- Meyer, S., Unternährer, D., Arlettaz, R., Humbert, J. Y., & Menz, M. H. (2017). Promoting diverse communities of wild bees and hoverflies requires a landscape approach to managing meadows. *Agriculture, ecosystems & environment*, 239, 376-384. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.01.037>
- Milfont, M. D. O., Rocha, E. E. M., Lima, A. O. N., & Freitas, B. M. (2013). Higher soybean production using honeybee and wild pollinators, a sustainable alternative to pesticides and autopollination. *Environmental chemistry letters*, 11(4), 335-341. <https://doi.org/10.1007/s10311-013-0412-8>
- Miljanic, A. S., Loy, X., Gruenewald, D. L., Dobbs, E. K., Gottlieb, I. G., Fletcher, R. J., & Brosi, B. J. (2018). Bee communities in forestry production landscapes: interactive effects of local-level management and landscape context. *Landscape Ecology*, 1-18. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0651-y>
- Miller-Struttman, N. E., Geib, J. C., Franklin, J. D., Kevan, P. G., Holdo, R. M., Ebert-May, D., ... & Galen, C. (2015). Functional mismatch in a bumble bee pollination mutualism under climate change. *Science*, 349(6255), 1541-1544. <http://doi.org/10.1126/science.aab0868>
- Mogren, C.L., Rand, T.A., Fausti, S.W. & Lundgren, J.G. (2016). The effects of crop intensification on the diversity of native pollinator communities. *Environmental entomology*. 2016; 45(4): 865-872. <https://doi.org/10.1093/ee/nvw066>
- Mola, J. M., & Williams, N. M. A review of methods for the study of bumble bee movement. *Apidologie*, 1-18. <https://doi.org/10.1007/s13592-019-00662-3>
- Molina-Montenegro, M. A., Badano, E. I., & Cavieres, L. A. (2008). Positive interactions among plant species for pollinator service: assessing the 'magnet species' concept with invasive species. *Oikos*, 117(12), 1833-1839. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16896.x>
- Monasterolo, M., Musicante, M. L., Valladares, G. R., & Salvo, A. (2015). Soybean crops may benefit from forest pollinators. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 202, 217-222. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.01.012>
- Morales, A. C. G. (2017). *Manual de manejo agronómico del arándano*. Instituto de Investigaciones Agropecuarias (INIA). Santiago. Chile. (ISSN 0717 – 4829)

- Morales, C. L., Arbetman, M. P., Cameron, S. A., & Aizen, M. A. (2013). Rapid ecological replacement of a native bumble bee by invasive species. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(10), 529-534. <https://doi.org/10.1890/120321>
- Morales, C. L., Sáez, A., Garibaldi, L. A., & Aizen, M. A. (2017). Disruption of pollination services by invasive pollinator species. In *Impact of biological invasions on ecosystem services* (pp. 203-220). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-45121-3_13
- Morales, J.M. & Carlo, T.A. (2006). The effects of plant distribution and frugivore density on the scale and shape of dispersal kernels. *Ecology*. 87(6): 1489-1496. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1489:TEOPDA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1489:TEOPDA]2.0.CO;2)
- Morandin, L. A., & Kremen, C. (2013). Hedgerow restoration promotes pollinator populations and exports native bees to adjacent fields. *Ecological Applications*, 23(4), 829-839. <https://doi.org/10.1890/12-1051.1>
- Morris, W. F., Vázquez, D. P., & Chacoff, N. P. (2010). Benefit and cost curves for typical pollination mutualisms. *Ecology*, 91(5), 1276-1285. <https://doi.org/10.1890/08-2278.1>
- Morse, R. A., & Calderone, N. W. (2000). The value of honey bees as pollinators of US crops in 2000. *Bee culture*, 128(3), 1-15.
- Mouquet, N., Moore, J. L., & Loreau, M. (2002). Plant species richness and community productivity: why the mechanism that promotes coexistence matters. *Ecology Letters*, 5(1), 56-65. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00281.x>
- Muradian, R., & Rival, L. (2012). Between markets and hierarchies: the challenge of governing ecosystem services. *Ecosystem Services*, 1(1), 93-100. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2012.07.009>
- Murray, T. E., Fitzpatrick, U., Byrne, A., Fealy, R., Brown, M. J., & Paxton, R. J. (2012). Local-scale factors structure wild bee communities in protected areas. *Journal of Applied Ecology*, 49(5), 998-1008. <https://www.jstor.org/stable/23353465>
- Nathan, R., Getz, W. M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D., & Smouse, P. E. (2008). A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(49), 19052-19059. <https://doi.org/10.1073/pnas.0800375105>
- Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R. A., ... & Day, J. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520(7545), 45. <https://doi.org/10.1038/nature14324>
- Nicholls, C. I., & Altieri, M. A. (2013). Plant biodiversity enhances bees and other insect pollinators in agroecosystems. A review. *Agronomy for Sustainable development*, 33(2), 257-274. <https://doi.org/10.1007/s13593-012-0092-y>
- Noriega, J. A., Hortal, J., Azcárate, F. M., Berg, M. P., Bonada, N., Briones, M. J., ... & Moretti, M. (2018). Research trends in ecosystem services provided by insects. *Basic and Applied Ecology*, 26, 8-23. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2017.09.006>
- Novais, S. M., Nunes, C. A., Santos, N. B., DAmico, A. R., Fernandes, G. W., Quesada, M., ... & Neves, A. C. O. (2016). Effects of a possible pollinator crisis on food crop production in Brazil. *PloS one*, 11(11). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167292>

- Nunes-Silva, P., Cordeiro, G. D., Obregon, D., Neto, J. F. L., Thompson, F. C., Viana, B. F., ... & Kevan, P. G. (2010). Pollenivory in larval and adult flower flies: Pollen availability and visitation rate by *Toxomerus politus* SAY (Diptera: Syrphidae) on sorghum *Sorghum bicolor* (L.) MOENCH (Poaceae). *Stud Dipterologica*, 17, 177-185. (R.N.: 20123126850)
- Öckinger, E., & Smith, H. G. (2007). Semi-natural grasslands as population sources for pollinating insects in agricultural landscapes. *Journal of applied ecology*, 44(1), 50-59. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01250.x>
- Oerke, E. C. (2006). Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science*, 144(1), 31-43. <https://doi.org/10.1017/S0021859605005708>
- Oliver, T.H., Isaac, N.J.B., August, T.A., Woodcock, B.A., Roy, D.R. & Bullock, J.M. (2015). Declining resilience of ecosystem functions under biodiversity loss. *Nature*. 6: 10122. <https://doi.org/10.1038/ncomms10122>
- Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals?. *Oikos*, 120(3), 321-326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Ollerton, J., Erenler, H., Edwards, M., & Crockett, R. (2014). Extinctions of aculeate pollinators in Britain and the role of large-scale agricultural changes. *Science*, 346(6215), 1360-1362. <https://doi.org/10.1126/science.1257259>
- Ollerton, J. (2017). Pollinator diversity: distribution, ecological function, and conservation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48, 353-376. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022919>
- Orbán, L.L. & Plowright, C.M.S. (2014). Getting to the Start Line: How Bumblebees and Honeybees are Visually Guided Towards their First Floral Contact. *Insectes Sociaux*. 61: 325-336. <https://doi.org/10.1007/s00040-014-0366-2>
- Osborne, J.L., Martin, A.P., Shortall, C.R., Todd, A.D., Goulson, D., Knight, M.E., Hale, R.J. & Sanderson, R.A. (2008). Quantifying and Comparing Bumblebee Nest Densities in Gardens and Countryside Habitats. *Journal of Applied Ecology*. 45: 784-792. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01359.x>
- Osborne, J. L., Martin, A. P., Carreck, N. L., Swain, J. L., Knight, M. E., Goulson, D., ... & Sanderson, R. A. (2008b). Bumblebee flight distances in relation to the forage landscape. *Journal of Animal Ecology*, 77(2), 406-415. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01333.x>
- Ostaf, D. P., Mosseler, A., Johns, R. C., Javorek, S., Klymko, J., & Ascher, J. S. (2015). Willows (*Salix* spp.) as pollen and nectar sources for sustaining fruit and berry pollinating insects. *Canadian Journal of Plant Science*, 95(3), 505-516. <https://doi.org/10.4141/cjps-2014-339>
- Oyarzabal, M., Clavijo, J., Oakley, L., Biganzoli, F., Tognetti, P., Barberis, I., ... & Oesterheld, M. (2018). Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral*, 28(1), 040-063. <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.0.399>
- Palmer, M. A., Bernhardt, E., Chornesky, E., Collins, S., Dobson, A., Duke, C., ... & Mappin, M. (2004). Ecology for a crowded planet. <https://doi.org/10.1126/science.1095780>
- Palmer, M. A., & Filoso, S. (2009). Restoration of ecosystem services for environmental markets. *Science*, 325(5940), 575-576. <https://doi.org/10.1126/science.1172976>

- Palmer, M. A., Filoso, S., & Fanelli, R. M. (2014). From ecosystems to ecosystem services: Stream restoration as ecological engineering. *Ecological Engineering*, 65, 62-70. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2013.07.059>
- Palomo, I., Felipe-Lucia, M.R., Bennett, E.M., Martín-López, B. & Pascual, U. (2016). Disentangling the pathways and effects of ecosystem service co-production. *Adv. Ecol. Res.* 54: 245-283. Academic Press. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2015.09.003>
- Parvinen, K. (2004). Adaptive responses to landscape disturbances: theory. *Evolutionary conservation biology*, 265-283.
- Perfectti, F., Gómez, J. M., & Bosch, J. (2009). The functional consequences of diversity in plant-pollinator interactions. *Oikos*, 118(9), 1430-1440. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17491.x>
- Persson, A. S., Olsson, O., Rundlöf, M., & Smith, H. G. (2010). Land use intensity and landscape complexity—Analysis of landscape characteristics in an agricultural region in Southern Sweden. *Agriculture, ecosystems & environment*, 136(1-2), 169-176. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.12.018>
- Pfeiffer, V., Silbernagel, J., Guédot, C., & Zalapa, J. (2019). Woodland and floral richness boost bumble bee density in cranberry resource pulse landscapes. *Landscape Ecology*, 1-18. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00810-1>
- Phalan, B., Onial, M., Balmford, A., & Green, R. E. (2011). Reconciling food production and biodiversity conservation: land sharing and land sparing compared. *Science*, 333(6047), 1289-1291. <https://doi.org/10.1126/science.1208742>
- Phifer, C. C., Knowlton, J. L., Webster, C. R., Flaspohler, D. J., & Licata, J. A. (2017). Bird community responses to afforested eucalyptus plantations in the Argentine pampas. *Biodiversity and Conservation*, 26(13), 3073-3101. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1126-6>
- Piquer-Rodríguez, M., Baumann, M., Butsic, V., Gasparri, H. I., Gavier-Pizarro, G., Volante, J. N., ... & Kuemmerle, T. (2018). The potential impact of economic policies on future land-use conversions in Argentina. *Land use policy*, 79, 57-67. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2018.07.039>
- Pitts-Singer, T. L., & James, R. R. (2008). Past and present management of alfalfa bees. *Bee pollination in agricultural ecosystems*, 105-123.
- Poggio, S. L. (2012). Cambios florísticos en comunidades de malezas: un marco conceptual basado en reglas de ensamblaje. *Asociación Argentina de Ecología; Ecología Austral*; 22; 8-2012; 150-158. <http://ref.scielo.org/8ygztt>
- Poggio, S. L., Chaneton, E. J., & Ghersa, C. M. (2013). The arable plant diversity of intensively managed farmland: Effects of field position and crop type at local and landscape scales. *Agriculture, ecosystems & environment*, 166, 55-64. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.01.013>
- Polce, C., Garratt, M. P., Termansen, M., Ramirez-Villegas, J., Challinor, A. J., Lappage, M. G., ... & Somerwill, K. E. (2014). Climate-driven spatial mismatches between British orchards and their pollinators: increased risks of pollination deficits. *Global change biology*, 20(9), 2815-2828. <https://doi.org/10.1111/gcb.12577>

- Potts, S. G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G., O'toole, C., Roberts, S., & Willmer, P. (2003). Response of plant-pollinator communities to fire: changes in diversity, abundance and floral reward structure. *Oikos*, 101(1), 103-112. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12186.x>
- Potts, S. G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G., & Willmer, P. (2003b). Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities?. *Ecology*, 84(10), 2628-2642. <https://doi.org/10.1890/02-0136>
- Potts, S. G., Vulliamy, B., Roberts, S., O'Toole, C., Dafni, A., Ne'eman, G., & Willmer, P. G. (2004). Nectar resource diversity organises flower-visitor community structure. *Entomologia experimentalis et applicata*, 113(2), 103-107. <https://doi.org/10.1111/j.0013-8703.2004.00212.x>
- Potts, S. G., Vulliamy, B., Roberts, S., O'Toole, C., Dafni, A., Ne'eman, G., & Willmer, P. (2005). Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a Mediterranean landscape. *Ecological Entomology*, 30(1), 78-85. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2005.00662.x>
- Potts, S. G., Woodcock, B. A., Roberts, S. P. M., Tscheulin, T., Pilgrim, E. S., Brown, V. K., & Tallwin, J. R. (2009). Enhancing pollinator biodiversity in intensive grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 46(2), 369-379. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01609.x>
- Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., & Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in ecology & evolution*, 25(6), 345-353. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>
- Potts, S.G., Imperatriz-Fonseca, V., Ngo, H.T, Biesmeijer, J.C., Breeze, T.D., Dicks, L.V., ... & Vanbergen, A.J. (2016). The assessment report on pollinators, pollination and food production: summary for policymakers. Bonn, Germany, Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. 36pp. ISBN: 9789280735680
- Potts, S. G., Imperatriz-Fonseca, V., Ngo, H. T., Aizen, M. A., Biesmeijer, J. C., Breeze, T. D., ... & Vanbergen, A. J. (2016b). Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature*, 540(7632), 220. <https://doi.org/10.1038/nature20588>
- Power, A. G. (2010). Ecosystem services and agriculture: tradeoffs and synergies. *Philosophical transactions of the royal society B: biological sciences*, 365(1554), 2959-2971. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0143>
- Pritts, M. P., Hancock, J. F., Strik, B. C., Eames-Sheavly, M., & Celentano, D. (1992). *Highbush blueberry production guide*. New York, NRAES, US. 200 p
- Proesmans, W., Smagghe, G., Meeus, I., Bonte, D., & Verheyen, K. (2019). The effect of mass-flowering orchards and semi-natural habitat on bumblebee colony performance. *Landscape Ecology*, 1-12. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00836-5>
- QGIS - Quantum Geographic Information System- (2016). Open Source Geospatial Foundation Project. <https://qgis.org>
- Rader, R., Bartomeus, I., Tylianakis, J. M., & Laliberté, E. (2014). The winners and losers of land use intensification: Pollinator community disassembly is non-random and alters functional diversity. *Diversity and Distributions*, 20(8), 908-917. <https://doi.org/10.1111/ddi.12221>

- Rader, R., Bartomeus, I., Garibaldi, L. A., Garratt, M. P., Howlett, B. G., Winfree, R., ... & Bommarco, R. (2016). Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(1), 146-151. <https://doi.org/10.1073/pnas.1517092112>
- Raine, N.E. & Chittka, L. (2007). Flower constancy and memory dynamics in bumblebees (Hymenoptera: Apidae: Bombus). *Entomol Gen.* ISSN:0171-8177
- Rands, S. A., & Whitney, H. M. (2011). Field margins, foraging distances and their impacts on nesting pollinator success. *PLoS One*, 6(10), e25971. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025971>
- Rao, S., Stephen, W.P. & White, L. (2008). Native bee pollinator diversity in Oregon blueberries. In IX International Vaccinium Symposium. 810, pp. 539-548. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2009.810.71>
- Rao, S. & Strange, J.P. (2012). Bumble bee (Hymenoptera: Apidae) foraging distance and colony density associated with a late-season mass flowering crop. *Environmental entomology*. 41(4): 905-915. <https://doi.org/10.1603/EN11316>
- Rasmussen, L. V., Christensen, A. E., Danielsen, F., Dawson, N., Martin, A., Mertz, O., ... & Xaydongvanh, P. (2017). From food to pest: conversion factors determine switches between ecosystem services and disservices. *Ambio*, 46(2), 173-183. <https://doi.org/10.1007/s13280-016-0813-6>
- Raw, A. (2002). New combinations and synonymies of leafcutter and mason bees of the Americas (Megachile, Hymenoptera, Megachilidae). *Zootaxa*, 71(1), 1-43.
- Raymond, L., Sarthou, J. P., Plantegenest, M., Gauffre, B., Ladet, S., & Vialatte, A. (2014). Immature hoverflies overwinter in cultivated fields and may significantly control aphid populations in autumn. *Agriculture, ecosystems & environment*, 185, 99-105. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.12.019>
- Redhead, J.W., Dreier, S., Bourke, A.F., Heard, M.S., Jordan, W.C., Sumner, S., ... & Carvell, C. (2016). Effects of habitat composition and landscape structure on worker foraging distances of five bumble bee species. *Ecological applications*. 26(3): 726-739. <https://doi.org/10.1890/15-0546>
- Requier, F., Andersson, G. K., Oddi, F. J., Garcia, N., & Garibaldi, L. A. (2018). Perspectives from the survey of honey bee colony losses during 2015–2016 in Argentina. *Bee World*, 95(1), 9-12. <https://doi.org/10.1080/0005772X.2018.1413620>
- Retamales, J. B., Montecino, J. M., Lobos, G. A., & Rojas, L. A. (2006, August). Colored shading nets increase yields and profitability of highbush blueberries. In XXVII International Horticultural Congress-IHC2006: International Symposium on Cultivation and Utilization of Asian, 770 (pp. 193-197). 10.17660/ActaHortic.2008.770.22
- Retamales, J.B., & Hancock, J. F. (2018). *Blueberries* (Vol. 27). Cabi. (ISBN: 1780647263, 9781780647265)
- Reynolds, A. M., Lihoreau, M., & Chittka, L. (2013). A simple iterative model accurately captures complex trapline formation by bumblebees across spatial scales and flower arrangements. *PLoS computational biology*, 9(3), e1002938. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1002938>
- Ricarte, A., Marcos-García, M. Á., & Moreno, C. E. (2011). Assessing the effects of vegetation type on hoverfly (Diptera: Syrphidae) diversity in a Mediterranean landscape: implications for

- conservation. *Journal of Insect Conservation*, 15(6), 865-877. <https://doi.org/10.1007/s10841-011-9384-9>
- Richardson, S. C. (2004). Are nectar-robbers mutualists or antagonists?. *Oecologia*, 139(2), 246-254. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1504-8>
- Ricketts, T.H., Regetz, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Bogdanski, A., ... & Morandin, L.A. (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>
- Rivadeneira, M. F., & Kirschbaum, D. S. (2012). Inta-programa nacional frutales-cadena arándano. *Cit. on*, 8.
- Robinson, R. A., & Sutherland, W. J. (2002). Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of applied Ecology*, 39(1), 157-176. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00695.x>
- Rodriguez, M. A., & Hawkins, B. A. (2000). Diversity, function and stability in parasitoid communities. *Ecology Letters*, 3(1), 35-40. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00115.x>
- Rogers, S. R., Tarpy, D. R., & Burrack, H. J. (2014). Bee species diversity enhances productivity and stability in a perennial crop. *PloS one*, 9(5), e97307. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097307>
- Roig-Alsina, A. (1997). A generic study of the bees of the tribe Tapinotaspidini, with notes on the evolution of their oil-collecting structures (Hymenoptera, Apidae). *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft*, 87, 3-21.
- Roig Alsina, A. H. (2013). El género *Ceratina* en la Argentina: revisión del subgénero *Neoclavicera* subg. n. (Hymenoptera, Apidae, Xylocopinae); Museo Argentino de Ciencias naturales; Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales. 15 (1)6; 121-143. <http://hdl.handle.net/11336/8844>
- Rollin, O., Bretagnolle, V., Fortel, L., Guilbaud, L., & Henry, M. (2015). Habitat, spatial and temporal drivers of diversity patterns in a wild bee assemblage. *Biodiversity and Conservation*, 24(5), 1195-1214. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0852-x>
- Rollin, O., & Garibaldi, L. A. (2019). Impacts of honeybee density on crop yield: A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 56(5), 1152-1163. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13355>
- Rösch, V., Tschardtke, T., Scherber, C., & Batáry, P. (2015). Biodiversity conservation across taxa and landscapes requires many small as well as single large habitat fragments. *Oecologia*, 179(1), 209-222. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3315-5>
- Roubik, D.W. (1995). *Pollination of Cultivated Plants in the Tropics*. FAO. Agricultural Services Bulletin No. 118. 198 p.
- Roulston, T. A. H., & Goodell, K. (2011). The role of resources and risks in regulating wild bee populations. *Annual review of entomology*, 56, 293-312. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120709-144802>
- Rundlöf, M., Andersson, G. K., Bommarco, R., Fries, I., Hederström, V., Herbertsson, L., ... & Smith, H. G. (2015). Seed coating with a neonicotinoid insecticide negatively affects wild bees. *Nature*, 521(7550), 77. <https://doi.org/10.1038/nature14420>

- Russell, K. N., Ikerd, H., & Droege, S. (2005). The potential conservation value of unmowed powerline strips for native bees. *Biological Conservation*, 124(1), 133-148. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.01.022>
- Russo, L., DeBarros, N., Yang, S., Shea, K., & Mortensen, D. (2013). Supporting crop pollinators with floral resources: network-based phenological matching. *Ecology and Evolution*, 3(9), 3125-3140. <https://doi.org/10.1002/ece3.703>
- 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>
- Saleh, N. & Chittka, L. (2007). Traplining in bumblebees (*Bombus impatiens*): a foraging strategy's ontogeny and the importance of spatial reference memory in short-range foraging. *Oecologia*, 151(4), 719-730. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0607-9>
- Salgado-Ugarte, I.H. (2002). Suavización no paramétrica para análisis de datos. FES Zaragoza-DGAPA UNAM (PAPIIT IN217596, PAPIME 192031). ISBN: 970-32-0292-6
- Salvarrey, S., Arbulo, N., Santos, E., & Invernizzi, C. (2013). Artificial Breeding of Native Bumblebees *Bombus atratus* y *Bombus bellicosus* (Hymenoptera, Apidae). *Agrociencia Uruguay*, 17(2), 75-82. versión On-line ISSN 2301-1548
- Sánchez-Bayo, F. & Wyckhuys, K.A. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation*, 232: 8-27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>
- Sardiñas, H.S. & Kremen, C. (2015). Pollination services from field-scale agricultural diversification may be context-dependent. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 207: 17-25. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.03.020>
- Saunders, M. E., & Luck, G. W. (2013). Pan trap catches of pollinator insects vary with habitat. *Australian Journal of Entomology*, 52(2), 106-113. <https://doi.org/10.1111/aen.12008>
- Saura, S., Bodin, Ö., & Fortin, M. J. (2014). Stepping stones are crucial for species' long-distance dispersal and range expansion through habitat networks. *Journal of Applied Ecology*, 51(1), 171-182. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12179>
- Schäckermann, J., Mandelik, Y., Weiss, N., von Wehrden, H., & Klein, A. M. (2015). Natural habitat does not mediate vertebrate seed predation as an ecosystem dis-service to agriculture. *Journal of Applied Ecology*, 52(2), 291-299. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12402>
- Schaffers, A. P., Raemakers, I. P., Sýkora, K. V., & Ter Braak, C. J. (2008). Arthropod assemblages are best predicted by plant species composition. *Ecology*, 89(3), 782-794. <https://doi.org/10.1890/07-0361.1>
- Schmidt, M. H., Roschewitz, I., Thies, C., & Tschardtke, T. (2005). Differential effects of landscape and management on diversity and density of ground-dwelling farmland spiders. *Journal of Applied Ecology*, 42(2), 281-287. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01014.x>
- Schweiger, O., Franzén, M., Frenzel, M., Galpern, P., Kerr, J., Papanikolaou, A., & Rasmont, P. (2019). Minimising risks of global change by enhancing resilience of pollinators in agricultural systems. In *Atlas of Ecosystem Services* (pp. 105-111). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-96229-0_17

- Scriven, L. A., Sweet, M. J., & Port, G. R. (2013). Flower density is more important than habitat type for increasing flower visiting insect diversity. *International Journal of Ecology*, 2013. <http://dx.doi.org/10.1155/2013/237457>
- Shaw, D. C. & Taylor, R. J. (1986). Pollination ecology of an alpine fell-field community in the North Cascades. *Northwest Sci.* 60: 21–31.
- Sheather, S.J. (2004). Density estimation. *Statistical science.* 588-597. <https://www.jstor.org/stable/4144429>
- Silva, M.T., da Silva, V.D.P, de Souza, E.P & de Oliveira, V.G. (2014). Morphometric analysis of the basin low middle São Francisco River. *Journal of Hyperspectral Remote Sensing.* 4(8): 168-174. <https://doi.org/10.29150/jhrs.v4i8.22714>
- Silverman, B.W. (1986). *Density estimation for statistics and data analysis.* London: Chapman & Hall. <http://users.stat.ufl.edu/~rrandles/sta6934/smhandout.pdf>
- Soriano, A., & Aguiar, M. R. (1998). Estructura y funcionamiento de los agroecosistemas. *Ciencia e investigación*, 50(3-4), 63-73.
- Speight, M. C. D. (2011). *Species accounts of European Syrphidae (Diptera)*, Glasgow 2011. Syrph the Net, the database of European Syrphidae, 65, 285. ISSN 1393-4546
- Srinivasan, M. V. & Guy, R. G. (1990). Spectral properties of movement perception in the dronefly *Eristalis*. *Journal of Comparative Physiology A*, 166(3). <https://doi.org/10.1007/bf00204803>
- Ssymank, A., Kearns, C. A., Pape, T., & Thompson, F. C. (2008). Pollinating flies (Diptera): a major contribution to plant diversity and agricultural production. *Biodiversity*, 9(1-2), 86-89. <https://doi.org/10.1080/14888386.2008.9712892>
- Starast, M., Tasa, T., Mänd, M., Vool, E., Paal, T., & Karp, K. (2012, June). Effect of cultivation area on lowbush blueberry nectar production and pollinator composition. In X International Symposium on Vaccinium and Other Superfruits 1017 (pp. 469-478). 10.17660/ActaHortic.2014.1017.58
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C., & Tschardtke, T. (2002). Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology*, 83(5), 1421-1432. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1421:SDEOLC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1421:SDEOLC]2.0.CO;2)
- Steffan-Dewenter, I., Potts, S. G., & Packer, L. (2005). Pollinator diversity and crop pollination services are at risk. *Trends in ecology & evolution*, 20(12), 651-652. <http://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.09.004>
- Steffan-Dewenter, I., & Westphal, C. (2008). The interplay of pollinator diversity, pollination services and landscape change. *Journal of Applied Ecology*, 45(3), 737-741. <https://doi.org/10.1890/07-1292.1>
- Stephen, W.P., Rao, S. & White, L. (2008). Abundance, diversity and foraging contribution of bumble bees to blueberry production in western Oregon. In IX International Vaccinium Symposium. 810: 557-562. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2009.810.73>
- Stirzaker, D. (2003). *Elementary probability.* Cambridge University Press. ISBN-10: 0-521-53428-3 (paperback)

- Stubbs, C. S., & Drummond, F. A. (1999). Pollination of lowbush blueberry by *Anthophora pilipes villosula* and *Bombus impatiens* (Hymenoptera: Anthophoridae and Apidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 330-333. <https://www.jstor.org/stable/25085918>
- Sutter, L., Jeanneret, P., Bartual, A. M., Bocci, G., & Albrecht, M. (2017). Enhancing plant diversity in agricultural landscapes promotes both rare bees and dominant crop-pollinating bees through complementary increase in key floral resources. *Journal of applied ecology*, 54(6), 1856-1864. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12907>
- Swetnam, T. W., Allen, C. D., & Betancourt, J. L. (1999). Applied historical ecology: using the past to manage for the future. *Ecological applications*, 9(4), 1189-1206. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1999\)009\[1189:AHEUTP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1999)009[1189:AHEUTP]2.0.CO;2)
- Tangtorwongsakul, P., Warrit, N., & Gale, G. A. (2018). Effects of landscape cover and local habitat characteristics on visiting bees in tropical orchards. *Agricultural and forest entomology*, 20(1), 28-40. <https://doi.org/10.1111/afe.12226>
- Telleria, M.C. (1998). Palynological analysis of food reserves found in a nest of *Bombus atratus* (Hym. Apidae). *Grana*. 37: 2, 125-127. <https://doi.org/10.1080/00173139809362655>
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M., & Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of biogeography*, 31(1), 79-92. <https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x>
- Thompson, J. D. (2001). How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system?. *Oecologia*, 126(3), 386-394. <https://doi.org/10.1007/s004420000531>
- Thomson, D. M. (2004). Competitive interactions between the invasive European honey bee and native bumble bees. *Ecology*, 85(2), 458-470. <https://doi.org/10.1890/02-0626>
- Thomson, D. M. (2016). Local bumble bee decline linked to recovery of honey bees, drought effects on floral resources. *Ecology letters*, 19(10), 1247-1255. <https://doi.org/10.1111/ele.12659>
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., & Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277(5330), 1300-1302. <https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1300>
- Tilman, D., Cassman, K. G., Matson, P. A., Naylor, R., & Polasky, S. (2002). Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, 418(6898), 671. <https://doi.org/10.1038/nature01014>
- Tilman, D., & Kareiva, P. (Eds.). (2018). *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions (MPB-30)* (Vol. 30). Princeton University Press. pp 368. ISBN: 069118836X, 9780691188362
- Tittonell, P. (2014). Ecological intensification of agriculture—sustainable by nature. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 8, 53-61. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2014.08.006>
- Tomkiewicz, S. M., Fuller, M. R., Kie, J. G., & Bates, K. K. (2010). Global positioning system and associated technologies in animal behaviour and ecological research. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1550), 2163-2176. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0090>

- Tommasi, D., Miro, A., Higo, H. A., & Winston, M. L. (2004). Bee diversity and abundance in an urban setting. *The Canadian Entomologist*, 136(6), 851-869. <https://doi.org/10.4039/n04-010>
- Torné-Noguera, A., Rodrigo, A., Arnan, X., Osorio, S., Barril-Graells, H., da Rocha-Filho, L. C., & Bosch, J. (2014). Determinants of spatial distribution in a bee community: nesting resources, flower resources, and body size. *PLoS One*, 9(5). 10.1371/journal.pone.0097255
- Torretta, J.P. (2007). Entomofauna relacionada a la polinización del girasol (*Helianthus annuus* L.) en Argentina. Dissertation, University of Buenos Aires.
- Traveset, A., Castro-Urgal, R., Rotllàn-Puig, X. & Lázaro, A. (2018). Effects of habitat loss on the plant–flower visitor network structure of a dune community. *Oikos*. 127(1): 45-55. <https://doi.org/10.1111/oik.04154>
- Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A., & Thies, C. (2002). Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland–cropland landscapes. *Ecological Applications*, 12(2), 354-363. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2002\)012\[0354:COSHFT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2002)012[0354:COSHFT]2.0.CO;2)
- Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A., & Thies, C. (2002b). Characteristics of insect populations on habitat fragments: a mini review. *Ecological research*, 17(2), 229-239. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2002.00482.x>
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., & Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity–ecosystem service management. *Ecology letters*, 8(8), 857-874. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x>
- Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T. O., Kleijn, D., Rand, T. A., ... & Vidal, S. (2007). Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological Control*, 43(3), 294-309. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.08.006>
- Tscharntke, T., Sekercioglu, C. H., Dietsch, T. V., Sodhi, N. S., Hoehn, P., & Tylianakis, J. M. (2008). Landscape constraints on functional diversity of birds and insects in tropical agroecosystems. *Ecology*, 89(4), 944-951. <https://doi.org/10.1890/07-0455.1>
- Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batary, P., ... & Ewers, R. M. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biological reviews*, 87(3), 661-685. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x>
- Tsujimoto, S.G. & Ishii, H.S. (2017). Effect of flower perceptibility on spatial-reward associative learning by bumble bees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 71(7): 105. <https://doi.org/10.1007/s00265-017-2328-y>
- Tuell, J.K., Fiedler, A.K., Landis, D. & Isaacs, R. (2008). Visitation by wild and managed bees (Hymenoptera: Apoidea) to eastern US native plants for use in conservation programs. *Environmental Entomology*. 37(3): 707-718. [https://doi.org/10.1603/0046-225X\(2008\)37\[707:VBWAMB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0046-225X(2008)37[707:VBWAMB]2.0.CO;2)
- Tuell, J. K., & Isaacs, R. (2009). Elevated pan traps to monitor bees in flowering crop canopies. *Entomologia experimentalis et applicata*, 131(1), 93-98. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2009.00826.x>

