

Efecto de la agriculturización y la estructura del paisaje sobre el servicio de polinización en agroecosistemas pampeanos

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires,
Área Ciencias Agropecuarias*

Hugo Javier Marrero
Licenciado en Ciencias Biológicas - Universidad Nacional del Sur - 2005

Facultad de Agronomía de la UBA: Cátedra de Botánica Agrícola



FAUBA

Escuela para Graduados Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Diego Medan

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor Rerum Naturalium (Universität Ulm)

Co-director

Juan Pablo Torretta

Licenciado en Ciencias Biológicas (Universidad de Buenos Aires)

Doctor de la Universidad de Buenos Aires, área Ciencias Biológicas (Universidad de Buenos Aires)

Consejero de Estudios

Enrique José Chaneton

Licenciado en Ciencias Biológicas (Universidad CAECE)

PhD (Imperial College London)

JURADO DE TESIS

Director de tesis

Diego Medan

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor Rerum Naturalium (Universität Ulm)

JURADO

Leonardo Galetto

Licenciado en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de Córdoba)

Doctor en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de Córdoba)

JURADO

Davis Bilenca

Licenciado en Ciencias Biológicas (Universidad de Buenos Aires)

Doctor de la Universidad de Buenos Aires, área Ciencias Biológicas (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

Marcelo Aizen

Licenciado en Ciencias Biológicas (Universidad de Buenos Aires)

PhD (Universidad de Massachusetts)

Fecha de defensa de la tesis: 26 de marzo de 2013

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mis directores Diego Medan y Juan Pablo Torretta por haberme guiado y enseñado a lo largo de todo el transcurso de la tesis.

A la familia Bordeu, propietaria de la Estancia Las Chilcas, y a Eduardo Agrasar y Zulma Rógolo, propietarios de la Estancia Anquilóo, por permitirme realizar mis muestreos en su campo y brindarme todas las comodidades necesarias.

A las personas que trabajan en los campos de muestreo, con las que compartí buenos momentos, Lucas Díaz y Sandra Pavía.

A aquellas personas que me ayudaron con tareas relacionadas con la tesis: Enrique Chaneton, Diego Vázquez, Luciano Patitucci, Pablo Mulieri, Arturo Roig-Alsina, Santiago Poggio, Gabriela Cilla, Victoria Fernández Corujo, Beatriz Galati, Mariano Devoto, Luis Pérez, Patricio Pereyra, Gabriela Zarlavsky, Alicia Basilio, Pablo Baldassini y Karina Hodara.

A mis compañeros de trabajo, y a mis amigos que me ayudan y acompañan siempre.

A la Escuela para Graduados ‘Alberto Soriano’ de la Facultad de Agronomía (UBA).

Por último, quiero agradecer muy especialmente a mi familia porque siempre están cuando los necesito, a mis padres Héctor y Ana María y a mi hermano Diego porque siempre me apoyaron durante todos estos años.

DECLARACIÓN

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo, y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución

ÍNDICE GENERAL

Agradecimientos	iii
Declaración	iv
Índice de cuadros	viii
Índice de figuras	xiii
Abreviaturas	xviii
Resumen	xix
Abstract	xx

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN Y OBJETIVO GENERAL DE LA TESIS

1.1- La crisis global de biodiversidad: ¿cuál es el papel de los agroecosistemas?	1
1.2- Un indicador del impacto de la agriculturización: la polinización biótica.	2
1.3- Elección del contexto y escala de la medición del servicio de polinización del sistema: redes planta-polinizador y papel del paisaje	4
1.4- Objetivo general	7
1.5- Estructura de la tesis	8

CAPÍTULO 2

EFECTO DE LA AGRICULTURIZACIÓN Y DE LA HETEROGENEIDAD DEL PAISAJE SOBRE EL GRADO DE ESPECIALIZACIÓN DE LAS REDES DE INTERACCIONES PLANTA-VISITANTE FLORAL

2.1- Introducción	10
2.2- Material y métodos	15
2.3- Resultados	25
2.4- Discusión	32