- Tulloch, A. I., Barnes, M. D., Ringma, J., Fuller, R. A., & Watson, J. E. (2015). Understanding the importance of small patches of habitat for conservation. *Journal of applied Ecology*, 53(2), 418-429. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12547>
- Turner, M. G. (1990). Spatial and temporal analysis of landscape patterns. *Landscape ecology*, 4(1), 21-30. <https://doi.org/10.1007/BF02573948>
- Turner, M. G., & Gardner, R. H. (1991). Quantitative methods in landscape ecology: the analysis and interpretation of landscape heterogeneity (No. 574.5 T8).
- Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Kahmen, A., Klein, A. M., Buchmann, N., Perner, J., & Tschardt, T. (2008). Resource heterogeneity moderates the biodiversity-function relationship in real world ecosystems. *PLoS Biology*, 6(5), e122. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060122>
- van Rijn, P. C., & Wäckers, F. L. (2016). Nectar accessibility determines fitness, flower choice and abundance of hoverflies that provide natural pest control. *Journal of Applied Ecology*, 53(3), 925-933. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12605>
- Vanbergen, A. J., & Insect Pollinators Initiative. (2013). Threats to an ecosystem service: pressures on pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(5), 251-259. <https://doi.org/10.1890/120126>
- Vaudo, A.D., Tooker, J.F., Grozinger, C.M. & Patch, H.M. (2015). Bee nutrition and floral resource restoration. *Current Opinion in Insect Science*. 10: 133-141. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.05.008>
- Vaughan, M., Shepherd, M., Kremen, C., & Black, S. H. (2007). Farming for bees. *The Xerces Society for Invertebrate Conservation*, Portland, Oregon, 1-34. (ISBN:978-0-9744475-1-3) <http://www.pollinatorsnativeplants.com/uploads/1/3/9/1/13913231/farmingforbees.pdf>
- Viana, B. F., Boscolo, D., Mariano Neto, E., Lopes, L. E., Lopes, A. V., Ferreira, P. A., ... & Primo, L. M. (2012). How well do we understand landscape effects on pollinators and pollination services?. *Journal of Pollination Ecology*, 7. <http://dx.doi.org/10.26786/1920-7603%282012%292>
- Vides-Borrell, E., Porter-Bolland, L., Ferguson, B. G., Gasselin, P., Vaca, R., Valle-Mora, J., & Vandame, R. (2019). Polycultures, pastures and monocultures: Effects of land use intensity on wild bee diversity in tropical landscapes of southeastern Mexico. *Biological Conservation*, 236, 269-280. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.04.025>
- Violle, C., Choler, P., Borgy, B., Garnier, E., Amiaud, B., Debarros, G., ... & Lavorel, S. (2015). Vegetation ecology meets ecosystem science: permanent grasslands as a functional biogeography case study. *Science of the Total Environment*, 534, 43-51. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.03.141>
- Walther-Hellwig, K. & Frankl, R. (2000). Foraging habitats and foraging distances of bumblebees, *Bombus* spp. (Hym., Apidae), in an agricultural landscape. *Journal of Applied Entomology*. 124(7-8): 299-306. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0418.2000.00484.x>
- Wardle, D. A., & Zackrisson, O. (2005). Effects of species and functional group loss on island ecosystem properties. *Nature*, 435(7043), 806. <https://doi.org/10.1038/nature03611>

- Warzecha, D., Diekötter, T., Wolters, V., & Jauker, F. (2016). Intraspecific body size increases with habitat fragmentation in wild bee pollinators. *Landscape ecology*, 31(7), 1449-1455. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0349-y>
- Weiner, C. N., Werner, M., Linsenmair, K. E., & Blüthgen, N. (2011). Land use intensity in grasslands: Changes in biodiversity, species composition and specialisation in flower visitor networks. *Basic and Applied Ecology*, 12(4), 292-299. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.08.006>
- Wellnitz, T., & Poff, N. L. (2001). Functional redundancy in heterogeneous environments: implications for conservation. *Ecology Letters*, 4(3), 177-179. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00221.x>
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I., & Tschardt, T. (2003). Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. *Ecology Letters*, 6(11), 961-965. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00523.x>
- White, P. S., & Walker, J. L. (1997). Approximating nature's variation: selecting and using reference information in restoration ecology. *Restoration Ecology*, 5(4), 338-349. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.1997.00547.x>
- Whitehorn, P. R., O'connor, S., Wackers, F. L., & Goulson, D. (2012). Neonicotinoid pesticide reduces bumble bee colony growth and queen production. *Science*, 1215025. <http://doi.org/10.1126/science.1215025>
- Wikelski, M., Kays, R. W., Kasdin, N. J., Thorup, K., Smith, J. A., & Swenson, G. W. (2007). Going wild: what a global small-animal tracking system could do for experimental biologists. *Journal of Experimental Biology*, 210(2), 181-186. <https://doi.org/10.1242/jeb.02629>
- Wikelski M, Moxley J, Eaton-Mordas A, Lopez-Uribe MM, Holland R, Moskowicz D, ... & Kays R. (2010). Large-range movements of neotropical orchid bees observed via radio telemetry. *PLoS one*. 5(5): e10738. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010738>
- Wilby, A., & Thomas, M. B. (2002). Natural enemy diversity and pest control: patterns of pest emergence with agricultural intensification. *Ecology Letters*, 5(3), 353-360. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00331.x>
- Williams, N. M., Minckley, R. L., & Silveira, F. A. (2001). Variation in native bee faunas and its implications for detecting community changes. *Conservation ecology*, 5(1): 7. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol5/iss1/art7/>
- Williams, N. M., Crone, E. E., T'ai, H. R., Minckley, R. L., Packer, L., & Potts, S. G. (2010). Ecological and life-history traits predict bee species responses to environmental disturbances. *Biological Conservation*, 143(10), 2280-2291. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.024>
- Williams, N. M., & Winfree, R. (2013). Local habitat characteristics but not landscape urbanization drive pollinator visitation and native plant pollination in forest remnants. *Biological Conservation*, 160, 10-18. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.12.035>
- Willmer, P.G., Bataw, A.A.M. & Hughes, J.P. (1994). The superiority of bumblebees to honeybees as pollinators: insect visits to raspberry flowers. *Ecological Entomology*. 19(3): 271-284. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1994.tb00419.x>

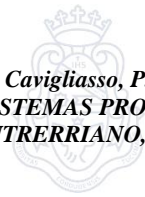
- Willmer, P. G. (2011). *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press. UK. 792pp. (ISBN: 1400838940, 9781400838943)
- Winfree, R., Williams, N. M., Dushoff, J., & Kremen, C. (2007). Native bees provide insurance against ongoing honey bee losses. *Ecology letters*, 10(11), 1105-1113. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01110.x>
- Winfree, R., Williams, N. M., Gaines, H., Ascher, J. S., & Kremen, C. (2008). Wild bee pollinators provide the majority of crop visitation across land-use gradients in New Jersey and Pennsylvania, USA. *Journal of Applied Ecology*, 45(3), 793-802. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01418.x>
- Winfree, R., & Kremen, C. (2008). Are ecosystem services stabilized by differences among species? A test using crop pollination. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1655), 229-237. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0709>
- Winfree, R., Aguilar, R., Vázquez, D. P., LeBuhn, G., & Aizen, M. A. (2009). A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology*, 90(8), 2068-2076. <https://doi.org/10.1890/08-1245.1>
- Winfree, R., Bartomeus, I., & Cariveau, D. P. (2011). Native pollinators in anthropogenic habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42, 1-22. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145042>
- Winfree, R., Gross, B.J. & Kremen, C. (2011b). Valuing pollination services to agriculture. *Ecol. Econ.* 71: 80–88. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2011.08.001>
- Winfree, R., W. Fox, J., Williams, N. M., Reilly, J. R., & Cariveau, D. P. (2015). Abundance of common species, not species richness, drives delivery of a real-world ecosystem service. *Ecology letters*, 18(7), 626-635. <https://doi.org/10.1111/ele.12424>
- Winfree, R., Reilly, J. R., Bartomeus, I., Cariveau, D. P., Williams, N. M., & Gibbs, J. (2018). Species turnover promotes the importance of bee diversity for crop pollination at regional scales. *Science*, 359(6377), 791-793. <https://doi.org/10.1126/science.aao2117>
- Wojcik, V. A., & Buchmann, S. (2012). Pollinator conservation and management on electrical transmission and roadside rights-of-way: a review. *Journal of Pollination Ecology*, 7. ISSN 1920-7603
- Wojcik, V. A., & McBride, J. R. (2012). Common factors influence bee foraging in urban and wildland landscapes. *Urban Ecosystems*, 15(3), 581-598. <https://doi.org/10.1007/s11252-011-0211-6>
- Wolf, S. & Moritz, R.F. (2008). Foraging distance in *Bombus terrestris* L. (Hymenoptera: Apidae). *Apidologie*. 39(4): 419-427. <https://doi.org/10.1051/apido:2008020>
- Wood, G. W., & Wood, F. A. (1963). Nectar production and its relation to fruitset in the lowbush blueberry. *Canadian Journal of Botany*, 41(12), 1675-1679. <https://doi.org/10.1139/b63-153>
- Wood, S. A., Karp, D. S., DeClerck, F., Kremen, C., Naeem, S., & Palm, C. A. (2015). Functional traits in agriculture: agrobiodiversity and ecosystem services. *Trends in ecology & evolution*, 30(9), 531-539. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.013>
- Worton, B.J. (1989). Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology*. 70(1): 164-168. <https://doi.org/10.2307/1938423>



Cavigliasso, P.

**SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO
DEL ESPINAL ENTRERRIANO, ARGENTINA**

- WWF. (2010). Planeta Vivo Informe 2010, Biodiversidad, biocapacidad y desarrollo. <http://www.wwf.org.mx/wwfmex/planeta-vivo-2010.php>
- Zhu, X. F., Wan, J. P., & Li, Q. J. (2010). Nectar robbers pollinate flowers with sexual organs hidden within corollas in distylous *Primula secundiflora* (Primulaceae). *Biology letters*, 6(6), 785-787. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0345>
- Zurbuchen, A., Landert, L., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S., & Dorn, S. (2010). Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biological Conservation*, 143(3), 669-676. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.003>
- Zuur, A. F., Hilbe, J. M., & Ieno, E. N. (2013). *A Beginner's Guide to GLM and GLMM with R: A Frequentist and Bayesian Perspective for Ecologists*. Highland Statistics Limited.



Cavigliasso, P.

SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL
ESPINAL ENTRERRIANO, ARGENTINA

- ANEXOS -

Videos

- CAPITULO 4

Video S1-3. Vuelo de *Bombus pauloensis* en agroecosistemas de producción de arándanos (Entre Ríos, Argentina).

Detalle del vuelo de forrajeo de reinas de *B. pauloensis* con un transmisor de radio de 0.2 g (Serie ATS A2412) pegado a la parte superior del abdomen.

Link 1: <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.9757925.v1>

Link 2: <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.9757928.v1>

Link 3: <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.9757922.v1>



Figuras

• Introducción general

Figura SI.1. (A) Tendencia de cambio espacio-temporal observada para una ventana temporal de 10 años en la zona bajo estudio. Se muestra el cambio proporcional del uso del suelo sobre los sistemas con mayor representación de la región (Verón et al., datos sin publicar, en el marco del proyecto “OISE-PIRE: Sustainability, Ecosystem Services, and Bioenergy Development across the Americas (A. N°: 1243444)”).

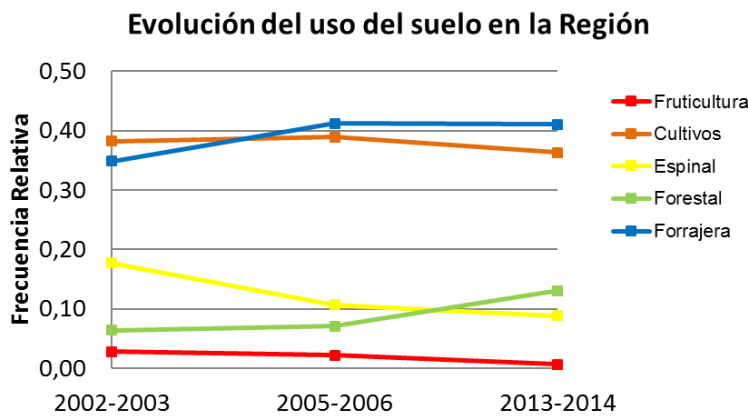
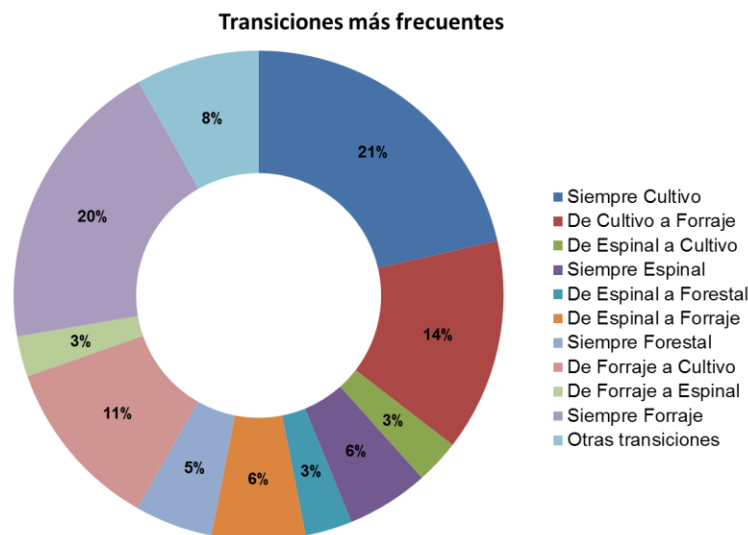


Figura SI.1. (B) Transiciones (2004-2014) entre usos del suelo ocurridas más frecuentemente para la región estudiada. Se muestran las tendencias de cambio de uso del suelo para los sistemas con mayor representación de la región (Verón et al., datos sin publicar, en el marco del proyecto “OISE-PIRE: Sustainability, Ecosystem Services, and Bioenergy Development across the Americas (A. N°: 1243444)”).





• **CAPITULO 1**

Figura S1.1. Imágenes donde se detalla la caracterización de los diferentes polígonos representativos de los usos del suelo bajo estudio (ESP, Espinal; EUC, plantaciones forestales; AG, cultivos Agro-ganaderos; MU, usos mixtos del suelo) y con diferentes colores las categorías de hábitats (descriptas en la tabla S1.2) que los componen (referencia en el lateral derecho).

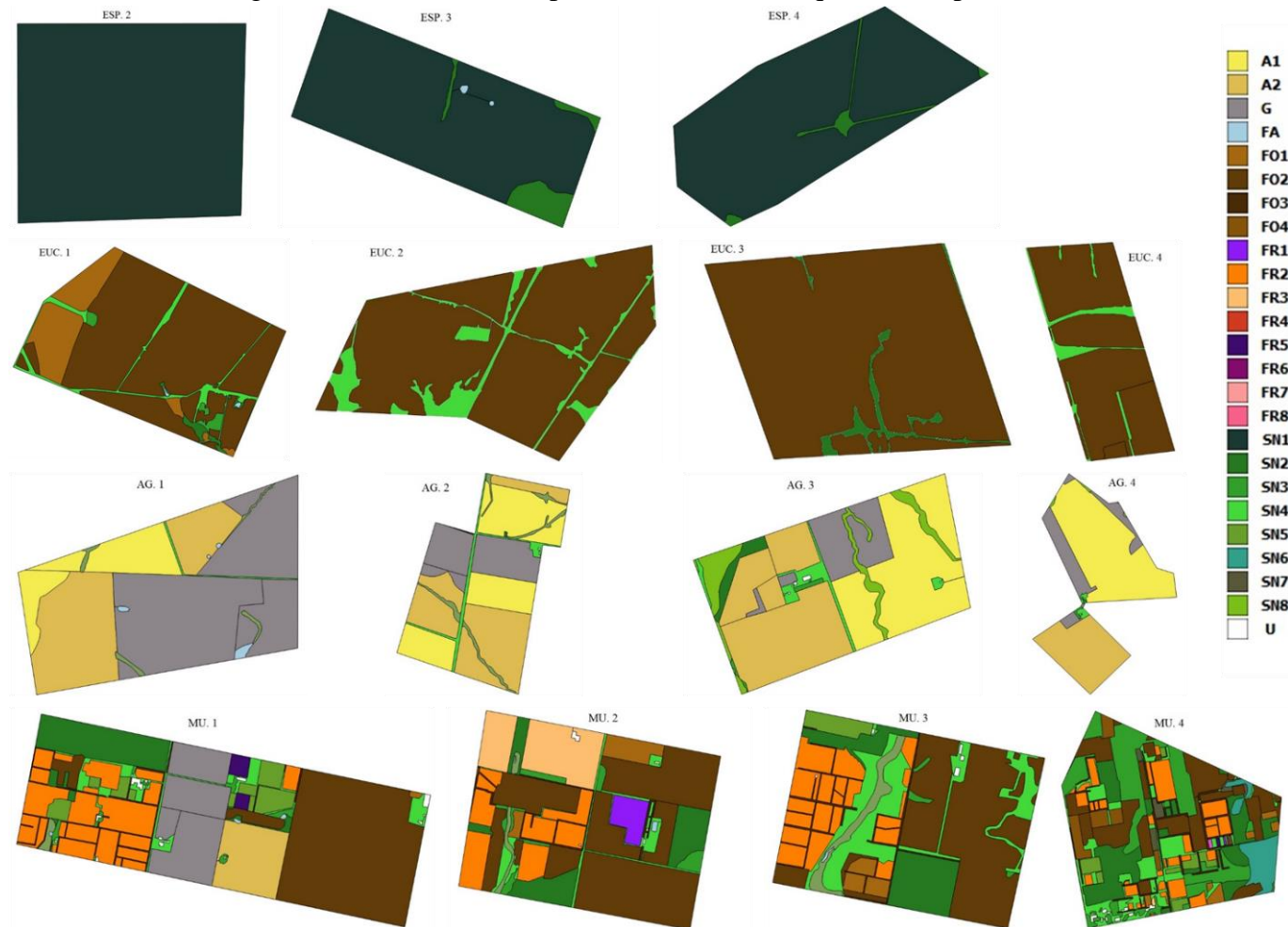
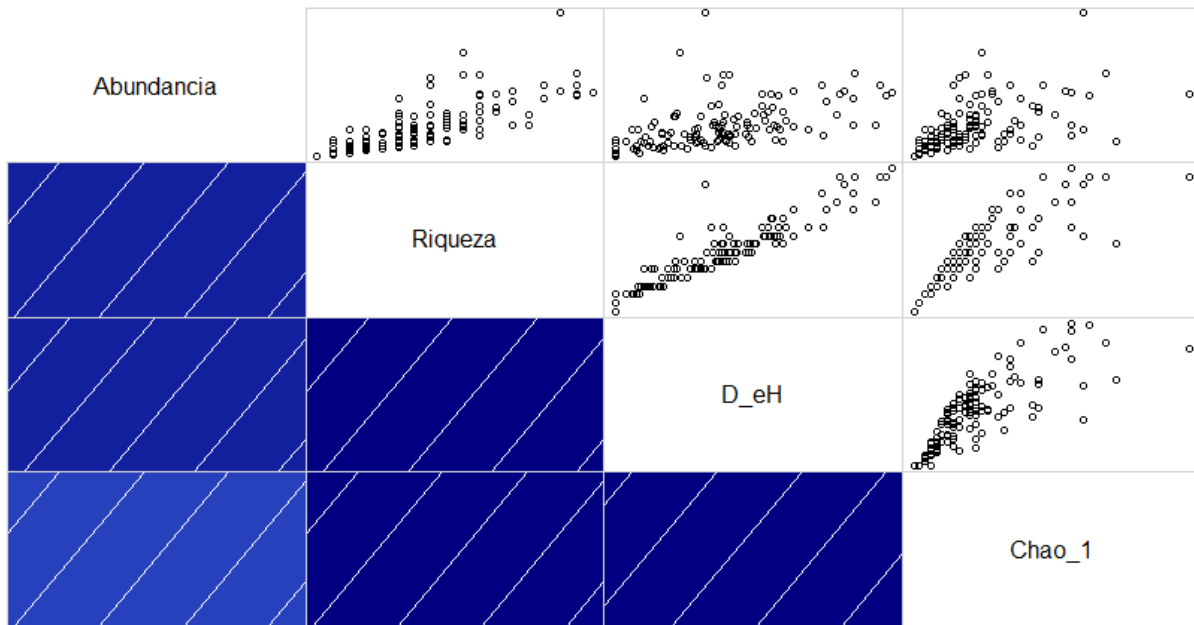




Figura S1.2. Correlograma entre los estimadores (Variables respuestas: abundancia, riqueza, Chao-1 y riqueza equivalente “ $D = e^H$ ”) de las comunidades de abejas. Se observa sobre la diagonal media la dispersión de los puntos y debajo de esta la interpretación de las correlaciones (colores más intensos denotan mayor correlación y el color azul denota una relación directamente proporcional).

Correlograma entre los estimadores de las comunidades de abejas





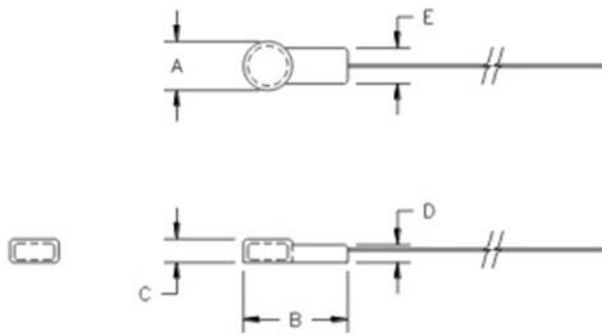
• **CAPITULO 4**

Figura S4.1. Información suplementaria sobre el transmisor utilizado (se resalta con recuadro amarillo el modelo) para el seguimiento de las reinas de *Bombus pauloensis*.



AVIAN GLUE ON

Series A2405



Technical Specifications

Transmitter type:	Crystal controlled 2-stage
Calibration tolerance:	±2.5kHz
Frequency stability:	±2.5kHz, -20°C to 40°C
Pulse rate and width:	Typical on time 15ms, off time 1.5-4.0sec (controlled by astable circuit)
Pulse rate variation:	5%/volt, ± 20% for temperatures -20°C to +40°C
Battery:	Silver Oxide
Activation:	By removing magnet
Encapsulation:	Electrical resin, water-proof, specific gravity. 1.12

MODEL	BATTERY	BATTERY CAPACITY (days)				DIMENSIONS (mm)					WEIGHT (grams)	PRICE GROUP
		15 ppm	24 ppm	30 ppm	40 ppm	A	B	C	D	E		
A2412	410	22	15	12	9	5	12	1.5	2.5	4	0.20	F



Cavigliasso, P.

SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL ESPINAL ENTRERRIANO, ARGENTINA

Figura S4.2. Información complementaria sobre el ciclo de vida de *Bombus pauloensis* y su relación con la fenología de la floración de diferentes variedades de *Vaccinium corymbosum* cultivadas en la zona de estudio (Entre Ríos, Argentina).

Fuente: Información extraída de la presentación titulada “Comportamiento fenológico de variedades tradicionales y nuevas de arándano” Rivadeneira M.F. & Carlazara G. III Jornada Técnica Regional de Arándanos. Concordia, Entre Ríos. 7 de julio 2011. Se denota la plena floración mediante el código R5 (**Imagen 2.1**)



Mes	Junio				Julio				Agosto				Septiembre				Octubre			
Semana	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
Emerald								R5	R5											
Snowchaser								R5												
O' Neal												R5								
Misty												R5								
Jewel												R5								
Star												R5								



Cavigliasso, P.

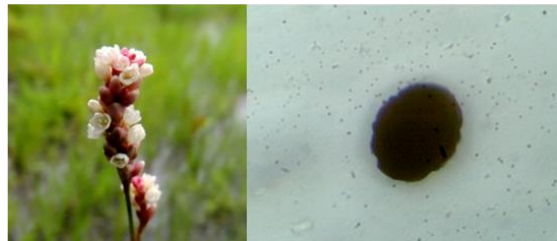
SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL ESPINAL ENTRERRIANO, ARGENTINA

Figuras S4.3. Información de soporte sobre la caracterización palinológica del polen presente en las reinas *Bombus pauloensis*.

Se presentan las micrografías realizadas como patrón (microscopio óptico ocular, resolución 400x) asociado a las diferentes especies de polen observadas. Han sido ordenados en relación con su familia taxonómica.



Acanthaceae:
Justicia tweediana



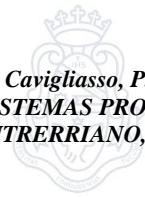
Alismataceae:
Echinodorus sp.1



Amaranthaceae:
Iresine diffusa



Amaryllidaceae:
Nothoscordum arenarium *Nothoscordum gracile*



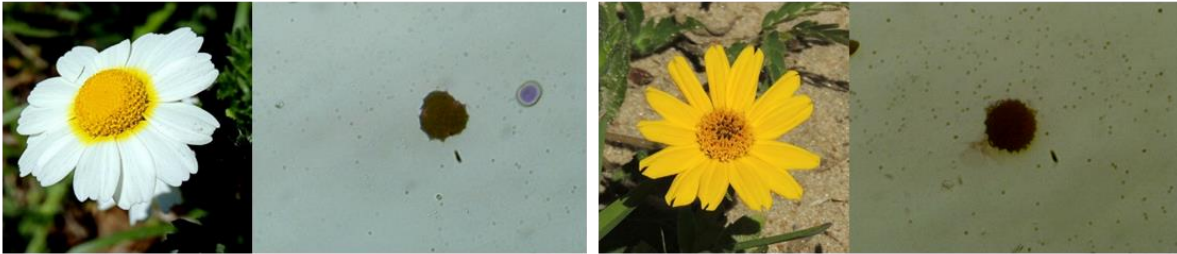
Cavigliasso, P.

SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL ESPINAL ENTRERRIANO, ARGENTINA



Apiaceae:

Conium maculatum



Asteraceae:

Anthemis mixta

Coreopsis lanceolata



Senecio madagascariensis



Bignoniaceae:

Tabebuia impetiginosa



Boraginaceae:

Echium plantagineum

Heliotropium amplexicaule



Cavigliasso, P.

SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL ESPINAL ENTRERRIANO, ARGENTINA



Brassicaceae:

Raphanus sativus

Rapistrum rugosum



Bromeliaceae:

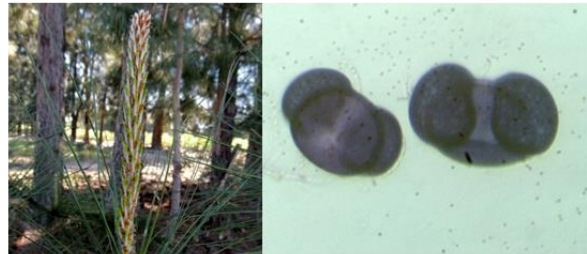
Tillandsia aëranthos



Caryophyllaceae:

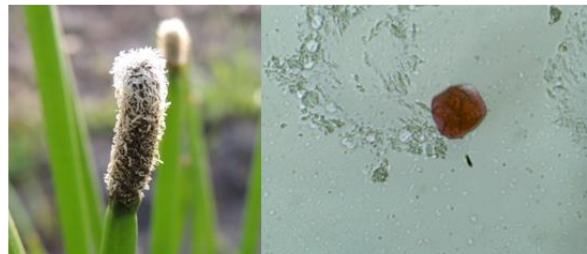
Stellaria media

Silena gallica



Casuarinaceae:

Casuarina sp.



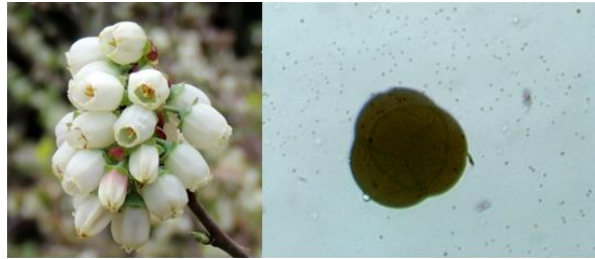
Cyperaceae:

Eleocharis parodii



Cavigliasso, P.

SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL ESPINAL ENTRERRIANO, ARGENTINA



Ericaceae:

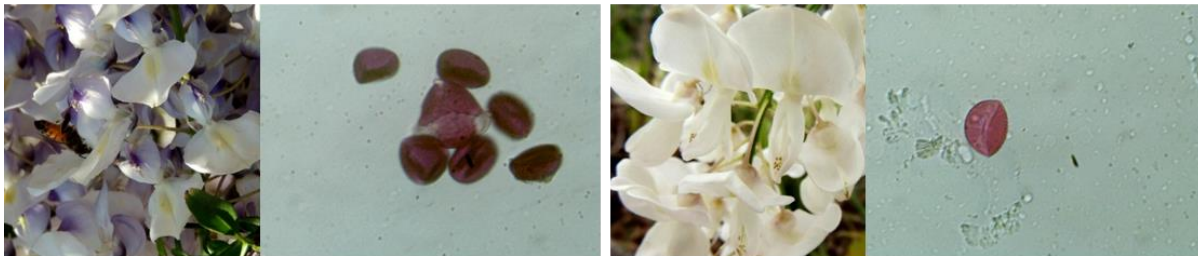
Vaccinium corymbosum



Fabaceae:

Lupinus polyphyllus

Trifolium repens



Wisteria frutescens

Wisteria sinensis alba



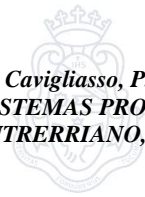
Fagaceae:

Quercus sp.



Iridaceae:

Herbertia lahue



Cavigliasso, P.

SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL ESPINAL ENTRERRIANO, ARGENTINA



Lamiaceae:

Hyptis sp.

Lavandula officinalis



Lepechinia floribunda



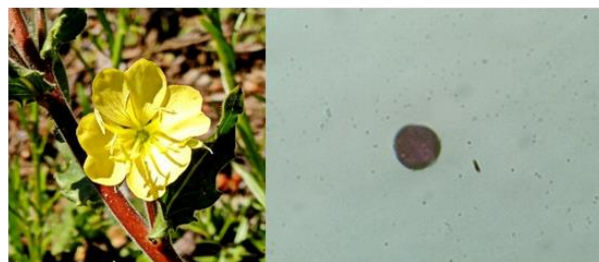
Lythraceae:

Cuphea glutinosa



Magnoleaceae:

Magnolia betty



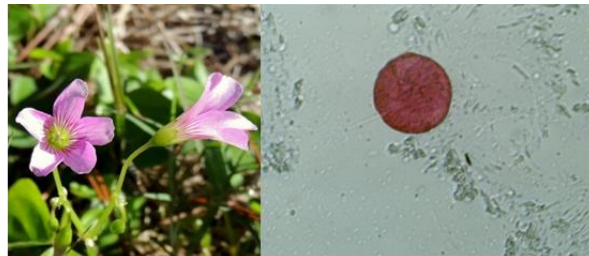
Onagraceae:

Oenothera affinis



Cavigliasso, P.

SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL ESPINAL ENTRERRIANO, ARGENTINA



Oxalidaceae:

Oxalis debilis



Papaveraceae:

Fumaria capreolata



Plantaginaceae:

Nuttallanthus canadensis



Primulaceae:

Anagallis arvensis



Rosaceae:

Spiraea cantoniensis



Cavigliasso, P.

SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL ESPINAL ENTRERRIANO, ARGENTINA



Rutaceae:
Citrus sp.



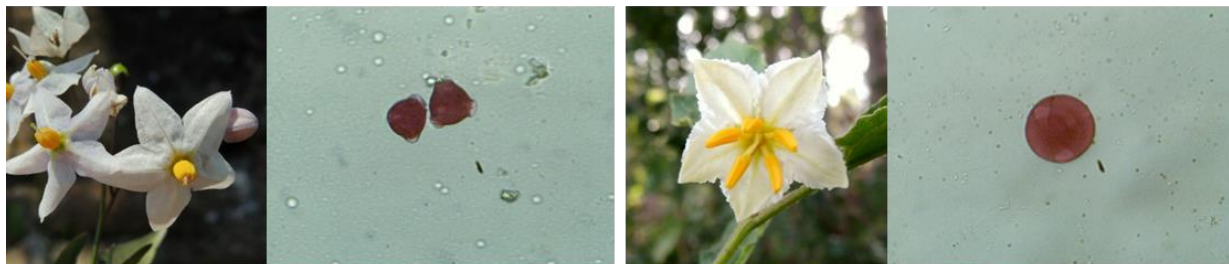
Scrophulariaceae:
Buddleja stachyoides



Solanaceae:

Solanum americanum

Solanum diflorum



Solanum laxum

Solanum reflexum



Solanum sisymbriifolium



Cavigliasso, P.

SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL ESPINAL ENTRERRIANO, ARGENTINA



Verbenaceae:

Glandularia balansae

Glandularia dissecta



Lantana camara

Verbena bonaerensis

• **CAPITULO 5**

Figura S5.1: Escenarios a futuro según las estimaciones de cambio de uso de suelo y cobertura en la región bajo estudio. Arriba, se presentan 3 escenarios a futuro en relación al posible avance de las plantaciones forestales sobre la línea de base. En todos los casos se parte de un 100% de expansión para el 2024, basándose en la tendencia de la última década. Los escenarios fueron estimados mediante la herramienta insignia del proyecto Capital Natural, InVEST (<https://naturalcapitalproject.stanford.edu/invest/>), donde se proponen modelos para mapear y valorar los servicios ecosistémicos proporcionados por paisajes terrestres y marinos. **Escenarios.** **Valores de la Comunidad:** escenario planteado por los pobladores de los centros urbanos (mediante entrevistas a diferentes actores). **Usos Mixtos:** escenario planteado por el equipo de trabajo teniendo en cuenta los resultados de los muestreos de abejas. **Expansión de Eucaliptos:** escenario extremo planteado como un caso de expansión de las plantaciones por nuevos subsidios. Tonos más oscuros de rojo indican abundancias medias de abejas mayores y tonos más oscuros de azul mayor servicio de polinización. Mapas de base realizados por Verón et al. y escenarios generados por Phifer et al. (Ambos casos datos sin publicar), en el marco del proyecto “OISE-PIRE: Sustainability, Ecosystem Services, and Bioenergy Development across the Americas (A. N°: 1243444)”.