CAPÍTULO 3

EFECTO DE LA AGRICULTURIZACIÓN Y DE LA HETEROGENEIDAD DEL PAISAJE SOBRE EL SERVICIO DE TRANSPORTE DE POLEN POR INSECTOS

3.1- Introducción	37
3.2- Material y métodos	42
3.3- Resultados	46
3.4- Discusión	55

CAPÍTULO 4

EFECTO DE LA AGRICULTURIZACIÓN Y DE LA HETEROGENEIDAD DEL PAISAJE SOBRE EL SERVICIO DE POLINIZACIÓN EN AGROECOSISTEMAS PAMPEANOS

4.1- Introducción	59
4.2- Material y métodos	64
4.3- Resultados	69
4.4- Discusión	74

CAPÍTULO 5

EFECTO DE LA ESTRUCTURA DEL PAISAJE SOBRE EL SERVICIO DE
POLINIZACIÓN EN AGROECOSISTEMAS PAMPEANOS

5.1- Introducción	78
5.2- Material y método	81
5.3- Resultados	83
5.4- Discusión	89

CAPÍTULO 6

CONCLUSIONES GENERALES

6.1- Agriculturización y redes de interacciones plantas-visitante floral	93
6.2- Agriculturización y redes de transporte de polen	94
6.3- Agriculturización y servicio de polinización	94
6.4- Agriculturización, estructura del paisaje y polinización	94
BIBLIOGRAFÍA	98
APÉNDICES	117

ÍNDICE DE CUADROS

CAPÍTULO 2

- Cuadro 2.1.** Valores de la tasa de visita de la comunidad (CVR) y del grado de especialización de las redes de interacciones (H_2') obtenidos en los períodos de muestreo 2009-2010 y 2010-2011 en los 11 fragmentos pertenecientes a los tres sitios de estudio (LC, SC y AN) característicos de los pastizales de la región pampeana de Argentina. Los lugares sin valores de H_2' corresponden a redes muy pequeñas en donde no fue posible calcular el índice. 22
- Cuadro 2.2.** Valores del análisis de varianza (y estadísticos asociados) de la riqueza de visitantes florales (datos ln-transformados) encontrados durante tres períodos de muestreo (p período= 2008-2009, 2009-2010 y 2010-2011), en fragmentos agriculturizados y recuperados (tratamiento= A y R) ubicados en tres sitios representativos de la región pampeana (sitio= LC, SC y AN) con diferente heterogeneidad del paisaje (IDS= inferior, media, alta y superior). ANOVA de tres factores fijos (sitio, heterogeneidad del paisaje y período) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitios (sitio>tratamiento). Los valores de *p* en negrita señalan las relaciones que resultaron con diferencias estadísticas significativas. 26
- Cuadro 2.3.** Valores del análisis de varianza (y estadísticos asociados) de la riqueza de plantas (datos ln-transformados) encontradas durante tres períodos de muestreo (período= 2008-2009, 2009-2010 y 2010-2011), en fragmentos agriculturizados y recuperados (tratamiento= A y R) ubicados en tres sitios representativos de la región pampeana (sitio= LC, SC y AN) con diferente heterogeneidad del paisaje (IDS= inferior, media, alta y superior). ANOVA de tres factores fijos (sitio, heterogeneidad del paisaje y período) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitios (sitio>tratamiento). Los valores de *p* en negrita señalan las relaciones que resultaron con diferencias estadísticas significativas. 27
- Cuadro 2.4.** Valores del análisis de varianza (y estadísticos asociados) de la abundancia de unidades de atracción floral (UAF) de especies de plantas nativas (datos ln-transformados) encontradas durante dos períodos de muestreo (período= 2009-2010 y 2010-2011), en fragmentos agriculturizados y recuperados (tratamiento= A y R) ubicados en tres sitios representativos de la región pampeana (sitio= LC, SC y AN) con diferente heterogeneidad del paisaje (IDS= inferior media, alta y superior). ANOVA de tres factores fijos (sitio, heterogeneidad del paisaje y período) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitios (sitio>tratamiento). 28
- Cuadro 2.5.** Valores del análisis de varianza (y estadísticos asociados) de la abundancia de unidades de atracción floral (UAF) totales (datos ln-transformados) encontradas durante dos períodos de muestreo (período= 2009-2010 y 2010-2011), en fragmentos agriculturizados y recuperados (tratamiento= A y R) ubicados en tres sitios representativos de la región pampeana (sitio= LC, SC y AN) con diferente heterogeneidad del paisaje (IDS= inferior media, alta y superior). ANOVA de tres factores fijos (sitio, heterogeneidad del paisaje y 29

período) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitios (sitio>tratamiento). Los valores de p en negrita señalan las relaciones que resultaron con diferencias estadísticas significativas.

Cuadro 2.6. Valores del análisis de varianza (y estadísticos asociados) de la abundancia de unidades de atracción floral (UAF) de especies de plantas exóticas (datos ln-transformados) encontradas durante dos períodos de muestreo (período= 2009-2010 y 2010-2011), en fragmentos agriculturizados y recuperados (tratamiento= A y R) ubicados en tres sitios representativos de la región pampeana (sitio= LC, SC y AN) con diferente heterogeneidad del paisaje (IDS= inferior media, alta y superior). ANOVA de tres factores fijos (sitio, heterogeneidad del paisaje y período) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitios (sitio>tratamiento). Los valores de p en negrita señalan las relaciones que resultaron con diferencias estadísticas significativas. **29**

Cuadro 2.7. Valores del análisis de varianza (y estadísticos asociados) del índice de especialización (H_2') de las redes de interacciones (datos ln-transformados) encontradas durante dos períodos de muestreo (período= 2009-2010 y 2010-2011), en fragmentos agriculturizados y recuperados (tratamiento= A y R) ubicados en tres sitios representativos de la región pampeana (sitio= LC, SC y AN) con diferente heterogeneidad del paisaje (IDS= inferior media, alta y superior). ANOVA de tres factores fijos (sitio, heterogeneidad del paisaje y período) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitios (sitio>tratamiento). Los valores de p en negrita señalan las relaciones que resultaron con diferencias estadísticas significativas. **30**

Cuadro 2.8. Valores del análisis de varianza (y estadísticos asociados) de la tasa de visita de la comunidad (CVR) (datos ln-transformados) encontradas durante dos períodos de muestreo (período= 2009-2010 y 2010-2011), en fragmentos agriculturizados y recuperados (tratamiento= A y R) ubicados en tres sitios representativos de la región pampeana (sitio= LC, SC y AN) con diferente heterogeneidad del paisaje (IDS= inferior media, alta y superior). ANOVA de tres factores fijos (sitio, heterogeneidad del paisaje y período) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitios (sitio>tratamiento). **31**

Cuadro 2.9. Análisis de las regresiones lineales múltiples entre el grado de especialización del sistema (H_2'), por una parte, y la heterogeneidad del paisaje (IDS), la abundancia de UAF de especies de plantas entomófilas nativas (Nat) y la abundancia de UAF de especies de plantas entomófilas exóticas (Exo), por la otra, para sitios de la región pampeana de Argentina. Datos de 2 períodos de muestreo (2009-2010 y 2010-2011). Para las regresiones sólo se consideraron los fragmentos que contuvieron conjuntamente especies exóticas y nativas. El valor de p en negrita muestra la única relación estadísticamente significativa. Los datos fueron ln-transformados. **32**

CAPÍTULO 3

Cuadro 3.1. Valores del análisis de varianza (y estadísticos asociados) del índice de diversidad obtenido de las redes transporte de polen encontradas durante el último período de muestreo (2010-2011), en fragmentos agriculturizados y recuperados (tratamiento= A y R) ubicados en tres sitios **48**

representativos de la región pampeana (sitio= LC, SC y AN) con diferente heterogeneidad del paisaje (IDS= inferior, media, alta y superior). ANOVA de dos factores fijos (sitio, heterogeneidad del paisaje) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitios (sitio>tratamiento). Los valores de p en negrita señalan las relaciones que resultaron con diferencias estadísticas significativas.