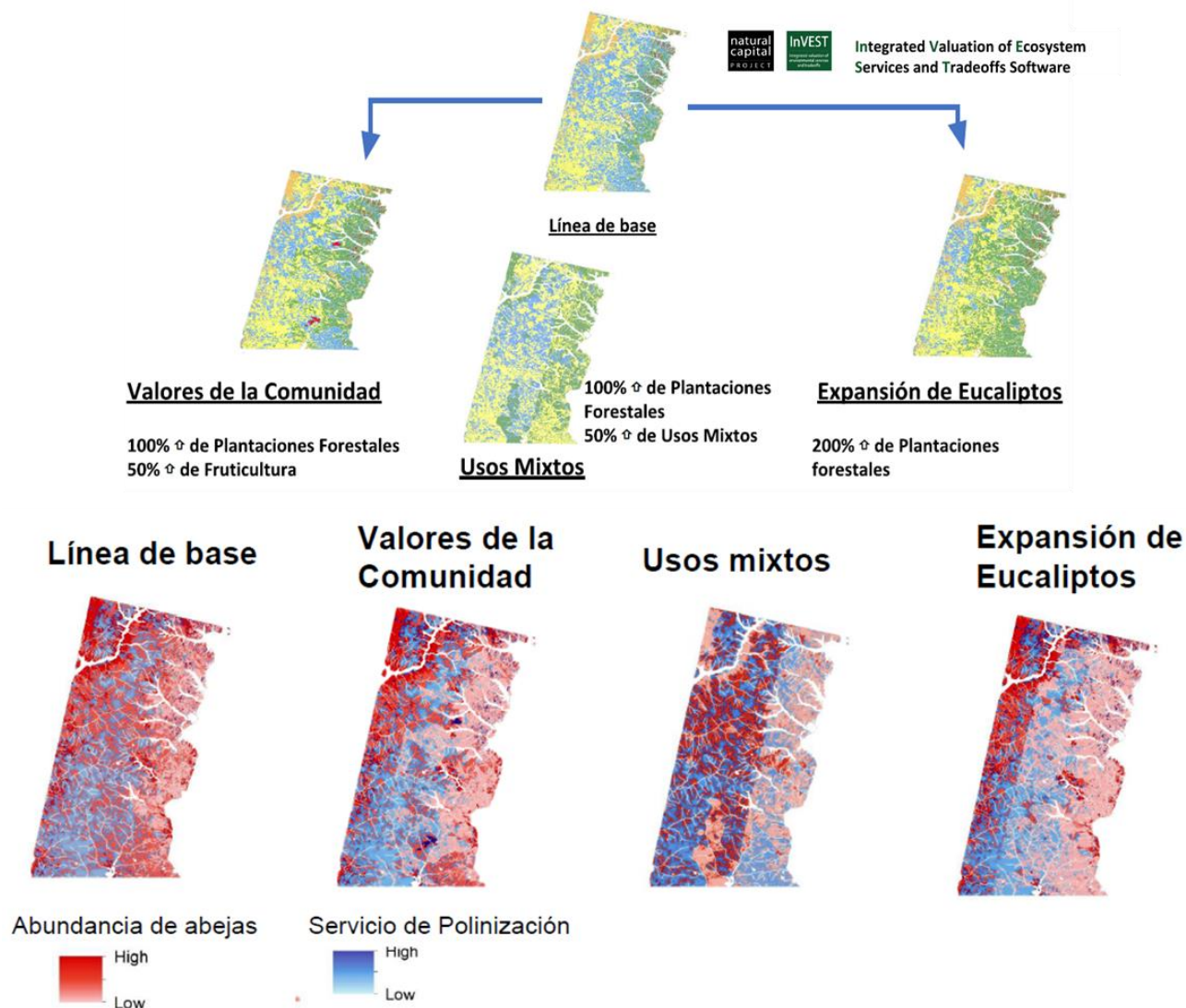
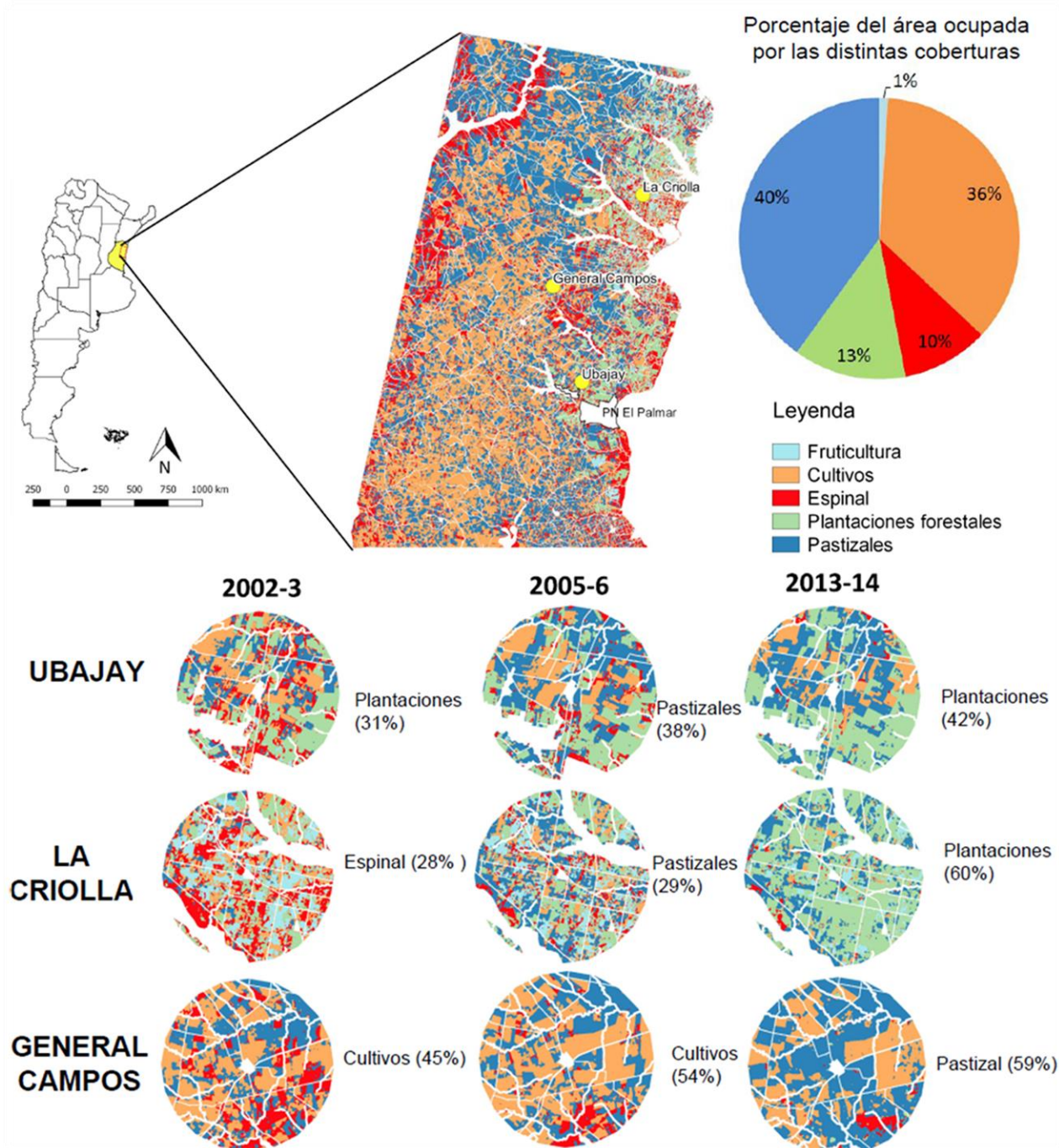




Figura S5.2: Mapa de la región bajo estudio con la caracterización del área ocupada por las diferentes coberturas. Se señala en el mapa los 3 centros urbanos donde se nuclean los diferentes sistemas productivos: **La Criolla**: producción frutícola (citrus y arándanos); **General Campos**: producción agrícola/ganadera (oleaginosas y ganado en praderas); **Ubajay**: producción forestal (plantaciones de *Eucalyptus grandis* en su mayoría). En la parte inferior se detalla el cambio espacio-temporal (año 2002-3, 2005-6 y 2013-14) de la configuración del paisaje en cada núcleo, mostrando la cobertura predominante con su porcentaje entre paréntesis. (Verón et al., datos sin publicar, en el marco del proyecto “OISE-PIRE: Sustainability, Ecosystem Services, and Bioenergy Development across the Americas (A. N°: 1243444)”).





Tablas

• CAPITULO 1

Tabla SI.1: Proporción de grupos de LUs representativos dentro de cada sitio.

Se presentan la cobertura proporcional de cada grupo de LUs para cada uno de los sitios de estudio seleccionados (polígono). Se incluye la valoración del Índice de Recursos Florales, el número de especies florales estimadas y la cantidad de LUC presentes en cada uno de los sitios estudiados.

Sitio	Agrícola %	Agua %	Forestal %	Frutales %	Ganadero %	Semi_natural %	Urbano %	IRF	# spp fl. Tot	N° LUC
ESP2	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	100,000	0,000	4,692	146	1
ESP3	0,000	0,211	0,000	0,000	0,000	99,789	0,000	4,806	157	3
ESP4	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	100,000	0,000	4,743	157	2
EUC1	0,000	0,139	91,722	0,000	0,000	8,139	0,000	3,460	137	6
EUC2	0,000	0,000	92,652	0,000	0,000	7,348	0,000	3,286	137	5
EUC3	0,000	0,000	95,994	0,000	0,000	4,006	0,000	3,074	96	3
EUC4	0,000	0,000	92,014	0,000	0,000	7,986	0,000	3,209	103	3
MU1	8,465	0,106	36,637	18,879	15,470	19,927	0,516	4,485	205	14
MU2	0,000	0,141	51,507	29,808	0,000	18,352	0,192	4,713	177	12
MU3	0,000	0,080	44,751	17,944	0,000	36,974	0,250	5,491	180	11
MU4	0,000	0,000	31,522	11,360	0,000	56,633	0,486	7,098	183	18
AG1	42,988	0,590	0,000	0,000	54,499	1,924	0,000	5,267	133	6
AG2	70,954	0,000	0,000	0,000	21,311	7,700	0,036	5,114	157	7
AG3	72,204	0,000	0,000	0,000	12,640	14,999	0,156	5,249	162	8
AG4	84,194	0,000	0,000	0,000	14,055	1,713	0,039	4,519	157	7

Referencia: ESP, bosque Espinal; EUC, plantaciones Forestales; MU, Usos Mixtos; AG, Agro/Ganadero; IRF, Índice de Recursos Florales/polígono; # spp fl. Tot, Número de especies botánicas/polígono; N° LUC, Número de Categorías de hábitats dentro de cada polígono.

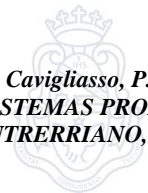


Tabla SI.2: Criterios de clasificación para las diferentes categorías de hábitats

En la siguiente tabla se describen las 25 categorías de hábitats, con sus códigos de identificación (**ID**), para las 7 diferentes coberturas vegetales (se denotan con diferentes colores: Amarillo (**A**)- Agrícola; Celeste (**FA + U**)- Urbanización; Marrón (**FO**)- plantaciones Forestales; Rojo (**FR**)- Frutales; Gris (**G**)- Ganadería; Verde (**SN**)- Semi-natural) con la descripción de su fisonomía vegetal y parámetros utilizados para la clasificación (densidad de plantación y número de flores/planta). Se incluye el número de especies botánicas citadas para cada LUC (N° **spp botánicas**) con las cuales se calculó el IRF_{LUC} . Además, se presenta la valoración por unidad de pixel de cada LUC en particular ($IRF_{LUC}/pixel$).

Coberturas vegetales	Categoría	ID	Categorías de hábitat (LUC)	Descripción	N° spp botánicas	$IRF_{LUC}/pixel$
Agrícola	1	A1	Soja	Monocultivo de soja (30 plantas/m ² ; 200 flores/planta) ~60.000.000 flores/ha	36	0,032
	2	A2	Parcela agrícola	Monocultivo de Poaceas (Sorgo, alfalfa, trébol o similares)	41	0,063
Plantaciones Forestales	3	FO1	Eucalyptus (-3años)	Plantación de <i>Eucalyptus spp</i> (predominantemente <i>E. grandis</i>) con menos de 3 años de plantadas (~900 pl./ha.), casi no producen flores. Sotobosque similar a pradera natural.	69	0,043
	4	FO2	Eucalyptus (+3años)	Plantación de <i>Eucalyptus spp</i> . (generalmente <i>E. grandis</i>) de más de 3 años (~600 pl./ha / 11000 flores/pl.) ~6.600.000 flores/ha. Se cierra la canopía. Baja vegetación en sotobosque.	41	0,029
	5	FO3	Cortinas forestales	Plantaciones lineales de 1-2 árboles de <i>Casuarina sp.</i>	1	0,167
	6	FO4	Pino	Plantaciones forestales de <i>Pinus sp. (affin taeda)</i>	1	0,133
Frutales	7	FR1	Arándano	Cultivo con manejo productivo tradicional de <i>Vaccinium corymbosum</i> (~3000pl. ha/ 3000 flores/planta) ~9.000.000 flores/ha	34	0,051
	8	FR2	Citrus	Cultivo con manejo productivo tradicional de <i>Citrus sp.</i> (Naranjas, mandarinas y limones) (~400pl ha./0,5-3 x 10 ⁵ flores/planta) ~70.000.000 flores/ha.	23	0,059
	9	FR3	Pecan	Cultivo con manejo productivo tradicional de <i>Carya illinoensis</i> (~100pl. ha.) Polinización anemófila	23	0,054



	10	FR4	Otros Berrys	Cultivo con manejo productivo tradicional de <i>Rubus sp.</i> (Zarzamoras, Frambuesas y Boysenberrys) (~3000pl. ha/500 flores/planta) ~ 1.500.000 flores/ha	23	0,052
	11	FR5	Prunus sp.	Cultivo con manejo productivo tradicional de <i>Prunus sp.</i> (Duraznos y ciruelas) (~500pl ha./6000 flores/planta) ~ 3.000.000 flores/ha	35	0,054
	12	FR6	Vid	Cultivo con manejo productivo tradicional de <i>Vitis vinifera</i> . Polinización anemófila	23	0,048
	13	FR7	Manzana	Cultivo con manejo productivo tradicional de <i>Malus domestica</i> (~500pl ha./16000 flores/planta) ~8.000.000 flores/ha	34	0,055
	14	FR8	Kiwi	Cultivo con manejo productivo tradicional de <i>Actinidia deliciosa</i> . (~600pl. ha./500 flores/planta) ~300.000 flores/ha.	33	0,049
Ganadería	15	G	Pasturas	Praderas o verdeo con rotación para engorde de ganado vacuno	54	0,052
Semi-natural	16	SN1	Bosque Nativo	Bosque Espinal dominado por una fisonomía de pajonal dominado por especies arbóreas de los géneros <i>Vachellia</i> y <i>Prosopis</i>	146	0,047
	17	SN2	Sabana	Bosque abierto con estrato arbóreo empobrecido de los géneros <i>Vachellia</i> , <i>Prosopis</i> y <i>Schinus</i> . En ciertos casos con presencia de ganado vacuno.	56	0,065
	18	SN3	Arboleda	Arboleda que en ciertos casos se cierra en la canopía (<i>Vachellias</i> , <i>Prosopis</i> , <i>Celtis</i> , <i>Butea yatay</i> , <i>Eucalyptus</i> , etc.) con pastizal bajo	47	0,071
	19	SN4	Pastizal natural	Pastizal de remanente con muy baja presencia de árboles. Zonas de márgenes de camino y vías del ferrocarril, caminos internos y zonas desmalezadas de predios productivos	43	0,076
	20	SN5	Lote Frutal abandonado	Pradera en recuperación con árboles frutales (generalmente Citrus o Arándano)	43	0,064
	21	SN6	Palmar	Parche de <i>Butea yatay</i> (~100 pl. ha.)	1	0,188
	22	SN7	Suelo desnudo	Suelo arado, con barbecho, arenal o cantera	0	0,000
	23	SN8	Bajo inundables	Pastizal inundable con lagunas temporarias, en momentos aspecto de pantanal, con muy baja presencia de árboles.	49	0,077
Urbano	24	U	Urbanizado	Área urbanizada, chacras o caminos asfaltados	13	0,034
	25	FA	Fuentes de agua	Agua de riego, ríos, lagunas o agua para ganado	0	0,000

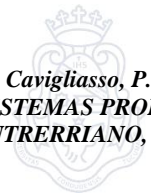


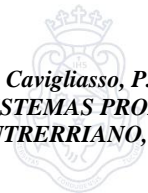
Tabla S1.3 - A: Curvas de floración para el cálculo del valor de “ ΔT_f ” para cada una de las especies botánicas que constituyen las diferentes categorías de hábitats.

Se presenta a continuación las curvas de floración para las 244 especies botánicas de interés melitofilo usadas para el cálculo del ΔT_f .

Fuentes: Consultas a especialistas y conteos en especies de monocultivos (N° de flores/árbol), Censos realizados en el marco del NSF:PIRE (2014/15); Datos no publicados de especies florales relacionadas a sistemas forestales y afines (Díaz, D. & Boubet, J.P. datos sin publicar, 2012); Tesis de Maestría Ing. Agr. Claudio Gómez (2015); Publicaciones: Carta de suelos de la República Argentina – Provincia de Entre Ríos; Fagundez et al., 2016.

Referencias: Especies botánicas en monocultivo resaltadas en amarillo, Valores de: (1) picos de floración; (0,5) Inicio o final de la floración.

Familia	Especie	Meses del año											Meses floración	
		E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N		D
Acanthaceae	<i>Dicliptera tweediana</i> Nees	1	1	0,5	0,5	0,5				0,5	1	1	1	7
Acanthaceae	<i>Justicia sp.(afin tweediana)</i>	1	0,5						0,5	0,5	0,5	1	4	
Acanthaceae	<i>Ruellia coerulea</i> Morong							0,5	1	1	0,5		3	
Acanthaceae	<i>Ruellia morongii</i> Britton							0,5	1	1	0,5		3	
Acanthaceae	<i>Stenandrium dulce</i> (Cav.) Nees									1	1	0,5	2,5	
Actinidiaceae	<i>Actinidia deliciosa</i> (A.Chev.) C.F.Liang & A.R.Ferguson, 1984								0,5	1	0,5		2	
Amaranthaceae	<i>Alternanthera pungens</i> Kunth	1	1	0,5	0,5	0,5			0,5	0,5	0,5	1	6	
Amaranthaceae	<i>Amaranthus hybridus</i>	1	1	0,5								0,5	3	
Amaranthaceae	<i>Gomphrena celosioides</i> Mart. var. <i>celosioides</i>	0,5	1	1	1	0,5						0,5	4,5	
Amaranthaceae	<i>Iresine diffusa</i> Humb. & Bonpl. ex Willd. var. <i>diffusa</i>	0,5	1	1	1	0,5						0,5	4,5	
Amaryllidaceae	<i>Zephyranthes sp.</i>								0,5	1	1	0,5	3	
Anacardiaceae	<i>Schinus sp.</i>							0,5	1	0,5			2	
Apiaceae	<i>Apium sellowianum</i>	1	1	0,5					0,5	1	1	1	6	
Apiaceae	<i>Conium maculatum</i>									1	1		2	
Apiaceae	<i>Cyclospermum leptophyllum</i> (Pers.) Sprague	0,5	0,5						0,5	1	1	0,5	4	
Apiaceae	<i>Eryngium horridum</i> Malme	0,5									0,5	1	2	
Apiaceae	<i>Hydrocotyle bonariensis</i> Lam.	0,5								0,5	1	0,5	2,5	
Apocynaceae	<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> Schlecht.									0,5	1	0,5	2	
Araceae	<i>Zantedeschia aethiopica</i>	0,5	0,5						0,5	0,5	1	1	4	
Arecaceae	<i>Butia yatay</i> (Mart.) Becc. subsp. <i>yatay</i>							0,5	0,5	1	0,5		2,5	
Aristolochiaceae	<i>Aristolochia stuckertii</i> Speg.								0,5	1	0,5		2	
Asclepiadaceae	<i>Araujia angustifolia</i> (Hook. & Arn.) Decne.	0,5							0,5	0,5	1	1	3,5	



Cavigliasso, P.

SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL ESPINAL ENTRERRIANO, ARGENTINA

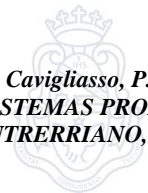
Asclepiadaceae	<i>Asclepias mellodora</i> A. St.-Hil.	1	1	0,5				0,5	3		
Asteraceae	<i>Achyrocline satureioides</i> (Lam.) DC.	1	1	0,5				0,5	3		
Asteraceae	<i>Ambrosia tenuifolia</i> Spreng.	1	1	0,5	0,5			0,5	3,5		
Asteraceae	<i>Anthemis mixta</i>						0,5	1	0,5	2	
Asteraceae	<i>Aspilia montevidensis</i> (Spreng.) Kuntze var. <i>montevidensis</i>	1	1	0,5	0,5			0,5	0,5	1	5
Asteraceae	<i>Aster squamatus</i> (Spreng.) Hieron. var. <i>squamatus</i>	1	0,5	0,5				0,5	0,5		3
Asteraceae	<i>Baccharis articulata</i> (Lam.) Pers.						0,5	1			1,5
Asteraceae	<i>Baccharis coridifolia</i> DC.	0,5	1	0,5							2
Asteraceae	<i>Baccharis darwinii</i> Hook. & Arn.	0,5	1	0,5							2
Asteraceae	<i>Baccharis dracunculifolia</i> DC.	0,5	1	1	0,5						3
Asteraceae	<i>Baccharis medullosa</i> DC.	1	1	0,5				0,5			3
Asteraceae	<i>Baccharis pingraea</i> DC. f. <i>pingraea</i>	1	1	0,5				0,5			3
Asteraceae	<i>Baccharis salicifolia</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	1	1	0,5				0,5			3
Asteraceae	<i>Baccharis trimera</i> (Less.) DC.	1	1	0,5				0,5			3
Asteraceae	<i>Baccharis ulicina</i> Hook. & Arn.	1	1	0,5				0,5			3
Asteraceae	<i>Bidens pilosa</i> L.	1	1	0,5				0,5			3
Asteraceae	<i>Bidens subalternans</i> DC. var. <i>subalternans</i>	1	1	0,5				0,5			3
Asteraceae	<i>Carduus acanthoides</i> L.	1	0,5	0,5			0,5	0,5	1		4
Asteraceae	<i>Chaptalia arechavaletae</i> Arechav.	1	0,5					0,5			2
Asteraceae	<i>Chaptalia exscapa</i> (Pers.) Baker	1	0,5					0,5			2
Asteraceae	<i>Chaptalia ignota</i> Burkart	1	0,5					0,5			2
Asteraceae	<i>Chaptalia nutans</i>	1	0,5					0,5			2
Asteraceae	<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	0,5	0,5	0,5			0,5	1	1		4
Asteraceae	<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist var. <i>bonariensis</i>	0,5	1	0,5							2
Asteraceae	<i>Conyza floribunda</i> Kunth	0,5	1	0,5							2
Asteraceae	<i>Conyza primulifolia</i> (Lam.) Cuatrec. & Lourteig	0,5	1	0,5							2
Asteraceae	<i>Eupatorium arnotianum</i> Griseb.	1	0,5					0,5			2
Asteraceae	<i>Eupatorium buniifolium</i> Hook. & Arn. var. <i>buniifolium</i>	1	0,5					0,5			2
Asteraceae	<i>Eupatorium candolleanum</i> Hook. & Arn., p.min.p.	1	0,5					0,5			2
Asteraceae	<i>Eupatorium christeanum</i> Baker	1	0,5					0,5			2
Asteraceae	<i>Eupatorium inulaefolium</i> H.B.K.	1	0,5					0,5			2
Asteraceae	<i>Eupatorium ivifolium</i> L.	1	0,5					0,5			2
Asteraceae	<i>Eupatorium laevigatum</i> Lam. var. <i>laevigatum</i>	1	0,5					0,5			2
Asteraceae	<i>Eupatorium macrocephalum</i> Less.	1	0,5					0,5			2
Asteraceae	<i>Eupatorium squarroso-ramosum</i> Hieron.										0
Asteraceae	<i>Galinsoga parviflora</i>	0,5	1	0,5							2
Asteraceae	<i>Gamochaeta calviceps</i> (Fernald) Cabrera	1	1	0,5	0,5			0,5	0,5	1	5



Cavigliasso, P.

SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL ESPINAL ENTRERRIANO, ARGENTINA

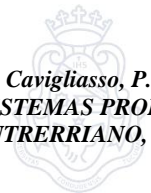
Asteraceae	<i>Gamochaeta coarctata</i> (Willd.) Kerguélen	1	1	0,5	0,5			0,5	0,5	1	5			
Asteraceae	<i>Gamochaeta filaginea</i>	1	1	0,5	0,5			0,5	0,5	1	5			
Asteraceae	<i>Gnaphalium gaudichaudianum</i> DC.	0,5	1	0,5							2			
Asteraceae	<i>Hypochaeris microcephala</i> (Sch. Bip.) <i>Cabrera</i> var. <i>albiflora</i> (Kuntze) <i>Cabrera</i>	1	1	0,5						0,5	3			
Asteraceae	<i>Hysterionica villosa</i> (Hook. & Arn.) <i>Cabrera</i>	1	1	0,5						0,5	3			
Asteraceae	<i>Mikania cordifolia</i> (L. f.) Willd.			0,5	1	0,5					2			
Asteraceae	<i>Orthopappus angustifolius</i> (Sw.) Gleason	0,5						0,5	0,5	1	2,5			
Asteraceae	<i>Pluchea sagittalis</i> (Lam.) <i>Cabrera</i>	1	0,5						0,5	1	3			
Asteraceae	<i>Porophyllum obscurum</i> (Spreng.) DC.	1	0,5						0,5	1	3			
Asteraceae	<i>Porophyllum ruderale</i> (Jacq.) Cass.	1	0,5						0,5	1	3			
Asteraceae	<i>Pterocaulon angustifolium</i> DC.	1	1	0,5						0,5	3			
Asteraceae	<i>Pterocaulon balansae</i> Chodat	1	1	0,5						0,5	3			
Asteraceae	<i>Pterocaulon cordobense</i> Kuntze	1	1	0,5						0,5	3			
Asteraceae	<i>Pterocaulon polystachyum</i> DC.	1	1	0,5						0,5	3			
Asteraceae	<i>Pterocaulon purpurascens</i> Malme	1	1	0,5						0,5	3			
Asteraceae	<i>Pterocaulon rugosum</i> (Vahl) Malme	1	1	0,5						0,5	3			
Asteraceae	<i>Senecio bonariensis</i> Hook. & Arn.			0,5	1	1	0,5				3			
Asteraceae	<i>Senecio grisebachii</i> Baker var. <i>grisebachii</i>							0,5	0,5	1	1	0,5	3,5	
Asteraceae	<i>Senecio madagascariensis</i> Poir.	0,5	0,5					0,5	0,5	1	1	0,5	0,5	5
Asteraceae	<i>Senecio selloi</i> (Spreng.) DC.							0,5	0,5	1	1	0,5	3,5	
Asteraceae	<i>Solidago chilensis</i> Meyen var. <i>chilensis</i>	0,5	1	0,5	0,5								2,5	
Asteraceae	<i>Thymophylla pentachaeta</i>								0,5	1	0,5		2	
Asteraceae	<i>Trixis praestans</i> (Vell.) <i>Cabrera</i>							0,5	1	1	0,5	0,5	3,5	
Asteraceae	<i>Vernonia chamaedrys</i>	1	0,5								0,5		2	
Asteraceae	<i>Vernonia flexuosa</i> Sims. var. <i>flexuosa</i>	1	0,5								0,5		2	
Asteraceae	<i>Vernonia lorentzii</i> Hieron.	1	0,5								0,5		2	
Asteraceae	<i>Vernonia sellowii</i> Less.	1	0,5								0,5		2	
Asteraceae	<i>Wedelia subvaginata</i> N.E.Br.	1	0,5							0,5	1		3	
Asteraceae	<i>Xanthium cavanillesii</i> Schouw	1	1	0,5							0,5		3	
Bignoniaceae	<i>Tabebuia impetiginosa</i>						0,5	1	1	0,5			3	
Boraginaceae	<i>Borago officinalis</i>	0,5							0,5	1	1	0,5	3,5	
Boraginaceae	<i>Echium plantagineum</i>	0,5	0,5						0,5	1	1	0,5	4	
Boraginaceae	<i>Heliotropium</i> sp.(afin <i>amplexicaule</i>)	0,5							0,5	1	1	0,5	3,5	
Brassicaceae	<i>Raphanus sativus</i>			0,5	1	1	1	1	0,5	0,5			5,5	
Brassicaceae	<i>Rapistrum rugosum</i>			0,5	1	1	1	1	0,5	0,5			5,5	
Bromeliaceae	<i>Tillandsia aëranthos</i> (Loisel.) L.B. Sm.									0,5	1		1,5	
Bromeliaceae	<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L.									0,5	1		1,5	
Buddlejaceae	<i>Buddleja brasiliensis</i> Jacq. ex Spreng.						1	1	1	0,5			3,5	
Buddlejaceae	<i>Buddleja stachyoides</i>						1	1	1	0,5			3,5	



Cavigliasso, P.

SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL ESPINAL ENTRERRIANO, ARGENTINA

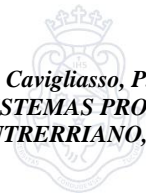
Cactaceae	<i>Opuntia sp</i>			0,5	1	0,5		2
Calceolariaceae	<i>Calceolaria sp.</i>			0,5	1	0,5		2
Calyceraceae	<i>Calycera crassifolia</i>			0,5	1			1,5
Campanulaceae	<i>Triodanis perfoliata</i> var. <i>biflora</i> (Ruiz & Pav.) T. R. Bradley			0,5	1	0,5		2
Campanulaceae	<i>Wahlenbergia linarioides</i> (Lam.) A. DC.			0,5	1	0,5		2
Caryophyllaceae	<i>Cerastium glomeratum</i>			0,5	1	0,5		2
Caryophyllaceae	<i>Polycarpon suffruticosum</i> Griseb.			0,5	1			1,5
Caryophyllaceae	<i>Silene gallica</i>			0,5	1			1,5
Caryophyllaceae	<i>Stellaria media</i> (L.) Cirilo var. <i>Media</i>			0,5	1	1	0,5	3
Caryophyllaceae	<i>Spergula ramosa</i>	0,5	0,5	0,5	1	1	0,5	4
Casuarinaceae	<i>Casuarina cunninghamiana</i>			0,5	1	0,5	0,5	2,5
Celastraceae	<i>Maytenus ilicifolia</i> Mart. ex Reissek			0,5	1			1,5
Celtidaceae	<i>Celtis ehrenbergiana</i> (Klotzsch.) Liebm. Var. <i>Enhrenbergiana</i>			0,5	1	0,5		2
Commelinaceae	<i>Commelina diffusa</i> Burm. f.	0,5	0,5		0,5	1	1	3,5
Commelinaceae	<i>Commelina erecta</i> L.	0,5	0,5		0,5	1	1	3,5
Commelinaceae	<i>Commelina platyphylla</i> Klotzsch ex Seub.	0,5	0,5		0,5	1	1	3,5
Commelinaceae	<i>Tripogandra glandulosa</i> (Seub.) Rohweder	0,5			0,5	0,5	1	3,5
Convolvulaceae	<i>Convolvulus hermanniae</i> L' Hér.	1	1	0,5			0,5	3
Convolvulaceae	<i>Dichondra sericea</i> Sw.	1	1	0,5			0,5	3
Convolvulaceae	<i>Ipomoea grandifolia</i> (Dammer) O' Donell	1	1	0,5	0,5	0,5	0,5	5
Ericaceae	<i>Vaccinium corynvossum</i>			0,5	1	1	0,5	3
Ericaceae	<i>Azalea indica</i> L.			0,5	1	0,5	0,5	2,5
Euphorbiaceae	<i>Acalypha communis</i> Mull. Arg. var. <i>guaranitica</i> Chodat & Hassl.	1	0,5	0,5			0,5	3,5
Euphorbiaceae	<i>Croton lobatus</i> L.	1	0,5				0,5	3
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia peplus</i> L.	0,5	0,5		0,5	1	0,5	3,5
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia portulacoides</i> L. var. <i>portulacoides</i>	0,5	0,5		0,5	1	0,5	3,5
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia selloi</i> (Klotzsch & Garcke) Boiss.	0,5	0,5		0,5	1	0,5	3,5
Euphorbiaceae	<i>Sapium haemospermum</i> Mull. Arg.	0,5					0,5	2
Euphorbiaceae	<i>Tragia geraniifolia</i> Klotzsch ex Baill.	0,5					0,5	2
Euphorbiaceae	<i>Tragia volubilis</i> L.	0,5					0,5	2
Fabaceae	<i>Vachellia caven</i> (Molina) Molina var. <i>caven</i>				1	1	0,5	2,5
Fabaceae	<i>Desmanthus virgatus</i> (L.) Willd.						0,5	2
Fabaceae	<i>Desmodium affine</i> Schltdl.	1	0,5	0,5	0,5		0,5	3
Fabaceae	<i>Desmodium incanum</i> DC.	1	0,5	0,5	0,5		0,5	3
Fabaceae	<i>Gleditsia triacanthos</i> L.						0,5	2
Fabaceae	<i>Glycine max</i>	1	0,5					1,5



Cavigliasso, P.

SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL ESPINAL ENTRERRIANO, ARGENTINA

Fabaceae	<i>Medicago sativa</i>	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5			1	1	1	0,5	6
Fabaceae	<i>Prosopis affinis</i> Spreng.									0,5	1	0,5	2
Fabaceae	<i>Prosopis nigra</i> (Gris.) Hieron. Var. <i>Nigra</i>									0,5	1	0,5	2
Fabaceae	<i>Rhynchosia senna</i> Gillies ex Hook.	1	0,5									0,5	2
Fabaceae	<i>Trifolium</i> spp	1	0,5	0,5					0,5	1	1	1	5,5
Fabaceae	<i>Vicia graminea</i> Sm. var. <i>graminea</i>								0,5	1	1	0,5	3
Fabaceae	<i>Wisteria frutescens</i>								0,5	1	0,5		2
Fabaceae	<i>Wisteria sinensis</i> alba								0,5	1	0,5		2
Iridaceae	<i>Calydorea azurea</i> Klatt								0,5	1	0,5		2
Iridaceae	<i>Cypella herbetii</i>						0,5	1	1	0,5			3
Iridaceae	<i>Herbetia darwinii</i>								0,5	1	0,5		2
Iridaceae	<i>Sisyrinchium angustifolium</i>	1	0,5									0,5	2
Juglandaceae	<i>Carya illinoensis</i>									1	1		2
Lamiaceae	<i>Hyptis fasciculata</i> Benth.	1	1	0,5	0,5	0,5			0,5	0,5	1		5,5
Lamiaceae	<i>Hyptis mutabilis</i> (Rich.) Briq.	1	1	0,5	0,5	0,5			0,5	0,5	1		5,5
Lamiaceae	<i>Lavandula officinalis</i>								0,5	1	1	0,5	3
Lamiaceae	<i>Leonurus sibiricus</i> L.	1	1	0,5					0,5	0,5	1		4,5
Lamiaceae	<i>Scutellaria racemosa</i> Pers.								0,5	1	0,5	0,5	2,5
Lamiaceae	<i>Stachys gilliesii</i> Benth.								0,5	1	0,5		2
Liliaceae	<i>Nothoscordum gracile</i> (Dryand. Ex Aiton) <i>Stern</i> var. <i>Gracile</i>								0,5	1	0,5		2
Lythraceae	<i>Cuphea campylocentra</i> Griseb.	0,5									0,5	1	2
Lythraceae	<i>Cuphea racemosa</i> (L. f.) Spreng. subsp. <i>racemosa</i>	0,5									0,5	1	2
Lythraceae	<i>Heimia salicifolia</i> (Kunth) Link	0,5	1	0,5									2
Magnoliaceae	<i>Magnolia soulangeana</i> var. <i>betty</i>				0,5	1	0,5						2
Malvaceae	<i>Abutilon pauciflorum</i>	0,5	0,5	0,5	0,5				0,5	1	1	1	5,5
Malvaceae	<i>Modiolastrum malvifolium</i> (Griseb.) K. Schum.								0,5	1	0,5		2
Malvaceae	<i>Pavonia sepium</i>	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5			0,5	1	0,5	0,5	5
Malvaceae	<i>Rhynchosida physocalyx</i> (A. Gray) Fryxell								0,5	1	0,5		2
Malvaceae	<i>Sida rhombifolia</i> L.	0,5	0,5						0,5	1	0,5		3
Malvaceae	<i>Sida spinosa</i> L. var. <i>spinosa</i>	0,5	0,5						0,5	1	0,5		3
Moraceae	<i>Dorstenia brasiliensis</i> Lam.								0,5	1	0,5		2
Myrtaceae	<i>Eucalyptus grandis</i>	0,5	1	0,5									2
Myrtaceae	<i>Myrcianthes cisplatensis</i> (Cambess.) O. Berg	0,5	1	0,5	0,5								2,5
Nyctaginaceae	<i>Bougainvillea</i> sp.								0,5	1	0,5		2
Oleaceae	<i>Lygustrum lucidum</i> Aiton								0,5	1	0,5		2
Onagraceae	<i>Oenothera indecora</i> Cambess. subsp. <i>indecora</i>	1	0,5	0,5	0,5				0,5	1	1		5
Orobanchaceae	<i>Agalinis communis</i>	1	1	0,5								0,5	3



Cavigliasso, P.

SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL ESPINAL ENTRERRIANO, ARGENTINA

Oxalidaceae	<i>Oxalis articulata Savigny subsp. articulata</i>	0,5	0,5	0,5	0,5			0,5	1	0,5	0,5	4,5	
Oxalidaceae	<i>Oxalis bipartita A. St.-Hil.</i>											0	
Oxalidaceae	<i>Oxalis eriocarpa DC.</i>	0,5	0,5	0,5				0,5	1	0,5	0,5	4	
Oxalidaceae	<i>Oxalis sellowiana Zucc. f. sellowiana</i>	0,5	0,5	0,5				0,5	1	0,5	0,5	4	
Papaveraceae	<i>Fumaria capreolata</i>							0,5	0,5	1	0,5	2,5	
Passifloraceae	<i>Passiflora caerulea L.</i>	1	1	0,5	0,5	0,5					0,5	4	
Pinaceae	<i>Pinus spp.</i>							0,5	1	0,5		2	
Plantaginaceae	<i>Plantago tomentosa Lam. Ssp tomentosa</i>	0,5						0,5	1	1	0,5	3,5	
Plantaginaceae	<i>Scoparia montevidensis</i>							0,5	1	1	0,5	3	
Poaceae	<i>Sorghum spp</i>										1	1	
Polygalaceae	<i>Polygala brasiliensis</i>							0,5	1	0,5	0,5	2,5	
Polygalaceae	<i>Polygala molluginifolia A. St.-Hil.</i>							0,5	1	0,5	0,5	2,5	
Polygonaceae	<i>Galium latoramosum Clos</i>							0,5	1	1	0,5	3	
Polygonaceae	<i>Galium richardianum (Gillies ex Hook. & Arn.) Endl. ex Walp. subsp. richardianum</i>							0,5	1	1	0,5	3	
Polygonaceae	<i>Polygonum punctatum Elliot.</i>	1	1	0,5	0,5						0,5	3,5	
Polygonaceae	<i>Rumex crispus L.</i>	0,5	1	0,5								2	
Pontederiaceae	<i>Eichhornia crassipes</i>	0,5	1	1	0,5							3	
Pontederiaceae	<i>Pontederia cordata</i>	0,5	1	1	0,5							3	
Portulacaceae	<i>Portulaca grandiflora</i>	0,5	1	0,5								2	
Portulacaceae	<i>Portulaca cryptopetala Speg.</i>	0,5	1	0,5								2	
Ranunculaceae	<i>Clematis montevidensis Spreng.</i>	0,5						0,5	1	1	0,5	0,5	4
Rosaceae	<i>Rubus idaeus</i>								0,5	0,5	1	0,5	2,5
Rosaceae	<i>Malus domestica Borkh, 1803</i>					0,5	0,5	1					2
Rosaceae	<i>Prunus sp.</i>					0,5	1	0,5					2
Rosaceae	<i>Rosa hibrida</i>							0,5	1	0,5	0,5	2,5	
Rosaceae	<i>Rubus fruticosus</i>							0,5	0,5	1	0,5	2,5	
Rosaceae	<i>Spiraea cantoniensis</i>							0,5	1			1,5	
Rubiaceae	<i>Borreria densiflora</i>	0,5							0,5	1	1	3	
Rubiaceae	<i>Borreria verticillata (L.) G. Mey.</i>	0,5							0,5	1	1	3	
Rubiaceae	<i>Galium latoramosum Clos</i>							0,5	1	0,5		2	
Rubiaceae	<i>Galium richardianum (Gillies ex Hook. & Arn.) Endl. ex Walp. subsp. richardianum</i>							0,5	1	0,5		2	
Rubiaceae	<i>Richardia brasiliensis Gomes</i>							0,5	1	0,5		2	
Rubiaceae	<i>Richardia humistrata (Cham. & Schldt.) Steud.</i>							0,5	1	0,5		2	
Rutaceae	<i>Citrus sp.</i>							0,5	1	1	0,5	3	
Rutaceae	<i>Zanthosylum fagara (L.)Sang.</i>					0,5	1	0,5				2	
Scrophulariaceae	<i>Agalinis communis (Cham. & Schldt.) D' Arcy</i>								0,5	1	0,5	2	
Scrophulariaceae	<i>Buchnera longifolia Kunth</i>								0,5	1	0,5	2	



Cavigliasso, P.

SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL ESPINAL ENTRERRIANO, ARGENTINA

Scrophulariaceae	<i>Mecardonia montevidensis</i>							0,5	1	0,5	2		
Scrophulariaceae	<i>Scoparia montevidensis</i> (Spreng.) R.E. Fr.							0,5	1	0,5	2		
Scrophulariaceae	<i>Stemodia verticillata</i> (Mill.) Hassl.						0,5	1	0,5		2		
Smilacaceae	<i>Smilax campestris</i> Griseb.						0,5	1	0,5		2		
Solanaceae	<i>Cestrum parqui</i> L' Hér.							0,5	1	0,5	2		
Solanaceae	<i>Jaborosa integrifolia</i> Lam.	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5		0,5	0,5	0,5	1	5	
Solanaceae	<i>Nicotiana longiflora</i> Cav.											0	
Solanaceae	<i>Nierembergia</i> sp.							0,5	1	0,5		2	
Solanaceae	<i>Petunia integrifolia</i> (Hook.) Schinz & Thell.	0,5	0,5					0,5	1	0,5	0,5	3,5	
Solanaceae	<i>Physalis viscosa</i> L.	0,5							0,5	1		2	
Solanaceae	<i>Salpichroa organifolia</i> (Lam.) Baill.	0,5							0,5	1		2	
Solanaceae	<i>Solanum atropurpureum</i> Schrank	1	0,5							0,5	1	3	
Solanaceae	<i>Solanum chacoense</i> Bitter subsp. <i>chacoense</i>	0,5	0,5	0,5				0,5	0,5	0,5	1	4	
Solanaceae	<i>Solanum diflorum</i> Vell.	1	1	0,5	0,5					0,5	0,5	4	
Solanaceae	<i>Solanum laxum</i>	1	1	0,5						0,5	0,5	3,5	
Solanaceae	<i>Solanum reflexum</i> Schrank	1	1	0,5	0,5	0,5				0,5	0,5	4,5	
Solanaceae	<i>Solanum sisymbriifolium</i> Lam. var. <i>sisymbriifolium</i>	1	1	1	0,5	0,5	0,5			0,5	0,5	5,5	
Urticaceae	<i>Parietaria debilis</i> G. Forst.							1	1	0,5	0,5	3	
Verbenaceae	<i>Aloysia gratissima</i> (Gillies & Hook.) Tronc. var. <i>gratissima</i>	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5		0,5	1	1	0,5	0,5	6
Verbenaceae	<i>Glandularia balansae</i>	0,5	0,5	0,5					0,5	0,5	0,5	1	4
Verbenaceae	<i>Glandularia dissecta</i>	0,5	0,5	0,5					0,5	0,5	0,5	1	4
Verbenaceae	<i>Glandularia peruviana</i> (L.) Small	0,5	0,5	0,5					0,5	0,5	0,5	1	4
Verbenaceae	<i>Glandularia tenera</i> (Spreng.) Cabrera	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5			0,5	0,5	0,5	1	5
Verbenaceae	<i>Lantana camara</i>	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5			0,5	0,5	0,5	1	5
Verbenaceae	<i>Lantana megapotamica</i> (Spreng.) Tronc.	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5			0,5	0,5	0,5	1	5
Verbenaceae	<i>Phyla reptans</i> (H.B.K.) Greene	0,5	0,5							0,5	1	0,5	3
Verbenaceae	<i>Verbena bonariensis</i> L.	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5				0,5	1	0,5	4,5
Verbenaceae	<i>Verbena gracilescens</i> (Cham.) Herter	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5				0,5	1	0,5	4,5
Verbenaceae	<i>Verbena intermedia</i> Gillies & Hook. f. <i>intermedia</i>	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5				0,5	1	0,5	4,5
Verbenaceae	<i>Verbena montevidensis</i> Spreng.	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5				0,5	1	0,5	4,5
Violaceae	<i>Hybanthus parviflorus</i> (Mutis ex L.f.) Baill.	1	0,5								0,5		2
Vitaceae	<i>Vitis vinifera</i> L.							0,5	1	0,5		2	



Tabla S2.3 - B: Valoración del “P_n” para cada una de las especies botánicas que constituyen las diferentes LUCs.

En la siguiente tabla se presentan para las 25 categorías de hábitats (LUC), presentadas en la Tabla S2.2, la ponderación del valor de “P_n” (Tabla 2.1) para cada especie botánica particular presente en cada LUC.

Familia	Especie	Valores de "P _n " para cada LUC																									
		A1	A2	FR1	FR2	FR3	FR4	FR5	FR6	FR7	FR8	FO1	FO2	FO3	FO4	FA	G	SN1	SN2	SN3	SN4	SN5	SN6	SN7	SN8	U	
Acanthaceae	<i>Dicliptera tweediana</i> Nees	0,1	0,3														0,3		0,2								
Acanthaceae	<i>Justicia sp.(afin tweediana)</i>			0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2											0,2					
Acanthaceae	<i>Ruellia coerulea</i> Morong											0,1							0,1								0,1
Acanthaceae	<i>Ruellia morongii</i> Britton	0,1	0,1									0,2	0,1						0,2	0,2							
Acanthaceae	<i>Stenandrium dulce (Cav.) Nees</i>	0,1	0,1																0,2	0,2							
Actinidiaceae	<i>Actinidia deliciosa (A.Chev.) C.F.Liang & A.R.Ferguson, 1984</i>																										
Amaranthaceae	<i>Alternanthera pungens</i> Kunth																										0,2
Amaranthaceae	<i>Amaranthus hybridus</i>			0,5	0,5			0,5		0,5																	
Amaranthaceae	<i>Gomphrena celosioides</i> Mart. var. <i>celosioides</i>											0,2							0,1	0,2						0,2	
Amaranthaceae	<i>Iresine diffusa</i> Humb. & Bonpl. ex Willd. var. <i>diffusa</i>											0,1								0,2						0,2	
Amaryllidaceae	<i>Zephyranthes sp.</i>			0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1													0,2			
Anacardiaceae	<i>Schinus sp.</i>												0,1							0,2							
Apiaceae	<i>Apium sellowianum</i>																						0,1				
Apiaceae	<i>Conium maculatum</i>	0,1	0,2																	0,2				0,3			
Apiaceae	<i>Cyclospermum leptophyllum (Pers.) Sprague</i>	0,1	0,1									0,1								0,2	0,2			0,3			
Apiaceae	<i>Eryngium horridum</i> Malme											0,2	0,1						0,3	0,3	0,3	0,5	0,5			0,3	
Apiaceae	<i>Hydrocotyle bonariensis</i> Lam.	0,1	0,2										0,1						0,3		0,3		0,3			0,3	
Apocynaceae	<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> Schlecht.																			0,3							
Araceae	<i>Zantedeschia aethiopica</i>																										0,1



Cavigliasso, P.

SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL ESPINAL ENTERRRIANO, ARGENTINA

Arecaceae	<i>Butia yatay</i> (Mart.) Becc. subsp. <i>yatay</i>													0,2	0,9
Aristolochiaceae	<i>Aristolochia stueckertii</i> Speg.									0,1				0,2	0,1
Asclepiadaceae	<i>Araujia angustifolia</i> (Hook. & Arn.) Decne.									0,1			0,1	0,2	
Asclepiadaceae	<i>Asclepias mellodora</i> A. St.-Hil.													0,1	0,2
Asteraceae	<i>Achyrocline satureioides</i> (Lam.) DC.									0,1				0,2	
Asteraceae	<i>Ambrosia tenuifolia</i> Spreng.	0,1	0,3							0,1			0,5		0,3
Asteraceae	<i>Anthemis mixta</i>			0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1			0,3
Asteraceae	<i>Aspilia montevidensis</i> (Spreng.) Kuntze var. <i>montevidensis</i>	0,1	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,1	0,3
Asteraceae	<i>Aster squamatus</i> (Spreng.) Hieron. var. <i>squamatus</i>	0,1	0,2											0,2	0,3
Asteraceae	<i>Baccharis articulata</i> (Lam.) Pers.												0,1	0,2	
Asteraceae	<i>Baccharis coridifolia</i> DC.									0,1			0,2	0,2	0,3
Asteraceae	<i>Baccharis darwinii</i> Hook. & Arn.													0,2	
Asteraceae	<i>Baccharis dracunculifolia</i> DC.									0,2					
Asteraceae	<i>Baccharis medullosa</i> DC.									0,2					
Asteraceae	<i>Baccharis pingraea</i> DC. f. <i>pingraea</i>									0,1				0,2	
Asteraceae	<i>Baccharis salicifolia</i> (Ruiz & Pav.) Pers.									0,3				0,3	0,5
Asteraceae	<i>Baccharis trimera</i> (Less.) DC.									0,2	0,1		0,3	0,3	0,3
Asteraceae	<i>Baccharis ulicina</i> Hook. & Arn.													0,2	
Asteraceae	<i>Bidens pilosa</i> L.									0,2				0,2	
Asteraceae	<i>Bidens subalternans</i> DC. var. <i>subalternans</i>			0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,1	
Asteraceae	<i>Carduus acanthoides</i> L.													0,2	
Asteraceae	<i>Chaptalia arechavaletae</i> Arechav.												0,2	0,2	
Asteraceae	<i>Chaptalia exscapa</i> (Pers.) Baker													0,1	0,2
Asteraceae	<i>Chaptalia ignota</i> Burkart														0,2
Asteraceae	<i>Chaptalia nutans</i>	0,1	0,1											0,2	0,3
Asteraceae	<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	0,1	0,2							0,2	0,1				
Asteraceae	<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist var. <i>bonariensis</i>			0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,2	0,1



Cavigliasso, P.

SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL ESPINAL ENTREERRIANO, ARGENTINA

Calyceraceae	<i>Calycera crassifolia</i>		0,1	0,1	0,1	0,1					0,2	0,2	
Campanulaceae	<i>Triodanis perfoliata</i> var. <i>biflora</i> (Ruiz & Pav.) T. R. Bradley	0,1	0,1								0,2	0,2	0,2
Campanulaceae	<i>Wahlenbergia linarioides</i> (Lam.) A. DC.								0,1		0,2	0,2	0,2
Caryophyllaceae	<i>Cerastium glomeratum</i>		0,3	0,3	0,3	0,3							0,3
Caryophyllaceae	<i>Polycarpon suffruticosum</i> Griseb.										0,2		
Caryophyllaceae	<i>Silene gallica</i>		0,2	0,2	0,2	0,2							0,3
Caryophyllaceae	<i>Stellaria media</i> (L.) Cirilo var. <i>Media</i>		0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2		0,2	0,3	0,3
Caryophyllaceae	<i>Spergula ramosa</i>								0,1		0,2		0,3
Casuarinaceae	<i>Casuarina cunninghamiana</i>												0,8
Celastraceae	<i>Maytenus ilicifolia</i> Mart. ex Reissek												
Celtidaceae	<i>Celtis ehrenbergiana</i> (Klotzsch.) Liebm. Var. <i>Enhrenbergiana</i>										0,3	0,5	0,3
Commelinaceae	<i>Commelina diffusa</i> Burm. f.										0,2		
Commelinaceae	<i>Commelina erecta</i> L.		0,3	0,3	0,3	0,3	0,2	0,1		0,3	0,2	0,2	0,2
Commelinaceae	<i>Commelina platyphylla</i> Klotzsch ex Seub.						0,2						
Commelinaceae	<i>Tripogandra glandulosa</i> (Seub.) Rohweder						0,1						
Convolvulaceae	<i>Convolvulus hermanniae</i> L' Hér.												0,3
Convolvulaceae	<i>Dichondra sericea</i> Sw.						0,2	0,1		0,2	0,2	0,3	0,3
Convolvulaceae	<i>Ipomoea grandifolia</i> (Dammer) O' Donell										0,2	0,2	0,2
Ericaceae	<i>Vaccinium corynvossum</i>		1										
Ericaceae	<i>Azalea indica</i> L.												0,3
Euphorbiaceae	<i>Acalypha communis</i> Mull. Arg. var. <i>guaranitica</i> Chodat & Hassl.									0,3			
Euphorbiaceae	<i>Croton lobatus</i> L.	0,1	0,1										
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia peplus</i> L.									0,1			
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia portulacoides</i> L. var. <i>portulacoides</i>									0,1			
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia selloi</i> (Klotzsch & Garcke) Boiss.									0,1	0,2	0,1	



Cavigliasso, P.

SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL ESPINAL ENTREERRIANO, ARGENTINA

Liliaceae	<i>Nothoscordum gracile</i> (Dryand. Ex Aiton) Stern var. <i>Gracile</i>	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,3	0,3		
Lythraceae	<i>Cuphea campylocentra</i> Griseb.									0,2				
Lythraceae	<i>Cuphea racemosa</i> (L. f.) Spreng. subsp. <i>racemosa</i>								0,2	0,1	0,2	0,2		
Lythraceae	<i>Heimia salicifolia</i> (Kunth) Link								0,1	0,1	0,2	0,1		
Magnoliaceae	<i>Magnolia soulangeana</i> var. <i>betty</i>											0,1		
Malvaceae	<i>Abutilon pauciflorum</i>		0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,1	0,2	0,3	0,3	
Malvaceae	<i>Modiolastrum malvifolium</i> (Griseb.) K. Schum.										0,1			
Malvaceae	<i>Pavonia sepium</i>											0,2		
Malvaceae	<i>Rhynchosida physocalyx</i> (A. Gray) Fryxell										0,2	0,2		
Malvaceae	<i>Sida rhombifolia</i> L.		0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,1	0,2	0,3	0,5	0,5
Malvaceae	<i>Sida spinosa</i> L. var. <i>spinosa</i>	0,1	0,1								0,2	0,2		
Moraceae	<i>Dorstenia brasiliensis</i> Lam.											0,2		
Myrtaceae	<i>Eucalyptus grandis</i>								0,2	1				
Myrtaceae	<i>Myrcianthes cisplatensis</i> (Cambess.) O. Berg											0,3		
Nyctaginaceae	<i>Boungainvillea</i> sp.												0,1	
Oleaceae	<i>Lygustrum lucidum</i> Aiton												0,3	
Onagraceae	<i>Oenothera indecora</i> Cambess. subsp. <i>indecora</i>											0,2		
Orobanchaceae	<i>Agalinis communis</i>											0,2	0,3	
Oxalidaceae	<i>Oxalis articulata</i> Savigny subsp. <i>articulata</i>	0,1	0,1						0,2	0,1	0,2	0,3	0,3	0,3
Oxalidaceae	<i>Oxalis bipartita</i> A. St.-Hil.										0,2	0,1		
Oxalidaceae	<i>Oxalis eriocarpa</i> DC.										0,2			
Oxalidaceae	<i>Oxalis sellowiana</i> Zucc. f. <i>sellowiana</i>	0,1	0,1								0,2	0,2	0,2	0,3
Papaveraceae	<i>Fumaria capreolata</i>		0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,3	0,3	
Passifloraceae	<i>Passiflora caerulea</i> L.		0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1				0,2	0,2	
Pinaceae	<i>Pinus</i> spp.												0,8	



Cavigliasso, P.

SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL ESPINAL ENTREERRIANO, ARGENTINA

Plantaginaceae	<i>Plantago tomentosa</i> Lam. Ssp <i>tomentosa</i>			0,2		0,2	0,2			
Plantaginaceae	<i>Scoparia montevidensis</i>						0,1	0,2	0,2	0,2
Poaceae	<i>Sorghum spp</i>	0,8								
Polygalaceae	<i>Polygala brasiliensis</i>						0,2	0,2	0,3	0,3
Polygalaceae	<i>Polygala molluginifolia</i> A. St.-Hil.					0,1	0,2	0,2	0,3	0,3
Polygonaceae	<i>Galium latoramosum</i> Clos <i>Galium richardianum</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) Endl. ex Walp. subsp. <i>richardianum</i>					0,1	0,2			
Polygonaceae	<i>Polygonum punctatum</i> Elliot.			0,1	0,1		0,2			
Polygonaceae	<i>Rumex crispus</i> L.	0,1	0,1					0,3		
Pontederiaceae	<i>Eichhornia crassipes</i>									0,7
Pontederiaceae	<i>Pontederia cordata</i>									0,5
Portulacaceae	<i>Portulaca grandiflora</i>								0,2	
Portulacaceae	<i>Portulaca cryptopetala</i> Speg.						0,1			
Ranunculaceae	<i>Clematis montevidensis</i> Spreng.			0,2			0,3			
Rosaceae	<i>Rubus idaeus</i>		0,8							
Rosaceae	<i>Malus domestica</i> Borkh, 1803				1					
Rosaceae	<i>Prunus sp.</i>		0,8							
Rosaceae	<i>Rosa hybrida</i>									0,1
Rosaceae	<i>Rubus fruticosus</i>		0,8							
Rosaceae	<i>Spiraea cantoniensis</i>									0,1
Rubiaceae	<i>Borreria densiflora</i>						0,2		0,1	
Rubiaceae	<i>Borreria verticillata</i> (L.) G. Mey.			0,1			0,2			
Rubiaceae	<i>Galium latoramosum</i> Clos <i>Galium richardianum</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) Endl. ex Walp. subsp. <i>richardianum</i>	0,1	0,1			0,1	0,2	0,2		
Rubiaceae	<i>Richardia brasiliensis</i> Gomes			0,1			0,2	0,2		
Rubiaceae	<i>Richardia humistrata</i> (Cham. & Schltdl.) Steud.						0,2	0,2	0,3	



Cavigliasso, P.

SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL ESPINAL ENTREERRIANO, ARGENTINA

Rutaceae	<i>Citrus sp.</i>		1										0,3			
Rutaceae	<i>Zanthosylum fagara (L.)Sang.</i>											0,2	0,2			
Scrophulariaceae	<i>Agalinis communis (Cham. & Schtdl.) D' Arcy</i>	0,1	0,1									0,3				
Scrophulariaceae	<i>Buchnera longifolia Kunth</i>									0,1	0,1		0,2	0,3	0,1	
Scrophulariaceae	<i>Mecardonia montevidensis Scoparia montevidensis (Spreng.) R.E. Fr.</i>													0,3		
Scrophulariaceae	<i>Stemodia verticillata (Mill.) Hassl.</i>											0,3				
Scrophulariaceae	<i>Stemodia verticillata (Mill.) Hassl.</i>											0,2				
Smilacaceae	<i>Smilax campestris Griseb.</i>									0,1						
Solanaceae	<i>Cestrum parqui L' Hér.</i>									0,2			0,2	0,3		0,3
Solanaceae	<i>Jaborosa integrifolia Lam.</i>												0,1			
Solanaceae	<i>Nicotiana longiflora Cav.</i>									0,1			0,2	0,2		
Solanaceae	<i>Nierembergia sp.</i>												0,1			
Solanaceae	<i>Petunia integrifolia (Hook.) Schinz & Thell.</i>	0,1	0,1		0,2	0,2	0,2	0,2			0,2	0,2	0,2	0,2		
Solanaceae	<i>Physalis viscosa L.</i>									0,1	0,1		0,2	0,3	0,2	
Solanaceae	<i>Salpichroa origanifolia (Lam.) Baill.</i>		0,2		0,2	0,2	0,2	0,2			0,2	0,2	0,3			
Solanaceae	<i>Solanum atropurpureum Schrank Solanum chacoense Bitter subsp. chacoense</i>										0,1		0,1			
Solanaceae	<i>Solanum diflorum Vell.</i>	0,1	0,1		0,1	0,1	0,1	0,1			0,2	0,1	0,2		0,2	
Solanaceae	<i>Solanum laxum</i>													0,2		0,3
Solanaceae	<i>Solanum reflexum Schrank</i>		0,1		0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,1	0,2		0,2	
Solanaceae	<i>Solanum sisymbriifolium Lam. var. sisymbriifolium</i>		0,3		0,3	0,3	0,3	0,3			0,3	0,2	0,3	0,3	0,3	
Urticaceae	<i>Parietaria debilis G. Forst.</i>	0,1	0,2									0,3	0,3			
Verbenaceae	<i>Aloysia gratissima (Gillies & Hook.) Tronc. var. gratissima</i>									0,2			0,3			
Verbenaceae	<i>Glandularia balansae</i>		0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1			0,2			
Verbenaceae	<i>Glandularia dissecta</i>		0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2		0,2			
Verbenaceae	<i>Glandularia peruviana (L.) Small</i>		0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,2	0,2			



Cavigliasso, P.

SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL ESPINAL ENTREERRIANO, ARGENTINA

Verbenaceae	<i>Glandularia tenera</i> (Spreng.) Cabrera									0,1										
Verbenaceae	<i>Lantana camara</i>																			0,1
Verbenaceae	<i>Lantana megapotamica</i> (Spreng.) Tronc.																			
Verbenaceae	<i>Phyla reptans</i> (H.B.K.) Greene	0,1	0,1																	
Verbenaceae	<i>Verbena bonariensis</i> L.			0,1		0,1		0,1		0,1										
Verbenaceae	<i>Verbena gracilescens</i> (Cham.) Herter																			
Verbenaceae	<i>Verbena intermedia</i> Gillies & Hook. f. <i>intermedia</i>																			
Verbenaceae	<i>Verbena montevidensis</i> Spreng.																			
Violaceae	<i>Hybanthus parviflorus</i> (Mutis ex L.f.) Baill.	0,1	0,1																	
Vitaceae	<i>Vitis vinifera</i> L.																			



Tabla SI.4: Caracterización de rasgos de respuesta funcional de las especies de abejas encontradas en cada sitio de los diferentes usos del suelo estudiados.

En la siguiente tabla se presenta la caracterización de rasgos de respuesta funcional de cada especie de abeja. Para cada especie se detalla los usos del suelo donde fue censada (**EU**, plantaciones Forestales; **MU**, Usos Mixtos; **AG**, Agro/Ganadero; **ES**, bosque Espinal) y la categoría funcional a la que representa en cada rasgo de respuesta. Además, se incluyó el valor medio de la distancia intertegular (DIT) medida para cada especie de abeja, información utilizada para la categorización del tamaño (**SIZE**).

Rasgos de respuestas funcional funcionales		
ID	Rasgos	Categorías
NSM	Material del Nido	Nidos en cavidades, (CN) Excavación en el suelo, (SB) Perforación en madera, (WB) Abiertos, (O)
SOC	Sociabilización	Solitarios, (So) Comunal, (Co) Subsocial, (Ss) Primitivamente Eusocial, (Pr Eu) Eusocial, (Eu)
FOR	Comportamiento de Forrajeo	Especialista, (S) Generalista, (G)
TOL	Largo de Lengua	Lengua corta, (ST) Lengua larga, (LT)
SIZE	Tamaño de las especies ponderado según su Distancia Intertegular media (DIT) medida en mm.	Grandes, (B) (DIT > 4 mm) Medianas, (M) (DIT 4-2 mm) Pequeñas, (L) (DIT < 2 mm)



Tabla S1.4. Caracterización de rasgos de respuesta funcional para las comunidades de abejas colectadas en los usos del suelo bajo estudio.