Cuadro 3.2. Valores del análisis de varianza (y estadísticos asociados) del índice de equitatividad obtenido de las redes transporte de polen encontradas durante el último período de muestreo (2010-2011), en fragmentos agriculturizados y recuperados (tratamiento= A y R) ubicados en tres sitios representativos de la región pampeana (sitio= LC, SC y AN) con diferente heterogeneidad del paisaje (IDS= inferior, media, alta y superior). ANOVA de dos factores fijos (sitio, heterogeneidad del paisaje) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitios (sitio>tratamiento). **48**

Cuadro 3.3. Valores del análisis de varianza (y estadísticos asociados) del índice de solapamiento de nicho para plantas (datos ln-transformados) obtenido de las redes transporte de polen encontradas durante el último período de muestreo (2010-2011), en fragmentos agriculturizados y recuperados (tratamiento= A y R) ubicados en tres sitios representativos de la región pampeana (sitio= LC, SC y AN) con diferente heterogeneidad del paisaje (IDS= inferior, media, alta y superior). El cálculo se realizó para redes con el total de las plantas y sólo con especies nativas (red= Total y Nativa). ANOVA de tres factores fijos (sitio, heterogeneidad del paisaje y red) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitios (sitio>tratamiento). **49**

Cuadro 3.4. Valores del análisis de varianza (y estadísticos asociados) del índice de solapamiento de nicho para visitantes florales (datos ln-transformados) obtenido de las redes transporte de polen encontradas durante el último período de muestreo (2010-2011), en fragmentos agriculturizados y recuperados (tratamiento= A y R) ubicados en tres sitios representativos de la región pampeana (sitio= LC, SC y AN) con diferente heterogeneidad del paisaje (IDS= inferior, media, alta y superior). El calculo se realizó para redes con el total de las plantas y solo con especies nativas (red= Total y Nativa). ANOVA de tres factores fijos (sitio, heterogeneidad del paisaje y red) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitios (sitio>tratamiento). **50**

Cuadro 3.5. Resultados de análisis jerárquico log-lineal del efecto del sitio (A), del tratamiento (B) y del origen geográfico (C) sobre la proporción de polen transportado por visitantes florales (ver figura 3.4) en pastizales de la región pampeana de Argentina. Los valores de p en negrita muestran los efectos que presentaron valores significativos. El análisis se realizó con los valores totales de polen que se encontraron disponibles para polinización sobre los visitantes florales capturados en el último período de muestreo (2010-2011). **53**

Cuadro 3.6. Valores del análisis de varianza (y estadísticos asociados) del índice *generality* (datos ln-transformados) obtenido de las redes transporte de polen encontradas durante el último período de muestreo (2010-2011), en fragmentos agriculturizados y recuperados (tratamiento= A y R) ubicados en tres sitios representativos de la región pampeana (sitio= LC, SC y AN) con **54**

diferente heterogeneidad del paisaje (IDS= inferior, media, alta y superior). El cálculo se realizó para redes que contuvieron el total de las plantas y las que sólo tuvieron especies nativas (red= Total y Nativa). ANOVA de tres factores fijos (sitio, heterogeneidad del paisaje y red) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitios (sitio>tratamiento).

CAPÍTULO 4

Cuadro 4.1. Valores del análisis de varianza (y estadísticos asociados) de la cantidad de polen heteroespecífico (datos ln-transformados) depositado en los estigmas de flores exóticas y nativas (origen), en fragmentos agriculturizados y recuperados ubicados en tres sitios con diferente heterogeneidad del paisaje, representativos de la región pampeana. ANOVA de tres factores fijos (sitio, heterogeneidad del paisaje y origen exótico o nativo) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitios y de las combinaciones de los factores. Los valores de *p* en negrita muestran las diferencias que resultaron significativas. **70**

Cuadro 4.2. Valor de la regresión lineal múltiple y cuadro de análisis de varianza (y estadísticos asociados). Se utilizaron como variables regresoras (datos ln-transformados) el grado de heterogeneidad del paisaje (IDS), la abundancia de UAF de especies nativas (Abu.nat) y de especies exóticas (Abu.exo), y como variable dependiente los valores medios de polen heteroespecífico (datos ln-transformados) depositado en los estigmas de las flores control (libre) en todos los fragmentos de estudio. Los datos utilizados fueron tomados en el último período de muestreo (2010-2011) en tres sitios representativos de la región del pastizal pampeano en Argentina. **73**

Cuadro 4.3. Valor de la regresión lineal múltiple y cuadro de análisis de varianza (y estadísticos asociados). Se utilizaron como variables regresoras el grado de heterogeneidad del paisaje (IDS) y la tasa de visitas de la comunidad realizadas por visitantes florales nativos (CVRnat), y como variable dependiente los valores medios de polen heteroespecífico (datos ln-transformados) depositado en los estigmas de las flores control (libre) en todos los fragmentos de estudio. Los datos utilizados fueron tomados en el último período de muestreo (2010-2011) en tres sitios representativos de la región del pastizal pampeano en Argentina. **73**

Cuadro 4.4. Valor de la regresión lineal múltiple y cuadro de análisis de varianza (y estadísticos asociados). Se utilizaron como variables regresoras el grado de heterogeneidad del paisaje (IDS) y la tasa de visitas de la comunidad realizadas por visitantes florales exóticos (CVRexótico), y como variable dependiente los valores medios de polen heteroespecífico (datos ln-transformados) depositado en los estigmas de las flores control (libre) en todos los fragmentos de estudio. Los datos utilizados fueron tomados en el último período de muestreo (2010-2011) en tres sitios representativos de la región del pastizal pampeano en Argentina. Los valores de *p* en negrita señalan las relaciones que resultaron con diferencias estadísticas significativas. **74**

CAPÍTULO 5

Cuadro 5.1. Diferencias en tres atributos de la estructura entre áreas de paisaje **84**

de 300 m de diámetro centradas en 11 fragmentos (6 agriculturizados y 5 recuperados) representativos del pastizal pampeano. El valor de p en negrita indica una diferencia estadísticamente significativa.

Cuadro 5.2. Valores de las regresión múltiple y cuadro de análisis de varianza (y estadísticos asociados) en donde se utilizaron como variables regresoras la proporción de área agriculturizada (Área agriculturizada) y la diversidad de parches del paisaje (Diversidad), y como variable dependiente los valores medios de la riqueza de visitantes florales registrados durante los tres períodos de muestreo (2008-2009, 2009-2010 y 2010-2011) en tres sitios representativos de la región del pastizal en Argentina. Además, se adicionaron términos cuadráticos (\wedge^2) para ambas variables regresoras. Los valores de p en negrita señalan las relaciones que resultaron con diferencias estadísticas significativas. **86**

Cuadro 5.3. Valores de la regresión múltiple y cuadro de análisis de varianza (y estadísticos asociados) en donde se utilizaron como variables regresoras la proporción de área agriculturizada (Área agriculturizada) y la diversidad de parches del paisaje (Diversidad), y como variable dependiente los valores medios de la riqueza plantas registrados durante los tres períodos de muestreo (2008-2009, 2009-2010 y 2010-2011), en tres sitios representativos de la región del pastizal en Argentina. Además, se adicionaron términos cuadráticos (\wedge^2) para ambas variables regresoras. Los valores de p en negrita señalan las relaciones que resultaron con diferencias estadísticas significativas. **87**