Familia	Genero	Especie	Usos del suelo				Rasgos de respuesta funcional					
			EU	MU	AG	ES	NSM	SOC	FOR	TOL	SIZE	DIT (mm)
Andrenidae	Callonychium	<i>Ca. sp1</i>	0	1	1	0	SB	Co	G	ST	L	1.08
		<i>Ca. sp2</i>	0	1	1	0	SB	Co	G	ST	L	1.03
		<i>Ca. sp3</i>	0	1	1	0	SB	Co	G	ST	L	1.54
	Anthrenoides	<i>An. sp1</i>	0	0	1	0	SB	Co	G	ST	L	1.64
		<i>An. sp2</i>	0	1	0	0	SB	Co	G	ST	L	1.7
		<i>An. sp3</i>	0	0	1	0	SB	Co	G	ST	L	1.54
	Psaenythia	<i>Ps. sp1</i>	0	1	0	0	SB	Co	G	ST	L	1.87
		<i>Ps. sp2</i>	0	0	1	0	SB	Co	G	ST	M	2.45
		<i>Ps. sp3</i>	0	1	0	0	SB	Co	G	ST	M	2.55
Apidae	Apis	<i>A. mellifera</i>	1	1	1	1	O	Eu	G	LT	M	3.14
	Bombus	<i>B. pauloensis</i>	1	1	1	1	SB	Pr Eu	S	LT	B	5.5
		<i>B. belicosus</i>	0	0	1	0	SB	Pr Eu	G	ST	B	6.1
	Centris	<i>C. tricolor</i>	0	1	1	1	WB	So	S	LT	B	4.36
	Ceratina	<i>C. morrensis</i>	0	1	1	1	WB	Ss	G	LT	M	2.12
		<i>C. rupestris</i>	0	1	1	1	WB	Ss	G	LT	M	2.67
		<i>C. asunciana</i>	0	1	1	1	WB	Ss	G	LT	L	1.13
		<i>C. caveata</i>	0	1	1	1	WB	Ss	G	LT	L	1.56
	Alepidosceles	<i>A. clavitarsis</i>	0	1	1	0	SB	So	S	LT	M	2.58
		<i>A. filitarsis</i>	0	1	1	0	SB	So	S	LT	M	2.02
		<i>A. rufipes</i>	0	1	1	0	SB	So	S	LT	L	1.99
	Ancyloscelis	<i>A. romeroi</i>	0	1	1	0	SB	So	S	LT	M	2.14
	Melitoma	<i>M. sp1</i>	0	1	0	0	SB	So	S	LT	M	3.51
		<i>M. secmentaria</i>	0	1	0	0	SB	So	S	LT	M	3.5
	Ptilothrix	<i>P. relata</i>	0	1	1	0	SB	So	S	LT	M	3.21
		<i>P. scalaris</i>	0	1	1	0	SB	So	S	LT	M	2.85
		<i>Pt. sp1</i>	0	1	0	0	SB	So	S	LT	M	2.87
		<i>P. tricolor</i>	1	0	1	1	SB	So	S	LT	M	3.73
	Florilegus	<i>F. condignus</i>	0	0	1	0	SB	So	G	LT	M	3.06
	Gaesischia	<i>G. mimetica</i>	0	1	0	0	SB	So	.	LT	M	2.9
Melissodes	<i>M. tintinnans</i>	0	1	1	0	SB	So	S	LT	M	2.19	
	<i>M. sp1</i>	0	1	1	0	SB	So	S	LT	L	1.92	
Melissoptila	<i>M. desiderata</i>	1	1	1	1	SB	So	S	LT	M	2.55	



Cavigliasso, P.
**SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO
 DEL ESPINAL ENTRERRIANO, ARGENTINA**

	Peponapis	<i>P. ferrens</i>	0	1	0	0	SB	So	S	LT	M	3.46	
	Svastra	<i>S. detecta</i>	0	0	1	1	SB	So	.	LT	M	3.39	
	Thygater	<i>T. analis</i>	0	1	1	1	SB	So	S	LT	M	2.86	
	Exomalopsis	<i>E. dasypoda</i>	0	0	0	1	SB	Co	.	LT	M	2.29	
	Caenomada	<i>C. bruneri</i>	0	1	1	1	SB	So	S	LT	M	2.93	
	Chalepogenus	<i>C. parvus</i>	0	0	1	1	SB	So	S	LT	L	1.7	
		<i>C. nigripes</i>	1	1	1	1	SB	So	S	LT	M	2.2	
		<i>C. muellerie</i>	0	1	0	1	SB	So	S	LT	M	2.02	
	Lanthanomelissa	<i>L. clementis</i>	0	1	0	0	SB	So	S	LT	L	1.82	
	Tapinotaspis	<i>T. chalybaea</i>	0	0	1	0	SB	So	S	LT	M	2.94	
	Xylocopa	<i>X. artifect</i>	0	1	1	1	WB	So	G	LT	B	4.56	
		<i>X. augusti</i>	0	1	1	1	WB	So	G	LT	B	6.77	
		<i>X. ciliata</i>	0	1	1	0	WB	So	G	LT	B	4.89	
		<i>X. frontalis</i>	0	0	1	1	WB	So	G	LT	B	8.21	
		<i>X. splendidula</i>	0	0	1	1	WB	So	G	LT	B	5.12	
Colletidae	Ptiloglosa	<i>P. lanosa</i>	0	1	0	0	SB	So	S	ST	B	4.76	
	Perditomorpha	<i>P. leucostoma</i>	1	1	0	0	SB	So	S	ST	M	2.08	
Halictidae	Augochlora	<i>A. anfritrite</i>	1	1	1	1	WB	So	G	ST	L	1.82	
		<i>A. iphigenia</i>	0	1	1	0	WB	So	G	ST	L	1.36	
		<i>A. phoemonoe</i>	1	1	1	1	WB	So	G	ST	L	1.51	
	Augochlorella	<i>A. ephyra</i>	0	1	1	0	SB	Pr Eu	G	ST	L	1.2	
		<i>A. ipoecilla</i>	0	0	1	0	SB	Pr Eu	G	ST	L	1.32	
		<i>Au. sp1</i>	0	1	1	0	SB	Pr Eu	G	ST	L	1.31	
	Augochloropsis	<i>A. brenice</i>	0	1	1	0	SB	Co	G	ST	M	2.47	
		<i>A. euterpe</i>	0	1	1	0	SB	Co	G	ST	L	1.89	
		<i>A. multiplex</i>	0	0	1	0	SB	Co	G	ST	L	1.41	
		<i>A. sp1</i>	0	1	1	1	SB	Co	G	ST	L	1.9	
		<i>A. sp2</i>	1	0	0	0	SB	Co	G	ST	L	1.54	
		<i>A. sp3</i>	0	1	1	0	SB	Co	G	ST	L	1.84	
		<i>A. sp4</i>	0	1	1	1	SB	Co	G	ST	L	1.44	
		<i>A. sp5</i>	1	1	0	1	SB	Co	G	ST	L	1.99	
	Augochloropsis	<i>A. sparcilis</i>	0	0	1	0	SB	Co	G	ST	M	2.11	
		<i>A. tupacamaru</i>	0	1	1	1	SB	Co	G	ST	M	2.12	
		<i>A. zikani</i>	0	1	1	0	SB	Co	G	ST	L	1.78	
		Paraxystoglossa	<i>Pa. sp1</i>	0	0	1	0	SB	Co	G	ST	L	1.78
		Thectochlora	<i>T. alaris</i>	0	1	1	0	SB	Co	G	ST	L	1.41
	Pseudoagapostemon	<i>P. pampeanus</i>	1	1	1	1	SB	So	G	ST	L	1.6	
		<i>Ps. sp1</i>	0	1	1	0	SB	So	G	ST	L	1,41	
		<i>P. olivaceosplendens</i>	0	1	1	0	SB	So	G	ST	L	1.28	



Cavigliasso, P.
SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL ESPINAL ENTRERRIANO, ARGENTINA

		<i>P. pulchanus</i>	0	1	0	0	SB	So	G	ST	L	1.13
Dialictus		<i>D. autranellus</i>	0	1	1	0	SB	Eu	G	ST	L	0.74
		<i>D. sp1</i>	0	1	1	1	SB	Eu	G	ST	L	0.77
		<i>D. sp2</i>	0	1	1	0	SB	Eu	G	ST	L	0.68
		<i>D. sp3</i>	0	1	0	1	SB	Eu	G	ST	L	0.59
		<i>D. sp4</i>	0	1	1	1	SB	Eu	G	ST	L	0.67
		<i>D. tinguirica</i>	1	1	1	0	SB	Eu	G	ST	L	0.99
	Megachillidae	Epanthidium	<i>E. confusum</i>	0	1	0	0	CN	So	S	LT	M
		<i>E. bicoloratum</i>	0	0	0	1	CN	So	S	LT	L	1.93
Lithurgus		<i>L. rufiventris</i>	0	0	1	1	WB	So	S	LT	M	2.07
Megachile		<i>M. catamarsensis</i>	0	0	0	1	CN	So	S	LT	M	2.53
		<i>M. guaranitica</i>	0	0	0	1	CN	So	S	LT	M	2.18
		<i>M. parsonciae</i>	0	0	0	1	CN	So	S	LT	M	2.21
		<i>M(Ch). sp1.</i>	0	1	0	0	CN	So	S	LT	M	2.96
		<i>M. cordubensis</i>	0	0	1	0	CN	So	S	LT	M	3.8
		<i>M(Cr).sp1</i>	0	1	0	0	CN	So	S	LT	M	3.45
		<i>M(Cr). sp2</i>	0	1	0	0	CN	So	S	LT	M	2.98
		<i>M(Mo). sp1</i>	1	0	0	0	CN	So	S	LT	M	2.76
		<i>M. hoffmannceggiae</i>	0	0	1	1	CN	So	S	LT	M	3.13
		<i>M(Ps). sp1</i>	0	1	1	1	CN	So	S	LT	M	3.29
		<i>M(Ps). sp2</i>	0	1	1	0	CN	So	S	LT	M	3.1
		<i>M(Ps). sp3</i>	0	0	0	1	CN	So	S	LT	M	3.44
		<i>M(Ps). sp4</i>	0	1	0	0	CN	So	S	LT	M	3.13
		<i>M. neoxanthopera</i>	0	1	0	1	CN	So	S	LT	M	2.22
	<i>M(Sa). sp1</i>	0	0	0	1	CN	So	S	LT	M	2.82	

Referencia: 0/1: Ausencia/Presencia de la especie en los diferentes usos del suelo estudiados.



SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL ESPINAL ENTRERRIANO, ARGENTINA

Tabla SI.5: Abundancia de las abejas colectadas en cada unidad muestral de los usos del suelo elegidos para representar el Espinal entrerriano.

Familia	Genero	Especie	EU 1	EU 2	EU 3	EU 4	MU 1	MU 2	MU 3	MU 4	AG 1	AG 2	AG 3	AG 4	ES 1	ES 2	ES 3	TOT
Andrenidae	Callonychium	sp1	0	0	0	0	0	13	0	8	0	1	0	0	0	0	0	22
	Callonychium	sp2	0	0	0	0	0	9	0	1	0	0	1	0	0	0	0	11
	Callonychium	sp3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2
	Anthrenoides	sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2
	Anthrenoides	sp2	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
	Anthrenoides	sp3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
	Psaenythia	sp1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
	Psaenythia	sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
	Psaenythia	sp3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Apidae	Apis	mellifera	0	1	0	1	182	157	341	112	22	93	29	31	44	71	6	1090
	Bombus	pauloensis	1	2	1	1	4	8	12	17	0	1	1	0	3	3	4	58
	Bombus	belicosus	0	0	0	0	0	0	0	0	5	4	6	3	0	0	0	18
	Centris	tricolor	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	1	3	1	0	8
	Ceratina	morrensis	0	0	0	0	2	2	3	52	1	7	1	3	0	0	5	76
	Ceratina	rupestris	0	0	0	0	0	0	41	36	8	14	0	10	1	0	12	122
	Ceratina	asunciana	0	0	0	0	1	7	7	7	2	0	0	0	2	2	3	31
	Ceratina	caveata	0	0	0	0	0	0	3	2	0	0	8	4	9	5	8	39
	Alepidosceles	clavitarsis	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	2	0	0	0	4
	Alepidosceles	filitarsis	0	0	0	0	0	2	2	8	6	2	0	0	0	0	0	20
	Alepidosceles	rufipes	0	0	0	0	0	0	1	6	3	3	2	0	0	0	0	15
	Ancyloscelis	romeroi	0	0	0	0	0	1	0	3	0	0	0	1	0	0	0	5
	Melitoma	sp1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2
	Melitoma	segmentaria	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
	Ptilothrix	relata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	3	0	0	0	5
	Ptilothrix	scalaris	0	0	0	0	3	1	0	2	0	0	1	0	0	0	0	7
	Ptilothrix	sp1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
	Ptilothrix	tricolor	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	2	6
	Florilegus	condignus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2
	Gaesischia	mimetica	0	0	0	0	0	1	0	5	0	0	0	0	0	0	0	6
Melissodes	tintinnans	0	0	0	0	1	2	0	0	1	5	1	11	0	0	0	21	
Melissodes	sp1	0	0	0	0	0	6	0	0	0	1	1	1	0	0	0	9	



Cavigliasso, P.
**SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO
 DEL ESPINAL ENTRERRIANO, ARGENTINA**

	Melissoptila	desiderata	0	1	0	0	1	1	0	2	15	29	18	31	9	15	4	126
	Peponapis	ferrens	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
	Svastra	detecta	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	1	5
	Thygater	analís	0	0	0	0	2	3	2	8	1	4	7	3	1	0	0	31
	Exomalopsis	dasypoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
	Caenonomada	bruneri	0	0	0	0	8	5	0	1	5	37	15	84	10	33	14	212
	Chalepogenus	parvus	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	3	1	0	1	0	9
	Chalepogenus	nigripes	2	0	0	0	3	0	0	0	0	2	0	0	0	0	4	11
	Chalepogenus	muellerie	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	4
	Lanthanomelissa	clementis	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
	Tapinotaspis	chalybaea	0	0	0	0	0	0	0	0	5	3	0	0	0	0	0	8
	Xylocopa	artífict	0	0	0	0	1	16	47	24	4	7	1	8	5	2	0	115
	Xylocopa	augusti	0	0	0	0	3	7	1	7	7	13	12	7	9	9	9	84
	Xylocopa	ciliata	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	1	0	0	1	0	6
	Xylocopa	frontalis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	2
	Xylocopa	splendidula	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2
Colletid ae	Ptiloglosa	lanosa	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	Perditomorpha	leucostoma	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	3
Halictidae	Augochlora	anfitrite	0	1	1	0	0	3	0	3	1	1	1	1	11	5	11	39
	Augochlora	iphigenia	0	0	0	0	0	2	2	0	1	0	1	0	0	0	0	6
	Augochlora	phoemonoe	0	0	1	0	0	3	0	1	2	3	0	2	13	8	14	47
	Augochlorella	ephyra	0	0	0	0	6	2	17	7	13	16	8	10	0	0	0	79
	Augochlorella	ipoecilla	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
	Augochlorella	sp1	0	0	0	0	3	2	0	1	1	0	1	0	0	0	0	8
	Augochloropsis	brenice	0	0	0	0	1	1	3	1	11	53	24	9	0	0	0	103
	Augochloropsis	euterpe	0	0	0	0	10	5	0	1	5	70	37	7	0	0	0	135
	Augochloropsis	multiplex	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	2	0	0	0	5
	Augochloropsis	sp1	0	0	0	0	1	1	1	3	5	17	6	4	1	2	0	41
	Augochloropsis	sp2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	Augochloropsis	sp3	0	0	0	0	2	6	0	4	2	9	3	2	0	0	0	28
	Augochloropsis	sp4	0	0	0	0	2	0	0	1	0	1	1	0	2	0	2	9
	Augochloropsis	sp5	2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5
	Augochloropsis	sparcilis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Augochloropsis	tupacamaru	0	0	0	0	3	1	2	0	4	13	0	6	2	3	1	35	



Cavigliasso, P.
**SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO
 DEL ESPINAL ENTRERRIANO, ARGENTINA**

	Augochloropsis	zikani	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	3
	Paraxystoglossa	sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
	Thectochlora	alaris	0	0	0	0	0	3	3	14	9	15	5	7	0	0	0	56
	Pseudoagapostemon	pampeanus	1	0	0	0	11	48	19	7	10	7	8	14	2	0	0	127
	Pseudoagapostemon	sp1	0	0	0	0	2	9	9	11	0	2	0	2	0	0	0	35
	Pseudoagapostemon	olivaceosplendens	0	0	0	0	0	2	0	0	10	7	7	13	0	0	0	39
	Pseudoagapostemon	pulchranus	0	0	0	0	1	30	13	3	0	0	0	0	0	0	0	47
	Dialictus	autranellus	0	0	0	0	1	12	13	37	2	20	1	6	0	0	0	92
	Dialictus	sp1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	4	0	0	0	0	0	7
	Dialictus	sp2	0	0	0	0	0	2	1	52	2	3	0	0	0	0	0	60
	Dialictus	sp3	0	0	0	0	3	0	0	1	0	0	0	0	1	3	6	14
	Dialictus	sp4	0	0	0	0	1	13	5	3	2	19	3	3	8	8	43	108
Dialictus	tinguirica	1	2	0	0	0	9	0	7	0	1	0	0	0	0	0	20	
Megachilidae	Epanthidium	confusum	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	Epanthidium	bicoloratum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
	Lithurgus	rufiventris	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	5
	Megachile (Ch)	catamarsensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	4
	Megachile (Ch)	guaranitica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2
	Megachile (Ch)	parsonciae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
	Megachile (Ch)	sp1.	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	Megachile (Cr)	cordubensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
	Megachile (Cr)	sp1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
	Megachile (Cr)	sp2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2
	Megachile (Mo)	sp1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	Megachile (Ps)	hoffmannceggiae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	3
	Megachile (Ps)	sp1	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0	2	0	2	0	0	8
	Megachile (Ps)	sp2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2
	Megachile (Ps)	sp3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
	Megachile (Ps)	sp4	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2
	Megachile (Pt)	neoxanthopera	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
	Megachile (Sa)	sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Abundancia de abejas totales por sitio			8	9	5	2	269	407	551	477	180	494	224	296	145	180	160	3407

Se presentan las abundancias de cada especie en relación a los sitios donde fueron colectadas con un formato condicionado para su mejor lectura. Se presentan los valores cercanos a cero con un color verde y la mayor abundancia en color rojo. **Referencia:** EU, plantaciones Forestales; MU, Usos Mixtos; AG- Cultivos Agro/Ganaderos; ES- bosque Espinal; TOT- abundancia total por especie.



Tabla S1.6: Resultados de GLMM complementarios: Abundancia, riqueza y diversidad de las comunidades de abejas en función a la heterogeneidad compositiva del paisaje.

Tabla S1.6. Efecto de la proporción de las diferentes coberturas vegetales sobre los estimadores de las comunidades de abejas. Resumen de los estadísticos de cada modelo (GLMM).

<i>Función: VR ~ Factor + (1/Poligono/Transecta), binomial negativa</i>								
Variables Respuesta	Factor	Estimador	EE	Min	Max	AIC	Z	p
Abundancia	~ 1	8.334	0.668	-8.335	67.665	2132.3	12.47	<2E-16
	~ FO	-0.035	0.005	-1.060	4.315	1574.5	-6.336	2.35E-10
	~ SN	0.014	0.01	-1.053	3.877	1594.3	1.318	0.188
	~ FR	0.045	0.042	-1.051	3.753	1594.8	1.085	0.278
	~ AG	0.024	0.011	-1.055	3.929	1592.1	2.100	0.036
Riqueza	~ 1	3.849	0.234	-3.849	13.151	1549.3	16.43	<2E-16
	~ FO	-0.026	0.004	-1.395	3.864	1241.7	-6.399	1.57E-10
	~ SN	0.011	0.007	-1.388	3.500	1262.7	1.372	0.170
	~ FR	0.033	0.032	-1.388	3.410	1263.5	1.052	0.293
	~ AG	0.018	0.009	-1.393	3.528	1261.0	1.994	0.046
Chao-1	~ 1	6.327	0.463	-6.327	42.673	1928	13.67	<2E-16
	~ FO	-0.030	0.004	-1.087	4.759	1484.4	-6.757	<1.41E-11
	~ SN	0.012	0.009	-1.079	4.573	1505.8	1.374	0.169
	~ FR	0.036	0.036	-1.079	4.580	1506.7	0.996	0.319
	~ AG	0.020	0.01	-1.082	4.536	1504.2	1.975	0.0482

Referencias: ~ 1, Modelo nulo; FO, plantaciones Forestales; SN, Semi-Natural; FR, Frutales; AG, Agrícolas. Modelos con $p < 0.05$ presentan un efecto significativo.



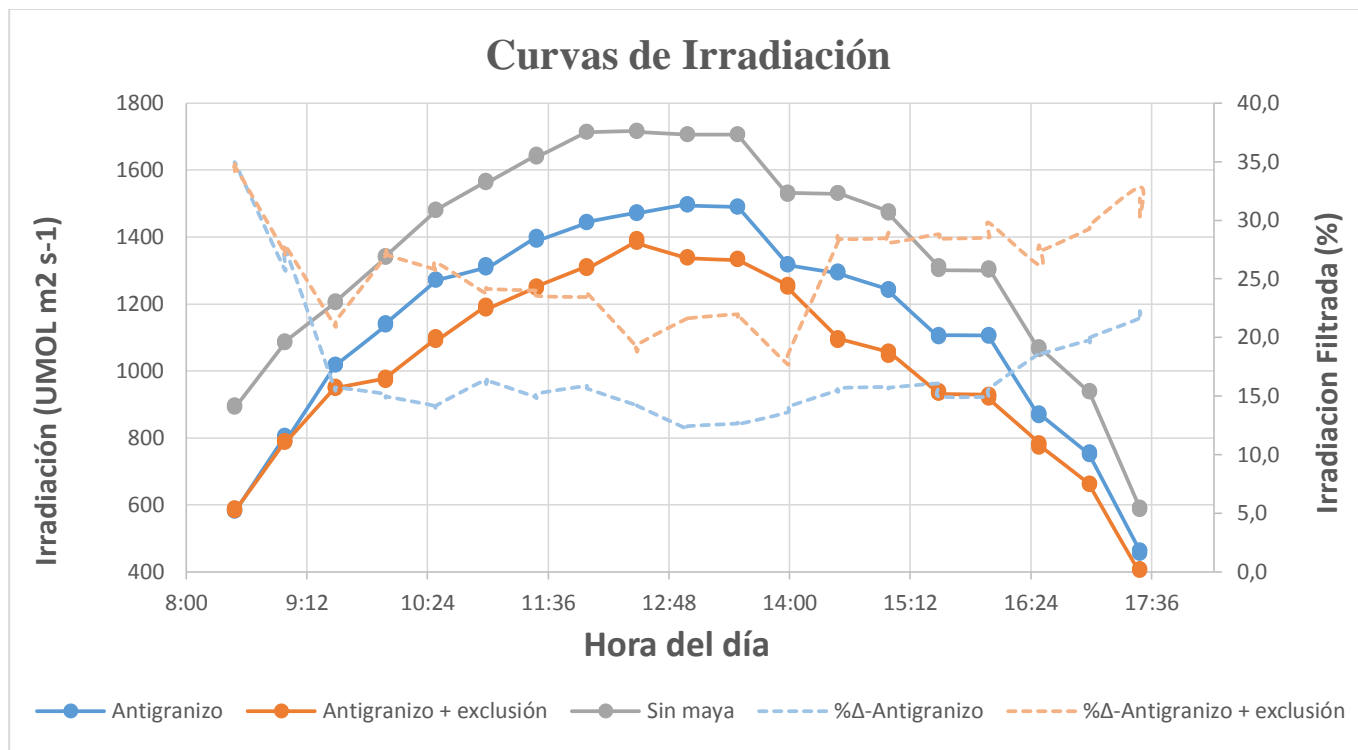
• **CAPITULO 2**

Tabla S2.1: Curvas de irradiación para los tratamientos reproductivos y de efecto con exclusiones.

Tabla S2.1. Cuantificación de la Irradiación solar total incidente en las plantas de arándano en los diferentes tratamientos de exclusión. Los datos presentados son resultantes del promedio de tres mediciones consecutivas. Además, se presenta el porcentaje de reducción de la luz (%Δ) para cada uno de los casos. A continuación se muestra una gráfica donde se resumen las mediciones realizadas en cada caso.

Hora del día	Sin maya	Antigranizo	Antigranizo + exclusión	%Δ - Antigranizo	%Δ - Antigranizo + exclusión
08:30	893,00	582,67	585,00	34,75	34,49
09:00	1085,33	798,00	788,33	26,47	27,36
09:30	1204,67	1017,00	949,00	15,58	21,22
10:00	1340,33	1139,33	975,33	15,00	27,23
10:30	1479,00	1271,00	1096,00	14,06	25,90
11:00	1564,67	1310,33	1188,33	16,25	24,05
11:30	1641,33	1395,67	1249,00	14,97	23,90
12:00	1713,00	1443,33	1308,67	15,74	23,60
12:30	1715,33	1471,00	1387,67	14,24	19,10
13:00	1705,67	1496,67	1338,00	12,25	21,56
13:30	1705,67	1489,33	1332,33	12,68	21,89
14:00	1529,67	1316,33	1252,67	13,95	18,11
14:30	1530,33	1293,00	1094,67	15,51	28,47
15:00	1472,67	1241,33	1052,67	15,71	28,52
15:30	1308,33	1104,00	935,00	15,62	28,53
16:00	1302,33	1105,00	924,00	15,15	29,05
16:30	1067,33	868,33	777,67	18,64	27,14
17:00	937,00	752,00	661,33	19,74	29,42
17:30	588,33	459,33	402,00	21,93	31,67

Las mediciones se realizaron con ceptometro de barra (BAR-RAD DUAL, Lincoln, NE) mediante el método de PPF (Photosynthetic Photon Flux) y mediante un sensor PAR se midió la radiación continua de la radiación solar sin intercepción (RAD= XX μMOL m⁻² s⁻¹) en un día soleado sin nubosidad variable. La exclusión fue realizada con tela Voile blanca.





• **CAPITULO 3**

Tabla S3.1: Ensamble de visitantes florales de *Vaccinium corymbosum* var. Emerald.

Tabla S3.1. Resumen de la participación de las diferentes especies observadas en el ensamble de polinizadores de *V. corymbosum* var. Emerald. Las visitas están representadas en su totalidad y discriminadas en los diferentes lotes estudiados (ID en columnas).

Familia	Especie	QT	PS O	PS E	BM	AR	BB	QM	AB	BBR 3	BBR 4	BBR 5	BS A	BS F	Porcentaje de visitas ^a
Apidae (Hym)	<i>Apis mellifera</i>	96	65	95	64	63	113	122	98	34	80	51	61	99	70.62
Syrphidae (Dip)	<i>Syrphus ribesii</i>	10	14	7	16	8	10	4	10	5	6	7	9	6	7.6
Apidae (Hym)	<i>Bombus pauloensis</i>	4	12	16		2			7		3	10		8	4.21
Syrphidae (Dip)	<i>Allograpta obliqua</i>	10	8	7	2		4	2	8	7	2		4	4	3.93
Syrphidae (Dip)	<i>Toxomerus duplicatus</i>	4	2	2	1	2	6	4	4	3	2	3	3		2.44
Vespidae (Hym)	<i>Polybia ignobilis</i>	1	1	1		1	1	3	4	3	11	5	4		2.37
Syrphidae (Dip)	<i>Allograpta exotica</i>	2		3	2		1		2	1	2			4	1.15
Syrphidae (Dip)	<i>Ornidia obessa</i>		7	1					3			1	1		0.88
Syrphidae (Dip)	<i>Allograpta sp.1</i>	1				1	1				4	2		2	0.75
Nymphalidae (Lep)	<i>Vanessa braziliensis</i>		2			6						1			0.61
Nymphalidae (Lep)	<i>Vanessa carye</i>	2					4					1			0.47
Syrphidae (Dip)	<i>Palpada sp.3</i>	2					4					1			0.47
Syrphidae (Dip)	<i>Eristalinus taeniops</i>										4	1			0.34
Syrphidae (Dip)	<i>Toxomerus sp.1</i>	1	1	1		1	1								0.34
Syrphidae (Dip)	<i>Typhedanus undulatus</i>						1	3							0.27
Syrphidae (Dip)	<i>Muscidae sp.1</i>							2	1					1	0.27
Nymphalidae (Lep)	<i>Danaus plexippus</i>						1				2			1	0.27
Syrphidae (Dip)	<i>Copestylum sp.1</i>						1		2				1		0.27
Syrphidae (Dip)	<i>Palpada sp.2</i>				1			1	1			1			0.27
Vespidae (Hym)	<i>Brachygastra lecheguana</i>				2		1						1		0.27
Sciaridae (Dip)	<i>Sciaridae sp.1</i>		1	1								1			0.2



Cavigliasso, P.
SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL ESPINAL ENTRERRIANO, ARGENTINA

Syrphidae (Dip)	<i>Eristalis sp.1</i>			2	1		0.2
Syrphidae (Dip)	<i>Palpada sp.1</i>		1		1	1	0.2
Apidae (Hym)	<i>Bombus belicosus</i>		2				0.14
Calliphoridae (Dip)	<i>Calliphora sp1</i>		2				0.14
Coccinellidae (Col)	<i>Harmonia axyridis</i>				2		0.14
Pieridae (Lep)	<i>Phoebis neocypris</i>		2				0.14
Syrphidae (Dip)	<i>Palpada sp.4</i>		1	1			0.14
Tipulidae (Dip)	<i>Tipulidae sp.1</i>			1	1		0.14
Vespidae (Hym)	<i>Polybia occidentalis</i>	2					0.14
Apidae (Hym)	<i>Xylocopa splendidula</i>			1			0.07
Apidae (Hym)	<i>Xylocopa artifect</i>					1	0.07
Apidae (Hym)	<i>Xylocopa ciliata</i>					1	0.07
Apidae (Hym)	<i>Xylocopa augusti</i>					1	0.07
Doclichopodidae (Dip)	<i>Condyllostylus sp1</i>			1			0.07
Ichneumonidae (Hym)	<i>Ichneumonidea sp1</i>		1				0.07
Muscidae (Dip)	<i>Muscidae sp.2</i>			1			0.07
Sarcophagidae (Dip)	<i>Sarcophagidae</i>	1					0.07
Syrphidae (Dip)	<i>Ocyptamus sp.1</i>			1			0.07

^a. Se detalla el porcentaje de visitas de cada especie de visitante floral en particular sobre el total de las visitas observadas (1474 visitas censadas)

Las especies se encuentran ordenadas decrecientemente en función al porcentaje de las visitas totales.

Referencia: Familia (Orden), Especie. Col: Coleóptera, Dip: Díptera, Hym: Himenóptera, Lep: Lepidóptera.



Tabla S3.2: Caracterización del contexto entorno a los lotes de arándano estudiados.

Tabla S3.2. Resumen de los valores cuantificados para cada categoría de hábitat (LUC) encontrado dentro del área caracterizada entorno a los lotes estudiados. Se detalla esta información para cada lote en particular. Además, se incluyó la cantidad de LUCs observados y la ponderación del Índice de Recursos Florales. A continuación, se presentan las imágenes resultantes de la caracterización del paisaje en torno a los lotes de arándano. Se denota en las imágenes siguientes los mismos códigos de identificación presentados en las columnas.

LUC	QT	PSO	PSE	BM	AR	BB	QM	AB	BBR3	BBR4	BBR5	BSA	BSF
FA	0,585	0,478	1,042	0,494	0,355	0,111	0,347	0,739	1,956	0,554	0,670	0,084	0,579
FO1	6,997	13,600	6,178	4,555	21,434	3,885	0,000	0,000	0,000	2,839	0,000	25,823	1,783
FO2	15,443	18,134	11,443	14,495	19,623	15,498	0,884	17,520	17,466	10,844	37,614	39,200	58,242
FO3	7,871	4,156	4,822	13,507	2,827	2,630	4,379	8,961	5,933	5,469	2,123	2,548	1,871
FO4	0,000	2,732	2,790	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	2,051	0,000	0,000
FR1	17,333	14,169	15,139	25,354	14,436	1,078	1,536	19,138	11,852	16,268	9,228	8,405	8,502
FR2	17,951	11,666	12,297	1,140	2,511	12,165	19,593	4,771	11,592	16,657	1,579	2,364	1,483
FR3	0,614	0,249	0,191	0,000	0,000	0,000	1,288	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
FR4	0,091	0,028	0,027	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
FR5	0,130	0,085	0,082	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
FR6	0,000	0,180	0,174	0,000	0,000	0,000	1,466	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
SN2	7,944	6,889	6,231	10,723	6,692	5,315	11,108	23,573	14,413	5,341	2,617	6,632	0,000
SN3	3,479	3,072	5,531	3,546	5,267	7,221	3,796	10,433	21,537	8,555	19,013	2,181	4,069
SN4	18,384	13,718	26,469	13,918	17,349	43,509	43,224	7,479	11,939	18,395	14,987	9,292	11,001
SN5	0,000	2,583	2,998	10,744	2,645	1,143	0,000	0,000	0,000	3,640	0,523	0,000	0,000
SN6	0,000	0,000	1,779	0,000	0,000	0,236	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
SN7	0,744	5,220	0,199	0,000	0,596	4,301	3,866	3,238	2,162	6,640	7,896	1,466	2,290
SN8	1,186	2,227	0,725	0,000	5,177	1,192	6,851	1,966	0,759	1,165	1,698	0,539	10,010
SN9	0,000	0,000	0,000	0,000	0,711	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
U	1,248	0,814	1,881	1,523	0,378	1,716	1,660	2,182	0,391	3,634	0,000	1,465	0,169
N° de LUC	13	16	17	10	12	12	11	9	9	11	10	10	9
IRF pol.	6,329	5,667	6,737	6,969	5,583	6,240	6,972	6,312	6,209	5,948	5,093	4,607	4,499

Referencias: LUs. Coberturas vegetales observadas dentro de los polígonos entorno a los lotes estudiados; FA. Área cubierta por fuentes de agua; FO#. Diferentes categorías con estructura forestal; FR#. Diferentes categorías con cobertura de frutales implantados; SN#. Diferentes categorías de áreas con cobertura semi-natural; IRFpol. Índice de recursos florales calculados para cada polígono de 314 ha de superficie (círculo de 1000 m de radio).