Cuadro 5.4. Valores de las regresión múltiple y cuadro de análisis de varianza (y estadísticos asociados) en donde se utilizaron como variables regresoras la proporción de área agriculturizada (Área agriculturizada) y la diversidad de parches del paisaje (Diversidad), y como variable dependiente los valores de servicio de polinización calculados con los datos del último período de muestreo (2010-2011), en tres sitios representativos de la región de pastizal en Argentina. Además, se adicionaron términos cuadráticos (\wedge^2) para ambas variables regresoras. Los valores de p en negrita señalan las relaciones que resultaron con diferencias estadísticas significativas. **88**

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

- Figura 1.1.** Efecto de la agriculturización sobre el ambiente natural y el servicio de polinización (modificado de Steffan-Dewenter & Westphal 2008). **3**

CAPÍTULO 2

- Figura 2.1.** Representaciones gráficas de dos redes de interacciones correspondientes a un fragmento de pastizal recuperado y otro agriculturizado, basadas en datos del último período de muestreo (2010-2011) en el sitio SC. El ancho de los vínculos es proporcional a la frecuencia de interacciones entre las especies (visitante floral y planta entomófila) involucradas. En negro se representan las especies de plantas y visitantes florales nativos, y con áreas rayadas las especies exóticas. **11**
- Figura 2.2.** Ubicación de los sitios de muestreo (LC: Las Chilcas, SC: San Claudio, y AN: Anquilóo) dentro de los pastizales del Río de la Plata (área rodeada por la línea gruesa). Las subdivisiones del Pastizal están delimitadas por líneas punteadas e identificadas con letras mayúsculas; las unidades políticas están delimitadas por líneas continuas e identificadas por números. A – Pampa ondulada; B – Pampa interior; C – Pampa austral; D – Pampa deprimida; E – Pampa mesopotámica; F – Campos del norte. 1-7 provincias de la Argentina: 1 Buenos Aires, 2 La Pampa, 3 San Luis, 4 Córdoba, 5 Santa Fe, 6 Entre Ríos, 7 Corrientes. 8 Uruguay y 9 Brasil (estado de Rio Grande do Sul) (modificado de Medan *et al.* 2011). **16**
- Figura 2.3.** Esquema del método usado para determinar los parámetros de heterogeneidad del paisaje. En el centro, el fragmento para el cual se dispone de datos sobre polinización (rojo); el área circular de 300 metros de diámetro incluye ocho parches de diversa forma, asignados a cinco unidades diferentes, representadas con diferentes colores (verde, naranja, azul, celeste y rojo). **24**
- Figura 2.4.** Riqueza de visitantes florales en fragmentos de pastizal sometidos a dos tratamientos (R: recuperado y A: agriculturizado) en tres sitios de muestreo (AN, LC y SC) representativos de dos regímenes de uso predominante (Agricultura y Ganadería) en la región pampeana de Argentina. Datos consolidados de 3 períodos de muestreo (2008-2009, 2009-2010 y 2010-2011). Se muestran valores medios ± 1 error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias ($p < 0.05$). Se realizó un ANOVA de los valores de la riqueza visitantes florales en donde se consideraron los tratamientos anidados en los sitio (sitio>tratamiento). Para el análisis se transformaron los datos (ln-transformados), debido a que no se ajustaron a una distribución normal, pero aquí se graficaron los valores sin modificar para una mejor interpretación. **27**
- Figura 2.5.** Riqueza de plantas en fragmentos de pastizal sometidos a dos tratamientos (R: recuperado y A: agriculturizado) en tres sitios de muestreo (AN, LC y SC) representativos de dos regímenes de uso predominante (Agricultura y Ganadería) en la región pampeana de Argentina. Datos consolidados de 3 períodos de muestreo (2008-2009, 2009-2010 y 2010-2011). Se muestran valores **28**

medios ± 1 error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias ($p < 0.05$). Se realizó un ANOVA de los valores de la riqueza de plantas en donde se consideraron los tratamientos anidados en los sitio (sitio>tratamiento). Para el análisis se transformaron los datos (ln-transformados), debido a que no se ajustaron a una distribución normal, pero aquí se graficaron los valores sin modificar para una mejor interpretación.

Figura 2.6. Número medio + 1 error estándar de unidades de atracción floral (UAF) del total de las plantas entomófilas (Total) y de las fracción de plantas exóticas (Exóticas) en fragmentos recuperados (R) y agriculturizados (A) de la región pampeana de Argentina. Cada tratamiento (por ejemplo, A en AN) reúne los datos de los dos períodos (2009-2010 y 2010-2011) de muestreo. Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias ($p < 0.05$). Para la comparación de las abundancias de UAF de plantas entomófilas (total y de especies exóticas) se realizó un ANOVA considerando los tratamientos (R y A) anidados en los sitios (LC, SC y AN). Los datos fueron ln-transformados, pero en la figura se muestran sin transformar para una mejor interpretación. **30**

Figura 2.7. Valores medios +1 error estándar del grado de especialización (H_2') de las redes de interacciones planta-visitante floral, de fragmentos recuperados (R) y agriculturizados (A) de la región pampeana de Argentina. Cada tratamiento (por ejemplo, A en AN) reúne los datos de 2 períodos de muestreo (2009-2010 y 2010-2011). Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias ($p < 0.05$). Para las comparaciones se realizó un ANOVA considerando los tratamientos (R y A) anidados en los sitios (LC, SC y AN). Los datos fueron ln-transformados, pero en la figura se muestran sin transformar para una mejor interpretación. **31**

CAPÍTULO 3

Figura 3.1. Representaciones gráficas de dos redes de interacciones correspondientes a un fragmento de pastizal recuperado y otro agriculturizado, basadas en datos de transporte de polen del último período de muestreo (2010-2011) en el sitio SC. El ancho de los vínculos es proporcional a la cantidad de polen transportado (perteneciente a una especie o grupo de especies de plantas entomófilas) por una especies de visitantes floral. En negro se representan las especies de plantas y visitantes florales nativos, y con áreas rayadas las especies exóticas. Las dos redes de transporte de polen, pertenecen a los mismos fragmentos que las mostradas en la Figura 2.1. **39**

Figura 3.2. Valores medios +1 error estándar del solapamiento de nicho para plantas en fragmentos agriculturizados y recuperados representativos de tres sitios del pastizal pampeano de Argentina. Los valores de solapamiento de nicho se obtuvieron del análisis de las redes de transporte de polen obtenidas en el último período de muestreo (2010-2011). Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias ($p < 0.05$). Para las comparaciones se realizó un ANOVA considerando los tratamientos (R y A) anidados en los sitios (LC, SC y AN). Los datos fueron ln-transformados, pero en la figura se muestran sin transformar para una mejor interpretación. **49**

Figura 3.3. Valores medios + 1 error estándar del solapamiento de nicho para **50**

plantas, comparando las redes de interacciones que solo incluyeron las especies de plantas nativas (Nativa) y la redes de interacciones completas (Total) de tres sitios del pastizal pampeano de Argentina. Los valores de solapamiento de nicho se obtuvieron del análisis de las redes de transporte de polen obtenidas en el último período de muestreo (2010-2011). Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias ($p < 0.05$). Para la comparaciones se realizó un ANOVA considerando los tratamientos (R y A) anidados en los sitios (LC, SC y AN). Los datos fueron ln-transformados, pero en la figura se muestran sin transformar para una mejor interpretación.

Figura 3.4. Partición proporcional del polen total transportado según sitio de muestreo y tipo de fragmento (a), según sitio de muestreo y origen geográfico de la planta (b), y según tipo de fragmento y origen geográfico de la planta para el conjunto de los tres sitios (c), en pastizales de la región pampeana de Argentina. En a) y b) LC, SC y AN son los sitios de muestreo. **52**