Cavigliasso, P.
SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL ESPINAL ENTRERRIANO, ARGENTINA

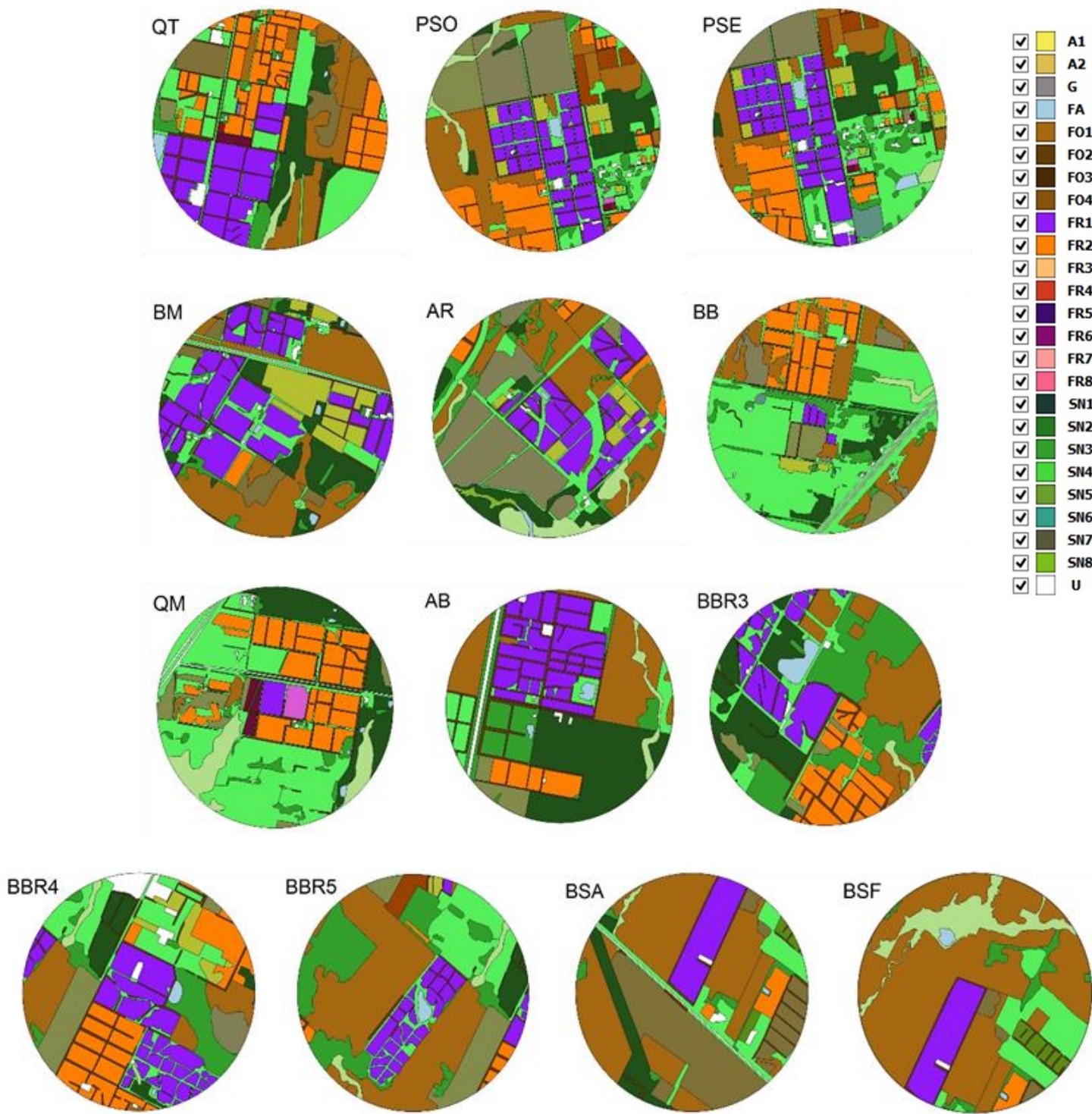




Tabla S3.3: Resultados de GLMM complementarios: Frecuencia de visita total y para la familia Apidae.

Tabla S3.3. Detalle de los modelos seleccionados para la frecuencia de visita total y para la familia Apidae en cultivos de arándano, con los factores fijos (solo se incluyen los factores que quedaron seleccionados en el modelo final). Además, se muestra la estructura del error, el estimador, el error estándar (ES), el valor Z y el valor *p*. En los diferentes modelos se explicitan las transformaciones realizadas a los factores fijos para llegar a una convergencia.

Función: VR ~ FJ + (1 LOTE/MOMENTO)		Poisson				
Frecuencia de visita (VR)	Factor fijo (FJ)	AIC	Estimador	SE	Z	<i>p</i>
Total	~ FO	404.2	-0.008	0.003	-2.38	0.017
	~ SN	402.8	0.011	0.004	2.822	0.005
	~ AR	406.9	-0.014	0.009	-1.454	0.146
	~ OF	402.7	0.009	0.003	2.85	0.004
Familia <i>Apidae</i>	~ FO	391.2	-0.007	0.004	-1.696	0.090
	~ SN	389.9	0.011	0.005	2.181	0.029
	~ AR	391.4	-0.018	0.011	-1.645	0.100
	~ OF	389.1	0.009	0.004	2.452	0.014

Referencia: ~1: Modelo nulo; FO: Plantaciones Forestales; SN: Áreas Semi-naturales; AR: Cultivo de Arándano; OF: Otros Frutales (mayoritariamente *Citrus spp.*)

Variables aleatorias

LOTE: Variable categórica (n = 13 lotes) que representa la variabilidad de contextos espaciales.

MOMENTO: Variable categórica (Principio, Semana 1 y 2; Pico, Semana 3 y Final, Semana 4 y 5, de la floración) que representa la variabilidad temporal de las visitas.



• **CAPITULO 4**

Tabla S4.1. Información complementaria de cada reina de *B. pauloensis* estudiadas. Se presenta las medidas resumen de cada estimador del área de movimiento para todos los individuos rastreados.

Etapa	ID ^a	N° puntos	Tiempo de seguimiento			Nido ^b	Ubicación del nido ^c	MCP (ha) ^d	Máxima distancia de vuelo (m) ^e
			Comienzo	Final	días				
Antes de nidificar	005	8	30/07/2015	04/08/2015	6	No	-	93.1	1573.5
	085	30	02/08/2015	07/08/2015	6	No	-	11.2	593.82
	105	20	29/07/2015	06/08/2015	9	No	-	20.9	870.58
	124	41	28/07/2015	05/08/2015	9	No	-	2.84	296.18
	144	32	30/07/2015	07/08/2015	9	No	-	17.4	1088.02
	304	17	28/07/2015	01/08/2015	5	No	-	7.46	766.11
	304.2	18	05/08/2015	07/08/2015	3	No	-	6.1	508.52
Después de nidificar	164	38	17/09/2015	22/09/2015	6	Si	Arándano	0.96	187.4
	185.3	65	16/09/2015	22/09/2015	7	Si	Cortina de <i>Casuarina sp</i>	13.5	1167.29
	244	15	02/09/2015	07/09/2015	5	Si	Plantación de <i>Eucalyptus</i>	7.88	771.56
	244.2	18	09/09/2015	10/09/2015	2	Si	Pradera	0.55	256.77
	244.3	7	10/09/2015	11/09/2015	2	Si	Plantación de <i>Eucalyptus</i>	0.95	853.13
	264	46	16/09/2015	22/09/2015	7	Si	Plantación de <i>Eucalyptus</i> < 3 años	2.68	277.03
	264.1	11	16/09/2015	16/09/2015	1	Si	Plantación de <i>Eucalyptus</i> < 3 años	5.13	827.42
	364.2	20	19/09/2015	19/09/2015	1	No	-	0.96	289.18
	364	34	31/08/2015	01/09/2015	2	Si	<i>Citrus</i>	1.56	184.15
	385	53	18/09/2015	22/09/2015	5	Si	Lote de arándano abandonado	1.35	413.19

^a Código de identificación correspondiente a la frecuencia del transmisor fijado en el cuerpo de cada individuo estudiado.

^b Presencia o ausencia de nido establecido.

^c Descripción de los LUC donde fueron localizados los nidos.

^d Área del Mínimo polígono convexo expresada en hectáreas.



Tabla S4.2. Información complementaria de mapas de densidad de kernel.

Tabla S4.2. Descripción del set de datos utilizado para graficar las funciones de densidad de kernel para cada etapa de seguimiento (pre- y post- nido).

Etapa	Mínimo	Máximo	Media	Desviación Estándar	Tamaño del Pixel	Capa original de proyección
Pre- nido	0	7,1931	0,9835	1,2725	2.95771e-05/ - 2.95771e-05	-58.1311742342775091/ - 31.3813778242775001 - 58.1144631663745557/ - 31.3665892686111683
Post-nido	0	41,1550	2,4625	4,8623	2.63755e-05/ - 2.63755e-05	-58.1347181842774958/ - 31.3734071842775002 - 58.1186291365449321/ - 31.3602194402344132

Información obtenida de los Metadatos de QGIS 3.14.3 Essen, utilizando una función kernel bponderada (Cuártica) con un radio de 60 unidades de mapa. Para la etapa de pre-nido, la función del kernel se calculó a partir de 152 puntos de referencia y del post-nido de 306 puntos de referencia.



Tabla S4.3. Información complementaria del grado de presencia en cada categoría de uso del suelo.

Tabla S4.3. Medidas resumen del porcentaje de cobertura de cada LUs presente dentro de las áreas mínimas de movimiento (MCP).

Etapa	ID ^a	Cobertura de cada LUs dentro de los MCP (%)				Proporción de waypoint por LU(%)			
		BL	OF	FP	SN	BL	OF	FP	SN
Antes de nidificar	5	2,771	10,178	33,058	52,366	62,50	12,50	12,50	12,50
	85	21,096	0,000	25,448	53,456	26,67	0,00	30,00	43,33
	105	64,9	0,000	16,144	18,315	55,00	0,00	15,00	10,00
	124	33,669	7,562	20,228	38,541	58,54	0,00	9,76	31,71
	144	21,966	27,103	14,651	34,262	37,50	43,75	3,13	15,63
	304	70,276	0,000	23,21	6,514	82,35	0,00	5,88	11,76
	304.2	57,442	0,000	6,368	34,597	100,00	0,00	0,00	0,00
Después de nidificar	164	27,056	0,000	0,201	72,743	76,32	0,00	2,63	21,05
	185.3	9,72	20,367	55,228	14,685	12,31	44,62	43,08	0,00
	244	33,004	3,695	30,763	32,537	86,67	0,00	13,33	0,00
	244.2	17,282	15,775	10,894	56,049	11,11	16,67	11,11	61,11
	244.3	0,683	6,579	43,901	48,837	0,00	0,00	100,00	0,00
	264	16,438	0,000	26,264	57,299	86,96	0,00	8,70	4,35
	264.1	1,428	0,000	89,055	9,518	18,18	0,00	54,55	27,27
	364	67,3	1,303	25,358	6,039	23,53	41,18	32,35	2,94
	364.2	8,47	0,000	23,837	67,693	30,00	0,00	65,00	5,00
	385	13,667	0,000	53,918	32,415	30,19	0,00	16,98	52,83

^a Código de identificación correspondiente a la frecuencia del transmisor fijado en el cuerpo de cada individuo estudiado.

Referencias. **BL.** Campos de arándanos; **OF.** Área cubierta por otros árboles frutales (usualmente *Citrus sp.*); **FP.** Plantaciones forestales y cortavientos; **SN.** Áreas semi-naturales.



Tabla S4.4. Información complementaria del uso proporcional de los recursos polínicos por las reinas de *B. pauloensis* (n=44).

Tabla 4.4. Información resumida de la caracterización palinológica realizada en cada individuo de *B. pauloensis* colectado para tal análisis. La información se orden en relación a las diferentes etapas en la floración del arándano (Principio: 1 y 2 semana; Pico: 3 semana; Final: 4 y 5 semana de la floración de *Vaccinium corymbosum* var. Emerald).

Etapa	Fecha	Diversidad polínica ^a	<i>Vaccinium corymbosum</i>	<i>Justicia tweediana</i>	<i>Nothoscordum arenarium</i>	<i>Conium maculatum</i>	<i>Echium plantagineum</i>	<i>Cuphea glutinosa</i>	<i>Nuttallanthus canadensis</i>	<i>Buddleia stachyoides</i>	<i>Solanum sisymbriifolium</i>	Otras ^b
Principio floración	20/07/2016	11	40	1	20	0	5	10	16	0	3	15
	22/07/2016	11	35	8	8	0	4	37	0	0	0	9
	22/07/2016	3	61	0	0	0	0	0	0	0	0	40
	22/07/2016	9	26	1	0	0	0	1	2	1	1	71
	22/07/2016	20	0	0	9	0	11	1	18	0	5	58
	23/07/2016	5	85	0	0	0	0	0	0	0	0	16
	28/07/2016	5	0	0	0	0	2	89	2	0	0	8
	28/07/2016	13	70	1	0	0	4	0	6	0	0	19
	29/07/2016	12	4	4	1	0	7	1	1	80	1	8
	29/07/2016	11	28	25	13	2	12	0	0	5	0	17
	29/07/2016	13	65	3	18	0	1	0	0	0	3	14
	29/07/2016	10	79	6	5	0	1	0	5	0	0	6
	29/07/2016	20	22	12	5	0	6	0	17	1	10	30
	29/07/2016	16	60	4	9	0	1	1	5	0	0	23
	29/07/2016	13	0	3	3	0	7	0	19	0	1	67
	29/07/2016	14	22	3	5	0	3	4	15	0	4	44
	02/08/2016	11	18	7	0	2	3	61	1	0	0	11
	02/08/2016	2	84	0	0	0	0	0	0	0	0	16
04/08/2016	9	86	0	0	0	0	1	1	0	0	17	
Pico de floración	09/08/2016	2	110	3	0	0	0	0	0	0	0	0
	09/08/2016	2	105	0	0	0	0	0	0	0	0	2
	11/08/2016	3	96	0	0	0	0	0	0	0	1	3
	11/08/2016	17	4	16	13	1	7	2	30	1	4	22
	16/08/2016	6	91	1	1	0	0	0	0	0	0	7
	16/08/2016	3	108	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	16/08/2016	4	102	0	0	0	3	0	0	2	0	1



Cavigliasso, P.
SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL ESPINAL ENTRERRIANO, ARGENTINA

	16/08/2016	18	44	3	2	0	4	0	4	0	5	38
	18/08/2016	15	0	16	12	0	13	1	22	0	10	25
	18/08/2016	3	97	0	0	0	0	0	0	0	4	1
	18/08/2016	9	6	3	1	0	0	74	4	0	0	7
	25/08/2016	20	19	7	3	0	10	11	20	0	0	44
Final de floración	13/09/2016	10	2	1	2	80	0	0	1	0	7	7
	13/09/2016	9	1	3	4	68	0	0	2	0	2	21
	13/09/2016	12	1	4	14	56	7	0	2	1	1	13
	13/09/2016	10	1	0	7	0	0	3	1	5	0	93
	13/09/2016	16	15	3	17	0	10	0	1	1	0	52
	15/09/2016	12	0	0	4	15	0	0	3	45	1	45
	15/09/2016	11	2	0	20	2	0	0	1	55	2	14
	15/09/2016	8	0	0	3	2	0	1	0	58	0	37
	15/09/2016	25	2	12	0	1	28	1	2	0	21	42
	15/09/2016	7	2	13	14	0	23	0	2	0	0	45
	15/09/2016	24	6	6	2	2	27	3	10	4	13	45
	15/09/2016	22	2	5	15	0	29	11	3	1	13	31
	15/09/2016	11	35	1	5	0	15	0	15	0	1	25

Se presentan los valores absolutos de las nueve especies de plantas mejor representadas en el polen corporal de *B. pauloensis*.

^a Número de especies y morfo especies polínicas cuantificadas en el cuerpo de las reinas de *B. pauloensis*.

^b Se agrupan las 45 especies con menos del 2% de ocurrencia en la categoría "Otras".

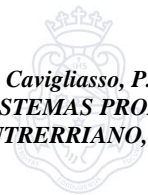


Tabla S4.5. Revisión de los trabajos publicados que estiman la distancia de forrajeo para especies de *Bombus*.

Tabla S4.5. Revisión de algunos trabajos publicados que estiman las distancias máximas promedio en especies del genero *Bombus* usando diferentes metodologías.

Autores	Especies de <i>Bombus</i>	Distancia máxima promedio de vuelo (m)
Walther-Hellwig & Frankl (2000) (Obreras, reinas y machos)	<i>B. muscorum</i>	55
	<i>B. terrestris</i>	663
	<i>B. lapidarius</i>	260
Knight et al (2005)	<i>B. terrestris</i>	758
	<i>B. pascuorum</i>	449
	<i>B. lapidarius</i>	450
	<i>B. pratorum</i>	674
Wolf & Moritz (2008)	<i>B. terrestris</i>	267.2
Hagen et al (2011)	<i>B. terrestris</i>	2500
	<i>B. ruderatus</i>	1900
	<i>B. hortorum</i> (3 reinas)	1300
Carvell et al (2012)	<i>B. lapidarius</i>	755
	<i>B. pascuorum</i>	775
Rao & Strange (2012)	<i>B. vosnesenskii</i>	3500
Geib et al (2015)	<i>B. balteatus</i>	85.4
	<i>B. flavifrons</i>	23.8
	<i>B. bifarius</i>	110.25
	<i>B. sylvicola</i>	74.7
Redhead et al (2016)	<i>B. terrestris</i>	551
	<i>B. lapidarius</i>	536
	<i>B. ruderatus</i>	501
	<i>B. hortorum</i>	336
	<i>B. pascuorum</i>	272

En el caso de que no se especifique lo contrario, los individuos utilizados fueron obreras.



Estadísticos

• CAPITULO 1.

Estadística S1.1: Elección del mejor modelo de Índice de Recursos Florales (IRF).

1°- Modelos en relación a indicadores de la heterogeneidad configuracional del paisaje (N° spp totales y N° LUCs): El modelo aditivo (suma de los IRF de cada especie botánica independientemente) no se correlaciona con el N° de spp. florales. Los autovectores del modelo donde se persiven a los recursos como un valor promedio del total (IRF_Media) son consistentes en su dirección y potencia con el N° de spp florales.

Análisis de componentes principales

Datos estandarizados

Casos leídos 278

Casos omitidos 0

Variables de clasificación

Sistema

Transecta

Fecha

Matriz de correlación/Coeficientes

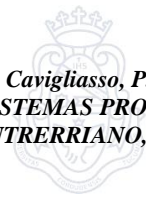
	IRF	Media Ln	IRFm Lg10	IRFm IRF	suma Ln	IRFs Lg10	IRFs
# spp fl. Tot	0,90	0,88	0,88	0,06	0,15	0,15	
# LUC pol.	0,60	0,52	0,52	-0,61	-0,55	-0,55	

Matriz de correlación/Probabilidades

	IRF	Media Ln	IRFm Lg10	IRFm IRF	suma Ln	IRFs Lg10	IRFs
# spp fl. Tot	<0,0001	<0,0001	<0,0001	0,5583	0,1727	0,1734	
# LU pol.	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	

Autovalores

Lambda	Valor	Proporción	Prop Acum
1	4,43	0,55	0,55
2	3,35	0,42	0,97
3	0,21	0,03	1,00
4	0,01	1,7E-03	1,00
5	7,5E-05	9,4E-06	1,00
6	3,2E-05	4,0E-06	1,00
7	1,1E-07	1,4E-08	1,00
8	2,2E-09	2,7E-10	1,00



Autovectores

Variables	e1	e2	e3
IRF_Media	0,46	-0,12	-0,27
Ln_IRFm	0,46	-0,08	-0,36
Lg10_IRFm	0,46	-0,08	-0,36
IRF_suma	0,18	0,50	0,24
Ln_IRFs	0,22	0,48	0,11
Lg10_IRFs	0,22	0,48	0,11
# spp fl. Tot	0,43	-0,18	0,63
# LU pol.	0,21	-0,48	0,43

Correlación cofenética= 1,000

2° - Modelos en relación a la abundancia y riqueza de las comunidades de abejas, y en función a las familias taxonómicas: El IRF_Media se correlaciona positivamente con la abundancia y riqueza de las comunidades de abejas como era de esperar.

Matriz de correlación/Coeficientes

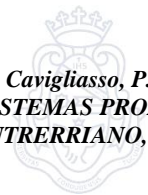
	IRF_Media	IRF_suma
Apidae	0,53	0,08
Andrenidae	0,27	-0,13
Halictidae	0,48	-0,06
Megachilidae	0,20	0,37
Abund_Apif	0,59	-0,01
Riqueza_Apif	0,64	0,10

Matriz de correlación/Probabilidades

	IRF_Media	IRF_suma
Apidae	<0,0001	0,4726
Andrenidae	0,0114	0,2308
Halictidae	<0,0001	0,5796
Megachilidae	0,0680	0,0004
Abund_Apif	<0,0001	0,9311
Riqueza_Apif	<0,0001	0,3435

Autovalores

Lambda	Valor	Proporción	Prop Acum
1	3,98	0,50	0,50
2	1,37	0,17	0,67
3	0,93	0,12	0,78
4	0,62	0,08	0,86
5	0,53	0,07	0,93
6	0,48	0,06	0,99
7	0,09	0,01	1,00
8	0,01	7,4E-04	1,00



Autovectores

Variables	e1	e2
IRF_Media	0,37	0,10
IRF_suma	0,04	0,74
Apidae	0,38	-4,9E-04
Andrenidae	0,24	-0,18
Halictidae	0,41	-0,18
Megachilidae	0,16	0,60
Abund_Apif	0,48	-0,13
Riqueza_Apif	0,48	0,03

Correlaciones con las variables originales.

Variables	CP 1	CP 2
IRF_Media	0,73	0,11
IRF_suma	0,09	0,86
Apidae	0,77	-5,8E-04
Andrenidae	0,49	-0,22
Halictidae	0,81	-0,21
Megachilidae	0,32	0,71
Abund_Apif	0,96	-0,15
Riqueza_Apif	0,96	0,04

Estadístico S1.2: Modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) de los estimadores de las comunidades de abejas con respecto a los diferentes usos del suelo bajo estudio.

Se presentan los modelos estimados para los indicadores de las comunidades de abejas seleccionados (Abundancia, Riqueza, diversidad de Chao-1, índice de diversidad D (Exponencial de Shannon) de las comunidades de abejas) en función del uso del suelo donde se encuentran insertas.

Se incluye la “comparacion entre usos del suelo a través de *LSD Fisher (Alfa=0,05)*”, presentando en la tabla la media ajustada de la variable respuesta y errores estándares para las diferentes Variables categóricas (“Usos del suelo” de ahora en mas “LU”). En la tabla se incluye “*PredLin*”, que corresponde a los valores predichos para los tratamientos en la escala de la función de enlace. La columna “*E.E.*” a la derecha de la primera contiene sus errores estándares. Las pruebas que se presentan a través del código de letras a la derecha de la tabla se realizan sobre *PredLin*, sin embargo, la escala de la función de enlace suele no ser útil a los fines de la interpretación. Por ello, se incluyen las columnas “*Media* y *E.E.*” que están en la escala original.



Especificación de modelos.

Variables Respuestas: Abundancia, Riqueza, diversidad de Chao-1, índice de diversidad D (Exponencial de Shannon) de las comunidades de abejas.

Factores fijos: Usos del suelo_ “LU” (Variable categorica; Espinal (ESP), Plantaciones forestales (EUC), Usos Mixtos (MU), Agro/Ganadero (AG); Momento (Variable categorica: T1-6 correspondiente al mes de muestreo).

Variables aleatorias: Poligono (Unidad muestral: 15 Sitios); Transecta (5 por Sitio)

Función: $VR \sim LU + Momento + (1|Poligono/Transecta)$

Distribucion del error: Binomial negativa.

Modelo 1: VR: Abundancia de abejas.

Medidas de ajuste del modelo.

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
262	1404,28	1447,10	-690,14	242,29

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
LU	3	253	36,65	<0,0001
Momento	5	253	13,24	<0,0001

Efectos fijos

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	1,26	0,26	4,77	<0,0001
LUEUC	-3,32	0,38	-8,68	<0,0001
LUMU	-0,10	0,31	-0,31	0,7559
LUAG	0,23	0,31	0,74	0,4573
MomentoT2	0,56	0,20	2,82	0,0048
MomentoT3	1,33	0,23	5,92	<0,0001
MomentoT4	1,27	0,20	6,39	<0,0001
MomentoT5	0,87	0,20	4,34	<0,0001
MomentoT6	1,86	0,35	5,29	<0,0001

**Comparacion entre LUs (LSD Fisher (Alfa=0,05)):**

LU	PredLin	E.E.	Media	E.E.	
AG	2,48	0,20	11,89	2,41	A
ESP	2,25	0,24	9,45	2,29	A
MU	2,15	0,21	8,57	1,77	A
EUC	-1,08	0,31	0,34	0,10	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Modelo 2: VR: Riqueza de abejas.**Medidas de ajuste del modelo**

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
262	1084,72	1127,54	-530,36	253,51

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
LU	3	253	37,80	<0,0001
Momento	5	253	16,57	<0,0001

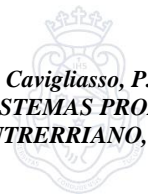
Efectos fijos

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	0,77	0,17	4,63	<0,0001
LUEUC	-2,54	0,27	-9,40	<0,0001
LUMU	-0,18	0,18	-1,03	0,3021
LUAG	0,18	0,17	1,09	0,2771
MomentoT2	0,44	0,16	2,83	0,0047
MomentoT3	0,85	0,17	5,06	<0,0001
MomentoT4	1,10	0,15	7,51	<0,0001
MomentoT5	0,88	0,15	5,83	<0,0001
MomentoT6	1,58	0,24	6,65	<0,0001

Comparacion entre LUs (LSD Fisher (Alfa=0,05)):

LU	PredLin	E.E.	Media	E.E.	
AG	1,77	0,11	5,84	0,65	A
ESP	1,58	0,13	4,87	0,65	A B
MU	1,40	0,12	4,05	0,47	B
EUC	-0,96	0,24	0,38	0,09	C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

**Modelo 3:** VR: Índice de diversidad D (Exponencial de Shannon).**Medidas de ajuste del modelo**

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
262	1030,30	1073,12	-503,15	222,66

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
LU	3	253	28,11	<0,0001
Momento 5	5	253	16,05	<0,0001

Efectos fijos

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	0,82	0,13	6,36	<0,0001
LUEUC	-1,18	0,16	-7,29	<0,0001
LUMU	-0,13	0,13	-1,00	0,3166
LUAG	0,19	0,12	1,58	0,1135
MomentoT2	0,31	0,13	2,47	0,0134
MomentoT3	0,45	0,13	3,40	0,0007
MomentoT4	0,86	0,12	7,40	<0,0001
MomentoT5	0,70	0,12	5,85	<0,0001
MomentoT6	1,14	0,18	6,25	<0,0001

Comparacion entre LUs (LSD Fisher (Alfa=0,05)):

LU	PredLin	E.E.	Media	E.E.	
AG	1,59	0,08	4,88	0,38	A
ESP	1,40	0,10	4,04	0,40	A B
MU	1,27	0,08	3,55	0,30	B
EUC	0,21	0,13	1,24	0,17	C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

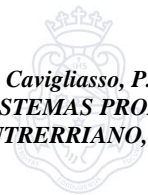
Modelo 4: VR: Índice de diversidad no paramétrico (Chao-1).**Medidas de ajuste del modelo**

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
262	1321,34	1364,16	-648,67	251,43

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
LU	3	253	42,23	<0,0001
Momento 5	5	253	14,98	<0,0001

**Efectos fijos**

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	1,25	0,20	6,28	<0,0001
LUEUC	-2,88	0,29	-9,95	<0,0001
LUMU	-0,36	0,22	-1,60	0,1085
LUAG	0,08	0,21	0,37	0,7143
MomentoT2	0,37	0,19	1,97	0,0491
MomentoT3	1,00	0,21	4,74	<0,0001
MomentoT4	1,20	0,18	6,59	<0,0001
MomentoT5	1,03	0,19	5,53	<0,0001
MomentoT6	1,98	0,32	6,16	<0,0001

Comparacion entre LUs (LSD Fisher (Alfa=0,05)):

LU	PredLin	E.E.	Media	E.E.	
AG	2,26	0,14	9,58	1,37	A
ESP	2,18	0,17	8,86	1,50	A B
MU	1,83	0,15	6,20	0,91	B
EUC	-0,70	0,25	0,50	0,12	C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Estadístico S1.3: Modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) de los estimadores de las comunidades de abejas con respecto a la heterogeneidad configuracional del paisaje.

Se presentan los modelos estimados para los indicadores de las comunidades de abejas seleccionados (Abundancia, Riqueza, diversidad de Chao-1, índice de diversidad D (Exponencial de Shannon) de las comunidades de abejas) en función de los indicadores seleccionados para ponderar la heterogeneidad configuracional del paisaje (Índice de Recursos Florales). No se presentan los modelos ~ N° LUCs dado que ninguno tuvo efectos significativos.

Especificación de modelos.

Variables Respuestas (VR): Abundancia, Riqueza, diversidad de Chao-1, índice de diversidad D (Exponencial de Shannon) de las comunidades de abejas.

Factores fijos (Ff): IRF.POL (Índice de Recursos Florales por polígono); Fecha (Variable categorica: T1-6 correspondiente al mes de muestreo).



Variables aleatorias: Poligono (Unidad muestral: 15 Sitios); Transecta (5 por Sitio)

Función: $VR \sim Ff + Momento + (1/Poligono/Transecta)$

Distribucion del error: Binomial negativa.

Modelo 1: VR: Abundancia de abejas.

Distribucion del error: Binomial negativa (1.655) (log)

Medidas de ajuste del modelo

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
268	1531.6	1567.9	-755.8	1511.6

Efectos fijos

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-5.1273	1.1276	-4.547	5.43e-06 ***
IRF.POL	1.1986	0.2315	5.178	2.24e-07 ***
SIST\$MomentoT2	0.5776	0.1991	2.902	0.00371 **
SIST\$MomentoT3	1.2450	0.1967	6.330	2.45e-10 ***
SIST\$MomentoT4	1.3049	0.1987	6.569	5.07e-11 ***
SIST\$MomentoT5	0.9040	0.2014	4.488	7.18e-06 ***
SIST\$MomentoT6	1.8237	0.3532	5.164	2.42e-07 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

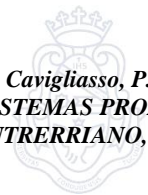
Correlacion de efectos fijos.

	(Intr)	IRF.POL	SIST\$MT2	SIST\$MT3	SIST\$MT4	SIST\$MT5
IRF.POL	-0.972					
SIST\$MmntT2	-0.120	0.024				
SIST\$MmntT3	-0.153	0.053	0.535			
SIST\$MmntT4	-0.107	0.010	0.523	0.574		
SIST\$MmntT5	-0.097	0.001	0.512	0.563	0.581	
SIST\$MmntT6	-0.035	-0.015	0.261	0.300	0.277	0.292

Modelo 2: VR: Riqueza de abejas.

Distribucion del error: Binomial Negativa (6.4578) (log)

Medidas de ajuste del modelo



<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Deviance</u>
268	1187.6	1223.9	-583.8	1167.6

Efectos fijos

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-3.9098	0.8973	-4.357	1.32e-05 ***
IRF.POL	0.8708	0.1837	4.740	2.14e-06 ***
SIST\$MomentoT2	0.4409	0.1554	2.838	0.00455 **
SIST\$MomentoT3	0.8570	0.1487	5.765	8.19e-09 ***
SIST\$MomentoT4	1.1241	0.1461	7.695	1.42e-14 ***
SIST\$MomentoT5	0.8981	0.1497	5.998	2.00e-09 ***
SIST\$MomentoT6	1.4968	0.2355	6.357	2.06e-10 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Correlacion de efectos fijos.

	(Intr)	IRF.POL	SIST\$MT2	SIST\$MT3	SIST\$MT4	SIST\$MT5
IRF.POL	-0.972					
SIST\$MmntT2	-0.105	0.006				
SIST\$MmntT3	-0.120	0.016	0.578			
SIST\$MmntT4	-0.092	-0.012	0.585	0.636		
SIST\$MmntT5	-0.087	-0.015	0.569	0.622	0.641	
SIST\$MmntT6	-0.036	-0.029	0.360	0.395	0.397	0.397

Modelo 3: VR: Índice de diversidad no paramétrico (Chao-1).

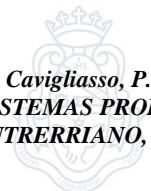
Distribucion del error: Binomial negaiva (2.1561) (log)

Medidas de ajuste del modelo.

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Deviance</u>
268	1437.1	1473.4	-708.5	1417.1

Efectos fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-4.1312	0.9835	-4.201	2.66e-05 ***
IRF.POL	0.9813	0.2018	4.862	1.16e-06 ***
SIST\$MomentoT2	0.3806	0.1843	2.065	0.039 *
SIST\$MomentoT3	0.9468	0.1804	5.247	1.54e-07 ***
SIST\$MomentoT4	1.2019	0.1782	6.746	1.52e-11 ***
SIST\$MomentoT5	1.0437	0.1825	5.718	1.08e-08 ***



SIST\$MomentoT6 1.9289 0.3182 6.062 1.35e-09 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Correlacion de efectos fijos.

	(Intr)	IRF.POL	SIST\$MT2	SIST\$MT3	SIST\$MT4	SIST\$MT5
IRF.POL	-0.971					
SIST\$MmntT2	-0.111	0.011				
SIST\$MmntT3	-0.143	0.038	0.527			
SIST\$MmntT4	-0.093	-0.011	0.522	0.564		
SIST\$MmntT5	-0.089	-0.015	0.514	0.565	0.583	
SIST\$MmntT6	-0.037	-0.022	0.290	0.329	0.319	0.331

Modelo 4: VR: Indice de diversidad D (Exponencial de Shannon).

Distribucion del error: Binomial negativa (335.4331) (log)

Medidas de ajuste del modelo.

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
268	1117.0	1153.3	-548.5	1097.0

Efectos fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-1.37208	0.42735	-3.211	0.00132 **
IRF.POL	0.41182	0.08657	4.757	1.96e-06 ***
SIST\$MomentoT2	0.31182	0.12586	2.477	0.01323 *
SIST\$MomentoT3	0.51642	0.12074	4.277	1.89e-05 ***
SIST\$MomentoT4	0.86803	0.11608	7.478	7.57e-14 ***
SIST\$MomentoT5	0.70714	0.11922	5.931	3.00e-09 ***
SIST\$MomentoT6	1.00002	0.18153	5.509	3.61e-08 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Correlacion de efectos fijos.

	(Intr)	IRF.POL	SIST\$MT2	SIST\$MT3	SIST\$MT4	SIST\$MT5
IRF.POL	-0.958					
SIST\$MmntT2	-0.173	0.004				
SIST\$MmntT3	-0.174	0.000	0.586			
SIST\$MmntT4	-0.142	-0.039	0.608	0.646		
SIST\$MmntT5	-0.138	-0.038	0.592	0.629	0.664	
SIST\$MmntT6	-0.045	-0.072	0.392	0.413	0.438	0.427



Estadística S1.4: Modelos Generalizados Aditivos Mixtos (GAMM) de los estimadores de las comunidades de abejas con respecto a la heterogeneidad configuracional del paisaje.

Se presentan los modelos estimados para los indicadores de las comunidades de abejas seleccionados (Abundancia, Riqueza y diversidad de Chao-1 de las comunidades de abejas) en función de los indicadores seleccionados para ponderar la heterogeneidad configuracional del paisaje (Índice de Recursos Florales, N° LUCs y Número de especies florales/sitio).

Especificación de modelos.

Variables Respuestas (VR): Abundancia, Riqueza, diversidad de Chao-1 de las comunidades de abejas.

Factores fijos y aditivos (Ff): N.SPP.FL.PL (Número de especies florales entorno a cada sitio, n=15); IRF.POL (Índice de Recursos Florales por sitio); LUC (numero de categorías de hábitats en torno a cada sitio).

Función: gam (VR ~ Ff1 + s(Ff2))

Distribucion del error: Poisson (log).

MODELOS: VR: Abundancia de abejas.

Modelo 1: VR ~ N.SPP.FL.PL + s(LUC)

Coefficientes de parametros:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-3.682055	0.691142	-5.327	9.96e-08 ***
N.SPP.FL.PL	0.034796	0.004318	8.058	7.75e-16 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Significancia aproximada de los términos smooth:

	edf	Ref.df	Chi.sq	p-value
s(LUC)	8.771	8.984	680.7	<2e-16 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1



R-sq.(adj) = 0.212 Deviance explained = 33.9%
-REML = 1553.9 Scale est. = 1 n = 278

Modelo 2: VR ~ IRF.POL + s(N.SPP.FL.PL)

Coefficientes de parametros:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-2.9302	0.5674	-5.165	2.41e-07 ***
IRF.POL	0.9487	0.1183	8.022	1.04e-15 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Significancia aproximada de los términos smooth:

	edf	Ref.df	Chi.sq	p-value
s(N.SPP.FL.PL)	8.54	8.905	335.6	<2e-16 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

R-sq.(adj) = 0.194 Deviance explained = 36.3%
-REML = 1510.4 Scale est. = 1 n = 278

Modelo 3: VR ~ IRF.POL + s(N.SPP.FL.PL) + s(LUC)

Coefficientes de parametros:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-2.2333	0.5853	-3.815	0.000136 ***
IRF.POL	0.7959	0.1221	6.520	7.02e-11 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Significancia aproximada de los términos smooth:

	edf	Ref.df	Chi.sq	p-value
s(N.SPP.FL.PL)	7.736	8.116	102.952	<2e-16 ***
s(LUC)	3.687	3.849	8.056	0.139

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

R-sq.(adj) = 0.239 Deviance explained = 41.1%
-REML = 1437.1 Scale est. = 1 n = 278

MODELOS: VR: Riqueza de abejas.

Modelo 1: VR ~ N.SPP.FL.PL + s(LUC)



Coefficientes de parametros:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-3.530210	0.757151	-4.662	3.12e-06 ***
N.SPP.FL.PL	0.029873	0.004727	6.319	2.63e-10 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Significancia aproximada de los términos smooth:

	edf	Ref.df	Chi.sq	p-value
s(LUC)	8.241	8.839	195.8	<2e-16 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

R-sq.(adj) = 0.226 Deviance explained = 29.9%
-REML = 766.55 Scale est. = 1 n = 278

Modelo 2: VR ~ IRF.POL + s(N.SPP.FL.PL)

Coefficientes de parametros:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-3.0497	0.7107	-4.291	1.78e-05 ***
IRF.POL	0.8516	0.1479	5.759	8.48e-09 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Significancia aproximada de los términos smooth:

	edf	Ref.df	Chi.sq	p-value
s(N.SPP.FL.PL)	8.107	8.651	136.6	<2e-16 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

R-sq.(adj) = 0.276 Deviance explained = 39.9%
-REML = 709.68 Scale est. = 1 n = 278

Modelo 3: VR ~ IRF.POL + s(N.SPP.FL.PL) + s(LUC)

Coefficientes de parametros:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-2.4754	0.7969	-3.106	0.00189 **
IRF.POL	0.7292	0.1664	4.382	1.18e-05 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Significancia aproximada de los términos smooth:

	edf	Ref.df	Chi.sq	p-value
s(N.SPP.FL.PL)	8.170	8.681	105.088	<2e-16 ***
s(LUC)	1.835	2.046	5.737	0.0364 *

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1



R-sq.(adj) = 0.29 Deviance explained = 41.3%
-REML = 705.44 Scale est. = 1 n = 278

MODELOS: VR: Índice de diversidad no paramétrico (Chao-1).

Modelo 1: VR ~ N.SPP.FL.PL + s(LUC)

Coefficientes de parametros:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-3.039605	0.598694	-5.077	3.83e-07 ***
N.SPP.FL.PL	0.029868	0.003739	7.988	1.37e-15 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Significancia aproximada de los términos smooth:

	edf	Ref.df	Chi.sq	p-value
s(LUC)	8.536	8.938	356.9	<2e-16 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

R-sq.(adj) = 0.162 Deviance explained = 25.6%
-REML = 1261.8 Scale est. = 1 n = 278

Modelo 2: VR ~ IRF.POL + s(N.SPP.FL.PL)

Coefficientes de parametros:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-3.6982	0.6194	-5.970	2.37e-09 ***
IRF.POL	1.0773	0.1290	8.354	< 2e-16 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Significancia aproximada de los términos smooth:

	edf	Ref.df	Chi.sq	p-value
s(N.SPP.FL.PL)	8.306	8.786	233.9	<2e-16 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

R-sq.(adj) = 0.219 Deviance explained = 36.6%
-REML = 1134.4 Scale est. = 1 n = 278

Modelo 3: VR ~ IRF.POL + s(N.SPP.FL.PL) + s(LUC)



Coefficientes de parametros:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-2.5156	0.6795	-3.702	0.000214 ***
IRF.POL	0.8263	0.1421	5.815	6.05e-09 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Significancia aproximada de los términos smooth:

	edf	Ref.df	Chi.sq	p-value
s(N.SPP.FL.PL)	8.437	8.851	240.17	< 2e-16 ***
s(LUC)	1.001	1.002	17.87	2.36e-05 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

R-sq.(adj) = 0.225 Deviance explained = 37.5%
-REML = 1127.4 Scale est. = 1 n = 278

Estadístico S1.5: Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMM) de los estimadores de las comunidades de abejas con respecto a la heterogeneidad compositiva del paisaje.

Se presentan los modelos estimados para los indicadores de las comunidades de abejas seleccionados (Abundancia, Riqueza y diversidad de Chao-1 de las comunidades de abejas) en función de la cobertura por plantaciones Forestales (FO), áreas Semi-naturales (SN), cultivos de Frutales (FR) y sistemas Agrícolas (AG), indicadores seleccionados para ponderar a la heterogeneidad compositiva del paisaje. Dentro de los modelos se incluye el modelo nulo para su comparación.

Especificación de modelos.

Variables Respuestas (VR): Abundancia, Riqueza y diversidad de Chao-1 de las comunidades de abejas.

Factores fijos (Ff): cobertura por plantaciones Forestales (FO), áreas Semi-naturales (SN), cultivos de Frutales (FR) y sistemas Agrícolas (AG)

Variables aleatorias: Poligono (Unidad muestral: 15 Sitios); Transecta (5 por Sitio)

Función: $VR \sim Ff + \text{Momento} + (1/\text{Poligono}/\text{Transecta})$



Distribucion del error: Binomial negativa.

MODELOS: VR: Abundancia de abejas.

Modelo nulo: glm(VR ~ 1, family = gaussian, data = SIST)

Coeficientes:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	8.3345	0.6683	12.47	<2e-16 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for gaussian family taken to be 124.144)

Null deviance: 34388 on 277 degrees of freedom
Residual deviance: 34388 on 277 degrees of freedom
AIC: 2132.3

Number of Fisher Scoring iterations: 2

Modelo 1: VR ~ FO + (1|Poligono/Transecta)

Distribucion del error: Binomial negativa (1.1883) (log)

Medidas de ajuste del modelo.

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
278	1574.5	1592.6	-782.2	1564.5

Efectos fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	2.552830	0.261476	9.763	< 2e-16 ***
FO	-0.034586	0.005458	-6.336	2.35e-10 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Correlacion de efectos fijos.

	(Intr)
FO	-0.644

Modelo 2: VR ~ SN + (1|Poligono/Transecta)



Distribucion del error: Binomial negativa (1.1718) (log)

Medidas de ajuste del modelo.

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Deviance</u>
278	1594.3	1612.5	-792.2	1584.3

Efectos fijos.

	<u>Estimate</u>	<u>Std. Error</u>	<u>z value</u>	<u>Pr(> z)</u>
(Intercept)	0.86208	0.51738	1.666	0.0957 .
SN	0.01378	0.01046	1.318	0.1875

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Correlacion de efectos fijos.

<u>(Intr)</u>
SN -0.667

Modelo 3: VR ~ FR + (1|Poligono/Transecta)

Distribucion del error: Binomial negativa (1.1676) (log)

Medidas de ajuste del modelo.

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Deviance</u>
278	1594.8	1613.0	-792.4	1584.8

Efectos fijos.

	<u>Estimate</u>	<u>Std. Error</u>	<u>z value</u>	<u>Pr(> z)</u>
(Intercept)	1.07355	0.45008	2.385	0.0171 *
FR	0.04516	0.04163	1.085	0.2780

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Correlacion de efectos fijos.

<u>(Intr)</u>
FR -0.494

Modelo 4: VR ~ AG + (1|Poligono/Transecta)

Distribucion del error: Binomial negativa (1.1752) (log)

Medidas de ajuste del modelo.

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Deviance</u>
278	1592.1	1610.2	-791.0	1582.1



Efectos fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	0.86680	0.41766	2.075	0.0380 *
AG	0.02395	0.01141	2.100	0.0358 *

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Correlacion de efectos fijos.

	(Intr)
AG	-0.529

MODELOS: VR: Riqueza de abejas.

Modelo nulo: glm(VR ~ 1, family = gaussian, data = SIST)

Coefficientes:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	3.8489	0.2342	16.43	<2e-16 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for gaussian family taken to be 15.24785)

Null deviance: 4223.7 on 277 degrees of freedom
Residual deviance: 4223.7 on 277 degrees of freedom
AIC: 1549.3

Number of Fisher Scoring iterations: 2

Modelo 1: VR ~ FO + (1|Poligono/Transecta)

Distribucion del error: Binomial negativa (2.7039) (log)

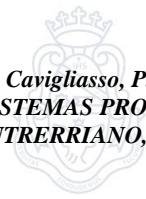
Medidas de ajuste del modelo.

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
278	1241.7	1259.8	-615.9	1231.7

Efectos Fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	1.78801	0.18698	9.563	< 2e-16 ***
FO	-0.02636	0.00412	-6.399	1.57e-10 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1



Correlacion de efectos fijos.

(Intr)
FO -0.629

Modelo 2: VR ~ SN + (1|Poligono/Transecta)

Distribucion del error: Binomial negativa (2.6728) (log)

Medidas de ajuste del modelo.

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Deviance</u>
278	1262.7	1280.9	-626.4	1252.7

Efectos Fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	0.475461	0.395609	1.202	0.229
SN	0.010910	0.007952	1.372	0.170

Correlacion de efectos fijos.

(Intr)
SN -0.670

Modelo 3: VR ~ FR + (1|Poligono/Transecta)

Distribucion del error: Binomial negativa (2.6688) (log)

Medidas de ajuste del modelo.

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Deviance</u>
278	1263.5	1281.6	-626.7	1253.5

Efectos Fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	0.65294	0.34644	1.885	0.0595
FR	0.03349	0.03182	1.052	0.2926

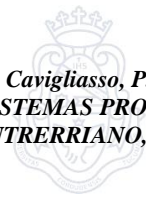
Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Correlacion de efectos fijos.

(Intr)
FR -0.499

Modelo 4: VR ~ AG + (1|Poligono/Transecta)

Distribucion del error: Binomial negativa (2.6785) (log)



Medidas de ajuste del modelo.

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Deviance</u>
278	1261.0	1279.1	-625.5	1251.0

Efectos Fijos.

	<u>Estimate</u>	<u>Std. Error</u>	<u>z value</u>	<u>Pr(> z)</u>
(Intercept)	0.507425	0.323571	1.568	0.1168
AG	0.017505	0.008777	1.994	0.0461 *

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Correlacion de efectos fijos.

	<u>(Intr)</u>
AG	-0.533

MODELOS: VR: Diversidad no paramétrica de Chao-1.

Modelo nulo: glm(VR ~ 1, family = gaussian, data = SIST)

Coefficientes:

	<u>Estimate</u>	<u>Std. Error</u>	<u>t value</u>	<u>Pr(> t)</u>
(Intercept)	6.3273	0.4628	13.67	<2e-16 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for gaussian family taken to be 59.54228)

Null deviance: 16493 on 277 degrees of freedom
Residual deviance: 16493 on 277 degrees of freedom
AIC: 1928

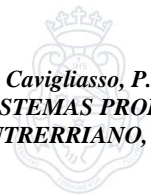
Number of Fisher Scoring iterations: 2

Modelo 1: VR ~ FO + (1|Poligono/Transecta)

Distribucion del error: Binomial negativa (1.3337) (log)

Medidas de ajuste del modelo.

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Deviance</u>
278	1484.4	1502.5	-737.2	1474.4



Efectos Fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	2.289676	0.206579	11.084	< 2e-16 ***
FO	-0.029737	0.004401	-6.757	1.41e-11 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Correlacion de efectos fijos.

	(Intr)
FO	-0.633

Modelo 2: VR ~ SN + (1|Poligono/Transecta)

Distribucion del error: Binomial negativa (1.3176) (log)

Medidas de ajuste del modelo.

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
278	1505.8	1524.0	-747.9	1495.8

Efectos Fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	0.803029	0.443672	1.810	0.0703 .
SN	0.012301	0.008953	1.374	0.1694

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Correlacion de efectos fijos.

	(Intr)
SN	-0.668

Modelo 3: VR ~ FR + (1|Poligono/Transecta)

Distribucion del error: Binomial negativa (1.3172) (log)

Medidas de ajuste del modelo.

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
278	1506.7	1524.8	-748.3	1496.7

Efectos Fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	1.01268	0.39050	2.593	0.00951 **
FR	0.03587	0.03600	0.996	0.31903

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

**Correlacion de efectos fijos.**

(Intr)
FR -0.495

Modelo 4: VR ~ AG + (1|Poligono/Transecta)

Distribucion del error: Binomial negativa (1.3176) (log)

Medidas de ajuste del modelo.

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
278	1504.2	1522.3	-747.1	1494.2

Efectos Fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	0.839805	0.364658	2.303	0.0213 *
AG	0.019632	0.009938	1.975	0.0482 *

Signif. codes: 0 ‘***’ 0.001 ‘**’ 0.01 ‘*’ 0.05 ‘.’ 0.1 ‘ ’ 1

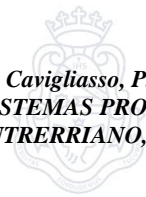
Correlacion de efectos fijos.

(Intr)
AG -0.529

Estadístico S1.6: Modelos Lineales Generalizados Mixtos para los diferentes rasgos de respuesta funcional ponderados para cada especie de abeja en función de los usos del suelo bajo estudio.

Se presentan los modelos estimados para los diferentes rasgos de respuesta funcional de las comunidades de abejas (NSM, SOC, FOR, TOL y SIZE) en función de los usos del suelo donde se encuentran insertas.

Se incluye la “comparacion entre usos del suelo a través de *LSD Fisher (Alfa=0,05)*”, presentando en la tabla la media ajustada de la variable respuesta y errores estándares para las diferentes Variables categóricas (“usos del suelo” de ahora en mas LU). En la tabla se incluye “*PredLin*”, que corresponde a los valores predichos para los tratamientos en la escala de la función de enlace. La columna “*E.E.*” a la derecha de la primera contiene sus errores estándares. Las pruebas que se presentan a través del código de letras a la derecha de la tabla se realizan sobre *PredLin*, sin embargo, la escala de la función de enlace suele no ser útil a los fines de la interpretación. Por ello, se incluyen las columnas “*Media y E.E.*” que están en la escala original.

**Especificación de modelos.**

Variables Respuestas: abundancia absoluta de las especies comprendidas dentro de cada categoría. NSM (Cavity Nesting, Soil Burrowing, Wood Boring); SOC (Solitary, Communal, Subsocial, Primitively Eusocial, Eusocial); FOR (Specialist, Generalist); TOL (Short, Long tongued); SIZE (Big, Medium, Little).

Factores fijos: Sistema (Variable categorica; Espinal (ES), Plantaciones forestales (EU), Usos Mixtos (MU), Agro/Ganadero (AG).

Variables aleatorias: Poligono (Unidad muestral: 15 Sitios).

Función: $VR \sim LU + (1/Poligono)$.

Distribucion del error: Poisson (log).

NSM

Modelo 1: VR= Wood.Boring.

Medidas de ajuste del modelo.

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Deviance</u>
15	109,21	112,75	-49,60	7,16

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos.

<u>Source</u>	<u>numDF</u>	<u>denDF</u>	<u>F-value</u>	<u>p-value</u>
LU	3	11	17,50	0,0002

Efectos fijos.

	<u>Estimate</u>	<u>Std. Error</u>	<u>z value</u>	<u>Pr(> z)</u>
(Intercept)	3,24	0,19	16,99	<0,0001
LUES	0,43	0,28	1,51	0,1323
LUEU	-3,58	0,63	-5,69	<0,0001
LUMU	0,79	0,26	3,06	0,0022

Comparacion entre LUs (LSD Fisher (Alfa=0,05)):

<u>LU</u>	<u>PredLin</u>	<u>E.E.</u>	<u>Media</u>	<u>E.E.</u>	
MU	4,04	0,18	56,57	9,93	A
ES	3,67	0,21	39,17	8,23	A B
AG	3,24	0,19	25,58	4,88	B
EU	-0,34	0,60	0,71	0,43	C



Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Modelo 2: VR= Cavity.Nesting.

Medidas de ajuste del modelo.

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Deviance</u>
15	48,50	52,04	-19,25	10,05

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos.

<u>Source</u>	<u>numDF</u>	<u>denDF</u>	<u>F-value</u>	<u>p-value</u>
LU	3	11	3,10	0,0710

Efectos fijos.

	<u>Estimate</u>	<u>Std. Error</u>	<u>z value</u>	<u>Pr(> z)</u>
(Intercept)	-0,80	0,76	-1,05	0,2949
LUES	1,96	0,86	2,29	0,0222
LUEU	-0,70	1,27	-0,55	0,5844
LUMU	1,10	0,89	1,24	0,2152

Comparacion entre LUs (LSD Fisher (Alfa=0,05)):

<u>LU</u>	<u>PredLin</u>	<u>E.E.</u>	<u>Media</u>	<u>E.E.</u>	
ES	1,17	0,45	3,21	1,43	A
MU	0,30	0,49	1,36	0,67	A B
AG	-0,80	0,76	0,45	0,34	B
EU	-1,49	1,04	0,22	0,23	B

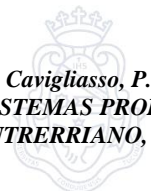
Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Modelo 3: VR= Soil.Burrowing.

Medidas de ajuste del modelo.

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Deviance</u>
15	152,79	156,33	-71,39	0,91

AIC y BIC menores implica mejor



Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos.

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
LU	3	11	6,92	0,0070

Efectos fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	4,49	0,52	8,57	<0,0001
LUES	-0,96	0,80	-1,20	0,2311
LUEU	-3,43	0,80	-4,29	<0,0001
LUMU	-0,47	0,74	-0,64	0,5232

Comparacion entre LUs (LSD Fisher (Alfa=0,05)):

LU	PredLin	E.E.	Media	E.E.	
AG	4,49	0,52	89,19	46,76	A
MU	4,02	0,52	55,57	29,11	A
ES	3,53	0,61	34,02	20,79	A
EU	1,07	0,60	2,90	1,75	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

SOC

Modelo 1: VR= Eusocial.

Medidas de ajuste del modelo.

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
15	94,11	97,65	-42,06	5,73

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos.

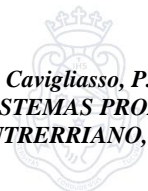
Source	numDF	denDF	F-value	p-value
LU	3	11	3,49	0,0536

Efectos fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	2,16	0,57	3,77	0,0002
LUES	0,05	0,87	0,06	0,9506
LUEU	-3,39	1,12	-3,03	0,0025
LUMU	-0,74	0,82	-0,90	0,3686

Comparacion entre LUs (LSD Fisher (Alfa=0,05)):

LU	PredLin	E.E.	Media	E.E.	
ES	2,21	0,65	9,15	5,98	A
AG	2,16	0,57	8,67	4,98	A



MU	1,42	0,61	4,13	2,51	A
EU	-1,23	0,98	0,29	0,29	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Modelo 2: VR= Prim.Eusocial.

Medidas de ajuste del modelo.

N AIC BIC logLik Deviance

15 93,14 96,68 -41,57 6,46

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos.

Source numDF denDF F-value p-value

LU 3 11 2,78 0,0908

Efectos fijos.

	<u>Estimate</u>	<u>Std. Error</u>	<u>z value</u>	<u>Pr(> z)</u>
(Intercept)	1,96	0,65	3,00	0,0027
LUES	-1,62	1,07	-1,52	0,1281
LUEU	-2,61	1,11	-2,35	0,0187
LUMU	0,20	0,90	0,22	0,8272

Comparacion entre LUs (LSD Fisher (Alfa=0,05)):

LU PredLin E.E. Media E.E.

MU 2,15 0,63 8,61 5,39 A

AG 1,96 0,65 7,08 4,61 A

ES 0,33 0,88 1,39 1,22 A B

EU -0,66 0,95 0,52 0,50 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Modelo 3: VR= Subsocial.

Medidas de ajuste del modelo.

N AIC BIC logLik Deviance

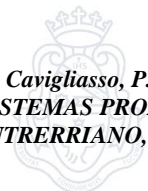
15 94,36 97,90 -42,18 2,50

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos.

Source numDF denDF F-value p-value

LU 3 11 1,66 0,2335



Efectos fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	2,33	0,36	6,40	<0,0001
LUES	0,16	0,55	0,29	0,7749
LUEU	-21,42	1024,00	-0,02	0,9833
LUMU	1,03	0,50	2,08	0,0379

Comparacion entre LUs (LSD Fisher (Alfa=0,05)):

LU	PredLin	E.E.	Media	E.E.	
MU	3,36	0,34	28,80	9,76	A
ES	2,49	0,42	12,03	4,99	A
AG	2,33	0,36	10,28	3,74	A
EU	-19,09	1024,00	5,1E-09	5,2E-06	A

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Modelo 4: VR= Communal.

Medidas de ajuste del modelo.

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
15	108,59	112,14	-49,30	3,20

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos.

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
LU	3	11	7,32	0,0057

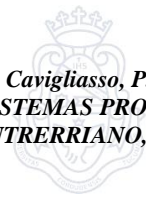
Efectos fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	3,70	0,54	6,87	<0,0001
LUES	-2,75	0,89	-3,09	0,0020
LUEU	-4,17	0,96	-4,35	<0,0001
LUMU	-1,46	0,78	-1,88	0,0604

Comparacion entre LUs (LSD Fisher (Alfa=0,05)):

LU	PredLin	E.E.	Media	E.E.	
AG	3,70	0,54	40,37	21,73	A
MU	2,23	0,57	9,35	5,28	A B
ES	0,95	0,71	2,58	1,83	B C
EU	-0,47	0,80	0,62	0,50	C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

**Modelo 5:** VR= Solitary.**Medidas de ajuste del modelo.**

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
15	139,74	143,28	-64,87	3,17

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos.

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
LU	3	11	11,75	0,0009

Efectos fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	3,96	0,38	10,48	<0,0001
LUES	-0,02	0,57	-0,03	0,9769
LUEU	-3,25	0,63	-5,16	<0,0001
LUMU	0,10	0,53	0,19	0,8520

Comparacion entre LUs (LSD Fisher (Alfa=0,05)):

LU	PredLin	E.E.	Media	E.E.	
MU	4,06	0,37	57,75	21,64	A
AG	3,96	0,38	52,30	19,75	A
ES	3,94	0,43	51,43	22,28	A
EU	0,71	0,51	2,03	1,03	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

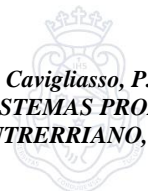
FOR**Modelo 1:** VR= Generalist.**Medidas de ajuste del modelo.**

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
15	145,84	149,38	-67,92	4,59

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos.

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
LU	3	11	20,15	0,0001

**Efectos fijos.**

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	4,63	0,31	15,15	<0,0001
LUES	-0,82	0,47	-1,74	0,0817
LUEU	-3,80	0,54	-7,01	<0,0001
LUMU	0,13	0,43	0,30	0,7648

Comparacion entre LUs (LSD Fisher (Alfa=0,05)):

LU	PredLin	E.E.	Media	E.E.	
MU	4,76	0,30	117,06	35,58	A
AG	4,63	0,31	102,89	31,47	A
ES	3,81	0,36	45,37	16,22	A
EU	0,83	0,45	2,30	1,03	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Modelo 2: VR= Especialist.**Medidas de ajuste del modelo.**

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
15	120,16	123,70	-55,08	3,43

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos.

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
LU	3	11	5,00	0,0199

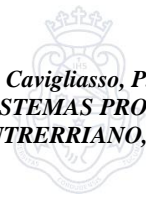
Efectos fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	3,31	0,57	5,84	<0,0001
LUES	-0,41	0,87	-0,47	0,6395
LUEU	-3,54	0,95	-3,73	0,0002
LUMU	-0,93	0,80	-1,16	0,2465

Comparacion entre LUs (LSD Fisher (Alfa=0,05)):

LU	PredLin	E.E.	Media	E.E.	
AG	3,31	0,57	27,29	15,44	A
ES	2,90	0,66	18,19	11,98	A
MU	2,37	0,57	10,74	6,15	A
EU	-0,23	0,77	0,79	0,61	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)



TOL

Modelo 1: VR= Short.

Medidas de ajuste del modelo.

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
15	145,65	149,19	-67,82	2,99

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos.

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
LU	3	11	7,46	0,0053

Efectos fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	4,21	0,47	8,89	<0,0001
LUES	-0,67	0,72	-0,92	0,3575
LUEU	-3,30	0,75	-4,42	<0,0001
LUMU	-0,36	0,67	-0,53	0,5960

Comparacion entre LUs (*LSD Fisher (Alfa=0,05)*):

LU	PredLin	E.E.	Media	E.E.	
AG	4,21	0,47	67,65	32,06	A
MU	3,86	0,47	47,42	22,48	A
ES	3,55	0,55	34,75	19,02	A
EU	0,91	0,58	2,49	1,44	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Modelo 2: VR= Long.

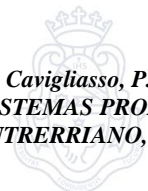
Medidas de ajuste del modelo.

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
15	131,36	134,90	-60,68	5,11

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos.

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
LU	3	11	17,11	0,0002

**Efectos fijos.**

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	4,11	0,29	14,34	<0,0001
LUES	-0,22	0,44	-0,51	0,6101
LUEU	-4,04	0,61	-6,63	<0,0001
LUMU	0,13	0,40	0,32	0,7502

Comparacion entre LUs (LSD Fisher (Alfa=0,05)):

LU	PredLin	E.E.	Media	E.E.	
MU	4,24	0,28	69,44	19,72	A
AG	4,11	0,29	61,06	17,51	A
ES	3,89	0,33	48,82	16,22	A
EU	0,07	0,54	1,07	0,58	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

SIZE

Modelo 1: VR= Big.

Medidas de ajuste del modelo.

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
15	107,67	111,21	-48,84	8,52

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos.

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
LU	3	11	9,02	0,0027

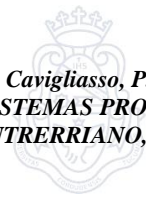
Efectos fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	2,77	0,32	8,63	<0,0001
LUES	-0,33	0,50	-0,66	0,5074
LUEU	-2,81	0,66	-4,25	<0,0001
LUMU	0,59	0,45	1,31	0,1887

Comparacion entre LUs (LSD Fisher (Alfa=0,05)):

LU	PredLin	E.E.	Media	E.E.	
MU	3,36	0,31	28,75	8,89	A
AG	2,77	0,32	16,01	5,14	A
ES	2,44	0,39	11,46	4,48	A
EU	-0,03	0,58	0,97	0,56	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

**Modelo 2:** VR= Medium.**Medidas de ajuste del modelo.**

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Deviance</u>
15	128,59	132,13	-59,30	5,37

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos.

<u>Source</u>	<u>numDF</u>	<u>denDF</u>	<u>F-value</u>	<u>p-value</u>
LU	3	11	14,62	0,0004

Efectos fijos.

	<u>Estimate</u>	<u>Std. Error</u>	<u>z value</u>	<u>Pr(> z)</u>
(Intercept)	4,15	0,31	13,34	<0,0001
LUES	-0,71	0,48	-1,47	0,1417
LUEU	-3,93	0,61	-6,44	<0,0001
LUMU	-0,38	0,44	-0,87	0,3832

Comparacion entre LUs (LSD Fisher (Alfa=0,05)):

<u>LU</u>	<u>PredLin</u>	<u>E.E.</u>	<u>Media</u>	<u>E.E.</u>	
AG	4,15	0,31	63,75	19,85	A
MU	3,77	0,31	43,40	13,55	A
ES	3,45	0,37	31,45	11,53	A
EU	0,23	0,53	1,25	0,66	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

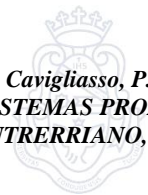
Modelo 3: VR= Little.**Medidas de ajuste del modelo.**

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Deviance</u>
15	140,56	144,10	-65,28	2,90

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos.

<u>Source</u>	<u>numDF</u>	<u>denDF</u>	<u>F-value</u>	<u>p-value</u>
LU	3	11	8,37	0,0035



Efectos fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	3,93	0,46	8,58	<0,0001
LUES	-0,25	0,70	-0,36	0,7220
LUEU	-3,32	0,74	-4,50	<0,0001
LUMU	-0,12	0,65	-0,19	0,8528

Comparacion entre LUs (*LSD Fisher (Alfa=0,05)*):

LU	PredLin	E.E.	Media	E.E.	
AG	3,93	0,46	50,70	23,20	A
MU	3,81	0,46	44,98	20,47	A
ES	3,68	0,52	39,58	20,75	A
EU	0,61	0,58	1,84	1,07	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

- **CAPITULO 2.**

Estadístico S2.1. Modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) para la formación y calidad de fruta con respecto a los diferentes tratamientos de polinización realizados en *Vaccinium corymbosum*.

Se presentan los modelos estimados para los indicadores de formación y calidad de la fruta de *V. corymbosum* seleccionados (Fruit set (frutos formados/flores iniciales), Semillas/fruto, Peso/fruto y Calibre/fruto) en función de los diferentes tratamientos de polinización.

Se incluye la “comparacion entre tratamientos a través de *LSD Fisher (Alfa=0,05)*”, presentando en la tabla la media ajustada de la variable respuesta y errores estándares para las diferentes Variables categóricas (Sistemas). En la tabla se incluye “*PredLin*”, que corresponde a los valores predichos para los tratamientos en la escala de la función de enlace. La columna “*E.E.*” a la derecha de la primera contiene sus errores estándares. Las pruebas que se presentan a través del código de letras a la derecha de la tabla se realizan sobre *PredLin*, sin embargo, la escala de la función de enlace suele no ser útil a los fines de la interpretación. Por ello, se incluyen las columnas “*Media* y *E.E.*” que están en la escala original.



Variables Respuestas: Fruit set(frutos formados/flores iniciales), Semillas/fruto, Peso/fruto y Calibre/fruto.

Factores fijos: Tratamientos de polinización (EN-Entomofilia, AU-Autogamia, EX-Exogamia, PA-Partenocarpia).

Variables aleatorias: Planta (EN: n=78; AU, EX, PA: n=25); Rama (3 por Planta).

Función: $VR \sim \text{Tratamiento} + (1/\text{Planta/Rama})$.

Distribucion del error: Binomial negativa/Gaussian.

Modelo 1: VR: Frutos formados/Flores iniciales.

Distribucion del error: Binomial negativa (114918.6) (log)

Medidas de ajuste del modelo.

N AIC BIC logLik Deviance

446 651,41 680,11 -318,71 41,70

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos.

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
Tratamiento	3	442	17,14	<0,0001

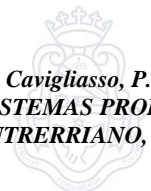
Efectos fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-0,53	0,14	-3,71	0,0002
TratamientoAutogamia	-0,86	0,26	-3,34	0,0008
TratamientoEntomofilia	0,21	0,16	1,31	0,1901
TratamientoPartenocarpia	-1,74	0,34	-5,07	<0,0001

Comparacion entre tratamientos (LSD Fisher (Alfa=0,05)):

Tratamiento	PredLin	E.E.	Media	E.E.	
Entomofilia	-0,31	0,08	0,73	0,06	A
Exogamia	-0,53	0,14	0,59	0,08	A
Autogamia	-1,38	0,22	0,25	0,06	B
Partenocarpia	-2,26	0,32	0,10	0,03	C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

**Modelo 2: VR: Peso/fruto.****Distribucion del error:** Gaussian (identity)**Medidas de ajuste del modelo.**

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
3775	7569,46	7606,88	-3778,73	7557,46

*AIC y BIC menores implica mejor***Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III) (Satterthwaite).**

	Sum Sq	Mean Sq	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)
Tratamiento	182,32	60,77	3		142,20	<0,0001

Efectos fijos.

	Estimate	Std. Error	df	t value	Pr(> t)
(Intercept)	1,36	0,05		27,78	<0,0001
TratamientoAU	-0,66	0,06		-10,43	<0,0001
TratamientoEN	0,57	0,05		12,32	<0,0001
TratamientoPA	-0,48	0,14		-3,58	0,0004

Comparacion entre tratamientos (LSD Fisher (Alfa=0,05)):

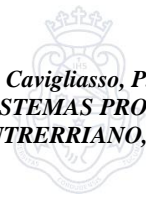
Tratamiento	PredLin	E.E.	Media	E.E.	
EN	1,94	0,05	1,94	0,05	A
EX	1,36	0,05	1,36	0,05	B
PA	0,88	0,14	0,88	0,14	C
AU	0,70	0,07	0,70	0,07	C

*Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p > 0,05)***Modelo 2: VR: Calibre/fruto.****Distribucion del error:** Gaussian (identity)**Medidas de ajuste del modelo.**

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
3775	16073,86	16111,27	-8030,93	16061,86

*AIC y BIC menores implica mejor***Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III) (Satterthwaite).**

	Sum Sq	Mean Sq	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)
Tratamiento	2416,64	805,55	3		198,30	<0,0001

**Efectos fijos.**

	Estimate	Std. Error	df t value	Pr(> t)
(Intercept)	13,42	0,19	70,15	<0,0001
TratamientoAU	-2,56	0,20	-13,00	<0,0001
TratamientoEN	2,10	0,15	14,04	<0,0001
TratamientoPA	-1,79	0,42	-4,27	<0,0001

Comparacion entre tratamientos (LSD Fisher (Alfa=0,05)):

Tratamiento	PredLin	E.E.	Media	E.E.	
EN	15,52	0,21	15,52	0,21	A
EX	13,42	0,19	13,42	0,19	B
PA	11,63	0,44	11,63	0,44	C
AU	10,86	0,24	10,86	0,24	C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Modelo 2: VR: Semillas/fruto.

Distribucion del error: Binomial Negativa (2.2979) (log)

Medidas de ajuste del modelo.

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
2216	13540,91	13575,13	-6764,46	2388,32

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos.

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
Tratamiento	3	2212	158,21	<0,0001

Efectos fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	1,63	0,08	20,43	<0,0001
TratamientoAU	-1,17	0,10	-12,04	<0,0001
TratamientoEN	0,83	0,06	13,33	<0,0001
TratamientoPA	-1,49	0,23	-6,34	<0,0001

Comparacion entre tratamientos (LSD Fisher (Alfa=0,05)):

Tratamiento	PredLin	E.E.	Media	E.E.	
EN	2,46	0,09	11,71	1,03	A
EX	1,63	0,08	5,09	0,41	B
AU	0,46	0,11	1,58	0,18	C



PA 0,14 0,24 1,15 0,28 C

Estadístico S2.2. Modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) para la formación y calidad de fruta con respecto a los diferentes tratamientos de eficiencia de polinización realizados con polinizadores manejados en *Vaccinium corymbosum*.

Se presentan los modelos estimados para los indicadores de formación y calidad de la fruta de *V. corymbosum* seleccionados (Frutos formados/flores iniciales, Semillas/fruto, Peso/fruto, Firmeza/fruta, Calidad interna (%SS, IM, % Acidez, Peso seco promedio) y Frecuencia de visitas) en función de los diferentes tratamientos de eficiencia por polinizadores comerciales.

Se incluye la “comparación entre tratamientos a través de *LSD Fisher (Alfa=0,05)*”, presentando en la tabla la media ajustada de la variable respuesta y errores estándares para las diferentes Variables categóricas (Sistemas). En la tabla se incluye “*PredLin*”, que corresponde a los valores predichos para los tratamientos en la escala de la función de enlace. La columna “*E.E.*” a la derecha de la primera contiene sus errores estándares. Las pruebas que se presentan a través del código de letras a la derecha de la tabla se realizan sobre *PredLin*, sin embargo, la escala de la función de enlace suele no ser útil a los fines de la interpretación. Por ello, se incluyen las columnas “*Media* y *E.E.*” que están en la escala original.

Variables Respuestas: Frutos formados/flores iniciales, Semillas/fruto, Peso/fruto, Firmeza/fruta, Calidad interna (%SS, IM, % Acidez, Peso seco promedio), Frecuencia de visitas (visitas/flores observadas).

Factores fijos: Tratamientos de polinización (PA- Polinización Abierta, AU-Autogamia, AP- Polinización con *Apis mellifera*, BP- Polinización con *Bombus pauloensis*) y Fecha (No en todos los casos).

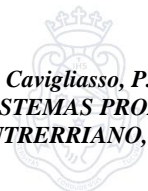
Variables aleatorias: Planta ($n= 5$); Rama (3 por Planta).

Función: $VR \sim \text{Tratamiento} + (\text{Fecha}) + (1|\text{Planta/Rama})$.

Distribución del error: Binomial/Gamma/Binomial negativa.

Modelo 1: VR: Frutos formados/Flores iniciales.

Distribución del error: Binomial (logit)

**Medidas de ajuste del modelo.**

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Deviance</u>
59	402,51	414,97	-195,25	127,62

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos.

<u>Source</u>	<u>numDF</u>	<u>denDF</u>	<u>F-value</u>	<u>p-value</u>
Tratamiento	3	55	151,25	<0,0001

Efectos fijos.

	<u>Estimate</u>	<u>Std. Error</u>	<u>z value</u>	<u>Pr(> z)</u>
(Intercept)	0,89	0,21	4,19	<0,0001
TratamientoAU	-2,68	0,15	-17,48	<0,0001
TratamientoAP	0,52	0,13	4,16	<0,0001
TratamientoPA	0,20	0,12	1,61	0,1073

Comparacion entre tratamientos (LSD Fisher (Alfa=0,05)):

<u>Tratamiento</u>	<u>PredLin</u>	<u>E.E.</u>	<u>Media</u>	<u>E.E.</u>	
AP	1,41	0,22	0,80	0,03	A
PA	1,09	0,22	0,75	0,04	B
BP	0,89	0,21	0,71	0,04	B
AU	-1,79	0,23	0,14	0,03	C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Modelo 2: VR: % Solidos Solubles (SS).

Distribucion del error: Gamma (log)

Medidas de ajuste del modelo.

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Deviance</u>
59	102,34	116,88	-44,17	0,05

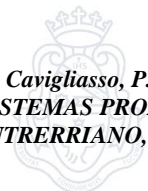
AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos.

<u>Source</u>	<u>numDF</u>	<u>denDF</u>	<u>F-value</u>	<u>p-value</u>
Tratamiento	3	55	18,61	<0,0001

Efectos fijos.

	<u>Estimate</u>	<u>Std. Error</u>	<u>t value</u>	<u>Pr(> z)</u>
(Intercept)	2,57	0,03	98,97	<0,0001
TratamientoAU	0,06	0,04	1,64	0,1012



SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL ESPINAL ENTRERRIANO, ARGENTINA

TratamientoAP	-0,02	0,01	-2,40	0,0166
TratamientoPA	-0,07	0,01	-6,80	<0,0001

Comparacion entre tratamientos (LSD Fisher (Alfa=0,05)):

Tratamiento	PredLin	E.E.	Media	E.E.	
AU	2,63	0,03	13,81	0,35	A
BP	2,57	0,03	13,01	0,34	A
AP	2,54	0,03	12,69	0,33	B
PA	2,49	0,03	12,07	0,31	C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p > 0,05)

Modelo 3: VR: % Acidez.

Distribucion del error: Gamma (log)

Medidas de ajuste del modelo.

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
59	-30,32	-15,78	22,16	1,89

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos.

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
Tratamiento	3	55	0,49	0,6885

Efectos fijos.

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> z)
(Intercept)	-0,35	0,11	-3,27	0,0011
TratamientoAU	-0,13	0,15	-0,86	0,3882
TratamientoAP	0,04	0,07	0,59	0,5532
TratamientoPA	0,03	0,07	0,37	0,7150

Comparacion entre tratamientos (LSD Fisher (Alfa=0,05)):

Tratamiento	PredLin	E.E.	Media	E.E.	
AP	-0,32	0,11	0,73	0,08	A
PA	-0,33	0,10	0,72	0,07	A
BP	-0,35	0,11	0,70	0,08	A
AU	-0,48	0,11	0,62	0,07	A

Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p > 0,05)



Modelo 4: VR: Índice de Madurez (IM).

Distribucion del error: Gamma (log)

Medidas de ajuste del modelo.

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Deviance</u>
59	356,13	370,68	-171,07	2,06

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos.

<u>Source</u>	<u>numDF</u>	<u>denDF</u>	<u>F-value</u>	<u>p-value</u>
Tratamiento	3	55	1,42	0,2464

Efectos fijos.

	<u>Estimate</u>	<u>Std. Error</u>	<u>t value</u>	<u>Pr(> z)</u>
(Intercept)	2,94	0,12	25,28	<0,0001
TratamientoAU	0,15	0,17	0,91	0,3627
TratamientoAP	-0,07	0,07	-1,04	0,2994
TratamientoPA	-0,11	0,07	-1,49	0,1371

Comparacion entre tratamientos (LSD Fisher (Alfa=0,05)):

<u>Tratamiento</u>	<u>PredLin</u>	<u>E.E.</u>	<u>Media</u>	<u>E.E.</u>	
AU	3,10	0,12	22,09	2,65	A
BP	2,94	0,12	18,97	2,21	A
AP	2,87	0,12	17,66	2,05	A
PA	2,84	0,11	17,03	1,91	A

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Modelo 5: VR: Peso seco promedio (g).

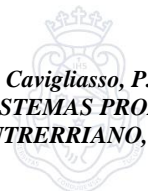
Distribucion del error: Gamma (log)

Medidas de ajuste del modelo.

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Deviance</u>
59	201,32	215,87	-93,66	0,32

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos.



Source	numDF	denDF	F-value	p-value
Tratamiento	3	55	3,49	0,0216

Efectos fijos.

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> z)
(Intercept)	2,63	0,03	92,26	<0,0001
TratamientoAU	0,04	0,04	1,00	0,3159
TratamientoAP	0,03	0,03	0,94	0,3485
TratamientoPA	-0,05	0,03	-1,91	0,0560

Comparacion entre tratamientos (LSD Fisher (Alfa=0,05)):

Tratamiento	PredLin	E.E.	Media	E.E.	
AU	2,67	0,03	14,46	0,42	A
AP	2,66	0,03	14,24	0,41	A
BP	2,63	0,03	13,88	0,40	A B
PA	2,58	0,03	13,16	0,35	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Modelo 6: VR: Peso (g)/fruto.

Función: VR ~ Tratamiento + Fecha + (1|Planta)

Distribucion del error: Binomial Negativa (1139783) (log)

Medidas de ajuste del modelo.

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
885	2574,80	2617,87	-1278,40	84,03

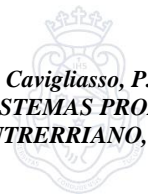
AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos.

Source	numDF	denDF	F-value	p-value
Tratamiento	3	878	21,01	<0,0001
Fecha	4	878	17,01	<0,0001

Efectos fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	1,18	0,06	21,11	<0,0001
TratamientoAU	-0,64	0,09	-7,00	<0,0001
TratamientoAP	0,04	0,06	0,79	0,4321
TratamientoPA	0,04	0,06	0,74	0,4607
Fecha2017-10-09	-0,19	0,06	-3,41	0,0006
Fecha2017-10-27	0,35	0,10	3,69	0,0002



Fecha 2017-11-01 -0,46 0,06 -7,30 <0,0001

Comparacion entre tratamientos (LSD Fisher (Alfa=0,05)):

Tratamiento	PredLin	E.E.	Media	E.E.	
AP	1,16	0,05	3,19	0,16	A
PA	1,16	0,05	3,19	0,14	A
BP	1,12	0,05	3,06	0,15	A
AU	0,48	0,06	1,62	0,10	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Modelo 7: VR: Semillas/fruto.

Función: VR ~ Tratamiento + Fecha + (1|Planta)

Distribucion del error: Binomial Negativa (3.4432) (log)

Medidas de ajuste del modelo.

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
885	4756,45	4799,52	-2369,22	1030,43

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos.

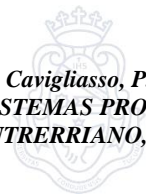
Source	numDF	denDF	F-value	p-value
Tratamiento	3	878	157,83	<0,0001
Fecha	4	878	97,58	<0,0001

Efectos fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	2,51	0,08	29,83	<0,0001
TratamientoAU	-2,37	0,12	-19,13	<0,0001
TratamientoAP	-0,07	0,06	-1,06	0,2907
TratamientoPA	0,25	0,06	3,92	0,0001
Fecha2017-10-09	-0,41	0,07	-6,05	<0,0001
Fecha2017-10-27	1,35	0,13	10,70	<0,0001
Fecha2017-11-01	-1,16	0,07	-15,89	<0,0001

Comparacion entre tratamientos (LSD Fisher (Alfa=0,05)):

Tratamiento	PredLin	E.E.	Media	E.E.	
PA	2,71	0,07	15,00	1,08	A
BP	2,46	0,08	11,73	0,89	B



AP	2,40	0,08	10,97	0,84	B
AU	0,09	0,10	1,09	0,11	C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Modelo 8: VR: Fuerza de compresión (g).

Función: VR ~ Tratamiento + Fecha + (1|Planta)

Distribucion del error: Binomial Negativa (22.3352) (log)

Medidas de ajuste del modelo.

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Deviance</u>
874	9538,79	9581,75	-4760,40	1021,23

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos.

<u>Source</u>	<u>numDF</u>	<u>denDF</u>	<u>F-value</u>	<u>p-value</u>
Tratamiento	3	867	55,45	<0,0001
Fecha	4	867	52,80	<0,0001

Efectos fijos.

	<u>Estimate</u>	<u>Std. Error</u>	<u>z value</u>	<u>Pr(> z)</u>
(Intercept)	5,68	0,02	237,18	<0,0001
TratamientoAU	-0,38	0,03	-11,61	<0,0001
TratamientoAP	0,02	0,02	0,92	0,3578
TratamientoPA	-0,02	0,02	-0,89	0,3751
Fecha2017-10-09	-0,08	0,02	-3,26	0,0011
Fecha2017-10-27	-0,03	0,03	-1,11	0,2670
Fecha2017-11-01	-0,31	0,02	-12,71	<0,0001

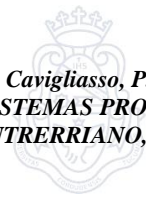
Comparacion entre tratamientos (LSD Fisher (Alfa=0,05)):

<u>Tratamiento</u>	<u>PredLin</u>	<u>E.E.</u>	<u>Media</u>	<u>E.E.</u>	
AP	5,61	0,02	273,34	5,21	A
BP	5,59	0,02	268,13	5,11	A
PA	5,57	0,02	263,07	4,47	A
AU	5,21	0,02	183,38	3,73	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Modelo 9: VR: Frecuencia de visita (Visitas/flores observadas).

Función: VR ~ Tratamiento + Fecha + (1|Planta)



Distribucion del error: Binomial (logit)

Medidas de ajuste del modelo.

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
153	435,76	475,16	-204,88	241,09

AIC y BIC menores implica mejor

Pruebas de hipótesis marginales (Wald) para los efectos fijos

<u>Source</u>	<u>numDF</u>	<u>denDF</u>	<u>F-value</u>	<u>p-value</u>
Tratamiento	2	141	15,78	<0,0001
Fecha	9	141	10,37	<0,0001

Efectos fijos

	<u>Estimate</u>	<u>Std. Error</u>	<u>z value</u>	<u>Pr(> z)</u>
(Intercept)	-3,67	0,36	-10,34	<0,0001
A. mellifera	1,44	0,26	5,57	<0,0001
Pol. abierta	0,98	0,27	3,66	0,0003
Fecha2017-07-27	0,88	0,30	2,95	0,0032
Fecha2017-08-03	-1,99	0,63	-3,16	0,0016
Fecha2017-08-04	-1,50	0,51	-2,91	0,0036
Fecha2017-08-07	-1,83	0,56	-3,26	0,0011
Fecha2017-08-10	-0,12	0,35	-0,34	0,7342
Fecha2017-08-16	-0,07	0,35	-0,19	0,8488
Fecha2017-08-18	0,55	0,31	1,76	0,0778
Fecha2017-08-22	-1,47	0,51	-2,87	0,0041
Fecha2017-08-30	-1,71	0,56	-3,06	0,0022

Comparacion entre tratamientos (*LSD Fisher* ($\text{Alfa}=0,05$)):

<u>Tratamiento</u>	<u>PredLin</u>	<u>E.E.</u>	<u>Media</u>	<u>E.E.</u>	
A. mellifera	-2,95	0,22	0,05	0,01	A
Pol. abierta	-3,42	0,23	0,03	0,01	B
B. atratus	-4,40	0,29	0,01	3,5E-03	C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)



• **CAPITULO 3.**

Estadístico S3.1. Modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) de la frecuencia de visita observada por unidad floral (en general y para especies particulares) con respecto a la heterogeneidad configuracional del paisaje.

Se presentan los modelos estimados para la frecuencia de interacción planta - polinizador (en general y para especies particulares) en función de los indicadores seleccionados para ponderar la heterogeneidad configuracional del paisaje (Índice de Recursos Florales y Diversidad de LUCs). No se presentan los modelos que no mostraron efectos relevantes.

Especificación de modelos.

***Variables Respuestas (VR):** Número de visitas, $\text{offset} = \log(\text{flores observadas})$; *Apis mellifera* y *Bombus pauloensis*.*

***Factores fijos (Ff):** IRF (Índice de Recursos Florales por sitio); LU (Diversidad de LUCs).*

***Variables aleatorias:** Lote (Unidad muestral: 13 Sitios); Momento (5 semanas).*

***Función:** $VR \sim Ff + (1/Lote/Momento)$; solo para *B. pauloensis*: $VR \sim IRF + LUC + Momento + (1/Lote)$*

***Distribución del error:** Poisson*

MODELOS. VR: Frecuencia de visitas *Apis mellifera*

Modelo nulo.

`glm(VR ~ 1, family = Poisson, data = OBJ2)`

Coefficientes.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	3.28341	0.03101	105.9	<2e-16 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1



(Dispersion parameter for Poisson family taken to be 1)

Null deviance: 385.66 on 38 degrees of freedom

Residual deviance: 385.66 on 38 degrees of freedom

AIC: 575.05

Modelo 1: Índice de Recursos Florales.

Distribucion del error: Poisson (log)

Medidas de ajuste del modelo.

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Deviance</u>
39	321.2	327.9	-156.6	313.2

Efectos fijos.

	<u>Estimate</u>	<u>Std. Error</u>	<u>z value</u>	<u>Pr(> z)</u>
(Intercept)	-3.4347	0.6926	-4.959	7.08e-07 ***
IRF	0.2074	0.1154	1.797	0.0723 .

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Correlacion de los efectos fijos.

<u>(Intr)</u>
<u>I(IRF/10)</u> -0.991

MODELOS. VR: Número de visitas *Bombus pauloensis*.

Modelo nulo.

glm(VR ~ 1, family = Poisson, data = OBJ2)

Coefficientes.

	<u>Estimate</u>	<u>Std. Error</u>	<u>z value</u>	<u>Pr(> z)</u>
(Intercept)	0.7185	0.1118	6.426	1.31e-10 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for Poisson family taken to be 1)

Null deviance: 120.31 on 38 degrees of freedom

Residual deviance: 120.31 on 38 degrees of freedom

AIC: 189.73

Modelo 1: Índice de Recursos Florales + N° de LUCs



Distribucion del error: Poisson (log)

Medidas de ajuste del modelo.

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
39	134.4	144.4	-61.2	122.4

Efectos fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-1.7477	1.9960	-0.876	0.38125
IRF	-1.0706	0.4093	-2.616	0.00891 **
LU	0.2345	0.1107	2.119	0.03407 *
MOMENTOPico	-0.1318	0.3305	-0.399	0.68998
MOMENTOPrincipio	0.4816	0.2515	1.915	0.0555 .

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Correlacion de los efectos fijos.

	(Intr)	IRF	LU	MOMENTOPc
IRF	-0.811			
LU	-0.060	-0.519		
MOMENTOPico	-0.037	-0.011	-0.006	
MOMENTOPrnc	-0.047	-0.022	0.001	0.448

Modelo 2. GAMM (IRF + LU + MOMENTO)

Función: gam(VR ~ IRF + LU + MOMENTO, data=OBJ2, family = binomial (logit), method = "REML")

Coefficientes de los parametros.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-2.63794	0.81842	-3.223	0.00127 **
IRF	-0.77085	0.17562	-4.389	1.14e-05 ***
LU	0.18480	0.04678	3.951	7.79e-05 ***
MOMENTOPico	-0.06530	0.32972	-0.198	0.84301
MOMENTOPrincipio	0.53013	0.25170	2.106	0.03518 *

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

R-sq.(adj) = 0.268 Deviance explained = 32.8%

-REML = 70.789 Scale est. = 1 n = 39



Estadístico S3.2. Modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) de la frecuencia de visita observada por unidad floral (en general y para especies particulares) con respecto a la heterogeneidad compositiva del paisaje.

Se presentan los modelos estimados para la frecuencia de interacción planta - polinizador (en general y para especies particulares) en función de los porcentaje de cobertura vegetal representativos de la región (FO- plantaciones forestales, SN- áreas semi-naturales, AR- cultivo de arandano, OF- Otros frutales). No se presentan los modelos que no mostraron efectos relevantes.

Especificación de modelos.

Variables Respuestas (VR): Frecuencia de visita (Numero de visitas, offset = log(flores observadas)): *Apis mellifera*, *Syrphus ribesii* y *Bombus pauloensis*.

Factores fijos (Ff): FO- plantaciones forestales, SN- áreas semi-naturales, AR- cultivo de arandano, OF- Otros frutales.

Variables aleatorias: Lote (Unidad muestral: 13 Sitios); Momento (5 semanas).

Función: *Apis mellifera* y *Syrphus ribesii* (VR ~ Ff + (1/Lote)); *B. pauloensis* (VR ~ Ff + Momento + (1/Lote))

Distribución del error: Poisson

MODELOS. VR: Frecuencia de *Apis mellifera*.

Modelo nulo.

glm(VR ~ 1, family = Poisson, data = OBJ2)

Coefficientes.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-2.07462	0.03101	-66.91	<2e-16 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for Poisson family taken to be 1)

Null deviance: 289.46 on 38 degrees of freedom



Residual deviance: 289.46 on 38 degrees of freedom
AIC: 478.86

Modelo 1: % FO

Medidas de ajuste del modelo.

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Deviance</u>
39	404.5	409.5	-199.2	398.5

Efectos fijos.

	<u>Estimate</u>	<u>Std. Error</u>	<u>z value</u>	<u>Pr(> z)</u>
(Intercept)	-1.754238	0.177702	-9.872	<2e-16 ***
FO	-0.010423	0.004754	-2.192	0.0284 *

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Correlacion de efectos fijos.

	<u>(Intr)</u>
FO	-0.896

Modelo 2: % SN

Medidas de ajuste del modelo.

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Deviance</u>
39	403.3	408.2	-198.6	397.3

Efectos fijos.

	<u>Estimate</u>	<u>Std. Error</u>	<u>z value</u>	<u>Pr(> z)</u>
(Intercept)	-2.732727	0.253945	-10.76	< 2e-16 ***
SN	0.014756	0.005676	2.60	0.00933 **

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Correlacion de efectos fijos.

	<u>(Intr)</u>
SN	-0.956

Modelo 3: % OF

Medidas de ajuste del modelo.

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Deviance</u>
39	403.2	408.2	-198.6	397.2



Efectos fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-2.446001	0.150565	-16.245	< 2e-16 ***
OF	0.011347	0.004316	2.629	0.00857 **

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Correlacion de efectos fijos.

	(Intr)
OF	-0.870

MODELOS. VR: Frecuencia de *Syrphus ribesii*.

Modelo nulo.

glm(VR ~ 1, family = Poisson, data = OBJ2)

Coefficientes.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-4.30310	0.09449	-45.54	<2e-16 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
(Dispersion parameter for Poisson family taken to be 1)

Null deviance: 95.387 on 38 degrees of freedom
Residual deviance: 95.387 on 38 degrees of freedom
AIC: 164.47

Modelo 1: % AR

Medidas de ajuste del modelo.

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
39	197.5	202.5	-95.7	191.5

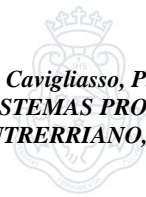
Efectos fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-4.73187	0.23283	-20.324	<2e-16 ***
AR	0.03232	0.01532	2.109	0.0349 *

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Correlacion de efectos fijos.

	(Intr)
SN	-0.914



MODELOS. VR: Frecuencia de *Bombus pauloensis*.

Modelo nulo.

glm(VR ~ 1, family = Poisson, data = OBJ2)

Coeficientes.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-4.6396	0.1118	-41.5	<2e-16 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
(Dispersion parameter for Poisson family taken to be 1)

Null deviance: 94.52 on 38 degrees of freedom

Residual deviance: 94.52 on 38 degrees of freedom

AIC: 163.94

Modelo 1: % FO

Medidas de ajuste del modelo.

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Deviance</u>
39	136.3	144.6	-63.1	126.3

Efectos fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-6.78958	0.84913	-7.996	1.29e-15 ***
FO	0.04142	0.01932	2.143	0.0321 *
MOMENTOPico	-0.12969	0.33054	-0.392	0.6948
MOMENTOPrincipio	0.48001	0.25162	1.908	0.0564 .

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

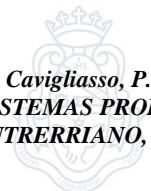
Correlacion de efectos fijos.

	(Intr)	FO	MOMENTOPc
FO	-0.906		
MOMENTOPico	-0.140	0.015	
MOMENTOPrnc	-0.191	0.023	0.448

Modelo 2: % SN

Medidas de ajuste del modelo.

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Deviance</u>
39	134.7	143.0	-62.3	124.7

**Efectos fijos.**

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-2.58442	1.14602	-2.255	0.0241 *
SN	-0.06735	0.02938	-2.292	0.0219 *
MOMENTOPico	-0.13208	0.33049	-0.400	0.6894
MOMENTOPrincipio	0.47939	0.25156	1.906	0.0567 .

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Correlacion de efectos fijos.

	(Intr)	SN	MOMENTOPc
SN	-0.951		
MOMENTOPico	-0.085	-0.010	
MOMENTOPrnc	-0.108	-0.019	0.448

Modelo 3: % OF**Medidas de ajuste del modelo.**

N	AIC	BIC	logLik	Deviance
39	135.8	144.1	-62.9	125.8

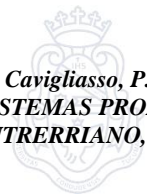
Efectos fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-3.83255	0.73301	-5.229	1.71e-07 ***
OF	-0.05477	0.02694	-2.033	0.0421 *
MOMENTOPico	-0.13622	0.33048	-0.412	0.6802
MOMENTOPrincipio	0.47539	0.25153	1.890	0.0588 .

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Correlacion de efectos fijos.

	(Intr)	OF	MOMENTOPc
OF	-0.863		
MOMENTOPico	-0.140	-0.011	
MOMENTOPrnc	-0.182	-0.019	0.448



Estadístico S3.3. Modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) de la formación de fruta en función a la frecuencia de visita de especies particulares de polinizadores.

Se presentan los modelos estimados para la proporción de frutos formados en función de la frecuencia de interacción planta - polinizador (para especies particulares). No se presentan los modelos que no mostraron efectos relevantes.

Especificación de modelos.

Variables Respuestas (VR): fruit set (frutos formados/flores iniciales).

Factores fijos (Ff): Frecuencia de visita (vistas/flores observadas): Apis mellifera, Bombus pauloensis y Syrphus ribesii.

Variables aleatorias: Lote (Unidad muestral: 13 Sitios); Planta (6 planta/Lote); Momento (5 semanas).

Función: $VR \sim Ff + (1/Lote/Planta)$

Distribución del error: Binomial

Modelo nulo.

Función: glm(VR ~ 1, family = binomial, data = ESPACIAL)

Coeficientes.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-0.31007	0.01318	-23.52	<2e-16 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for binomial family taken to be 1)

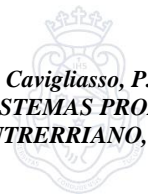
Null deviance: 115.12 on 76 degrees of freedom

Residual deviance: 115.12 on 76 degrees of freedom

AIC: 588.03

Modelo 1: Apis mellifera

Medidas de ajuste del modelo



<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Deviance</u>
77	579.7	589.1	-285.9	571.7

Efectos fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-0.40368	0.03928	-10.28	< 2e-16 ***
FR.APIS	0.48717	0.18883	2.58	0.00988 **

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Correlacion de efectos fijos.

	(Intr)
FR.APIS	-0.912

Modelo 2: *Bombus pauloensis*

Medidas de ajuste del modelo.

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Deviance</u>
77	578.8	588.2	-285.4	570.8

Efectos fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-0.28193	0.01955	-14.42	< 2e-16 ***
FR.BOMBUS	-0.79850	0.29146	-2.74	0.00615 **

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Correlacion de efectos fijos.

	(Intr)
FR.BOMBUS	-0.549

Modelo 3: *Syrpus ribesii*

Medidas de ajuste del modelo.

<u>N</u>	<u>AIC</u>	<u>BIC</u>	<u>logLik</u>	<u>Deviance</u>
77	578.8	588.1	-285.4	570.8

Efectos fijos.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-0.34957	0.02408	-14.514	< 2e-16 ***
FR.SYRPHUS	0.75351	0.28601	2.635	0.00843 **

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Correlacion de efectos fijos.

	(Intr)



Cavigliasso, P.

*SERVICIO ECOSISTÉMICO DE POLINIZACIÓN EN SISTEMAS PRODUCTIVOS CON DIFERENTES USOS DEL SUELO DEL
ESPINAL ENTRERRIANO, ARGENTINA*

FR.SYRPHUS -0.598