Figura 3.5. Valores medios +1 error estándar del número de visitantes florales transportadores de granos de polen por especie de planta (índice 'generality') comparando las redes de interacciones que solo incluyeron las especies de plantas nativas (Nativa) y la redes de interacciones completas (Total) de tres sitios del pastizal pampeano de Argentina. Los valores *generality* se obtuvieron del análisis de las redes de transporte de polen obtenidas en el último período de muestreo (2010-2011). Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias ($p < 0.05$). Para la comparaciones se realizó un ANOVA considerando los tratamientos (R y A) anidados en los sitios (LC, SC y AN). Los datos fueron ln-transformados, pero en la figura se muestran sin transformar para una mejor interpretación. **54**

CAPÍTULO 4

Figura 4.1. Esquema conceptual de los efectos a escala local de la introducción de plantas exóticas sobre las plantas nativas, mediados por cambios en el comportamiento de los polinizadores. Los efectos positivos se identifican con bordes continuos y los efectos negativos con bordes discontinuos (modificado de Bjercknes *et al.* 2007). **61**

Figura 4.2. A) Recipiente con porciones de plastilina en donde se mantuvieron los estilos con sus estigmas antes de ser procesados para microscopía. B) Estigma de *Sphaeralcea crispera* diafanizado con granos de polen teñidos. **65**

Figura 4.3. Proporción de plantas con granos de polen heteroespecífico encontrados en sus estigmas, en los tres sitios de muestreos representativos del pastizal pampeano. En las columnas se muestran la proporción del total de los estigmas con granos heteroespecíficos (Total) y la proporción que tuvieron más de 5 (>5), 20 (>20) y 100 (>100) granos heteroespecíficos. **68**

Figura 4.4. Valores medios del tamaño del efecto \pm intervalos de confianza al 95% de los efectos de la cantidad de polen coespecífico (A) y heteroespecífico (B) depositado en los estigmas de las flores en fragmentos recuperados (R) y agriculturizados (A) ubicados en tres sitios representativos de la región pampeana de Argentina. *= diferencias significativas entre tratamientos (Q = **70**

4,4322; $p = 0,03527$).

Figura 4.5. Número medio (+1 error estándar) de granos de polen heteroespecífico depositados sobre los estigmas de plantas exóticas en los fragmentos recuperado (R) y agriculturizado (A) pertenecientes a tres sitios (LC, SC y AN) representativos del pastizal pampeano de Argentina. Cada tratamiento (por ejemplo, R) reúne los datos de los estigmas de las plantas de fragmentos agriculturizados o recuperados de un determinado sitio de estudio (LC, SC y AN). Para los valores del factor sitio>tratamiento ver el Cuadro 4.1. Letras diferentes muestran diferencias significativas ($p < 0,05$). Los datos fueron ln-transformados, pero en la figura se muestran sin transformar para una mejor interpretación. 71

Figura 4.6. Número medio (+1 error estándar) de granos de polen heteroespecífico depositado sobre los estigmas de especies de plantas nativas y exóticas de tres sitios representativos del pastizal pampeano de Argentina. Cada columna reúne los datos de los estigmas de las plantas de un origen geográfico (exóticas o nativas) de los tres sitios de estudio. Letras diferentes muestran diferencias significativas ($p < 0,05$). Los datos fueron ln-transformados, pero en la figura se muestran sin transformar para una mejor interpretación. 71

Figura 4.7. Número medio (+1 error estándar) de granos de polen heteroespecífico depositado sobre los estigmas de especies de plantas exóticas (exo, columnas grises) y nativas (nat, columnas blancas) en tres sitios (LC, SC y AN) representativos del pastizal pampeano de Argentina. Cada columna reúne los datos de los estigmas de las plantas de un origen geográfico (exóticas o nativas) y uno de los tres sitios de estudio (LC, SC y AN). Para los valores de la interacción sitio*origen ver el Cuadro 4.1. Letras diferentes muestran diferencias significativas ($p < 0,05$). Los datos fueron ln-transformados, pero en la figura se muestran sin transformar para una mejor interpretación. 72

CAPÍTULO 5

Figura 5.1. Variación de la riqueza de visitantes florales en fragmentos recuperados y agriculturizados del pastizal pampeano, en función de dos atributos de la estructura del paisaje que circunda los fragmentos (proporción de área agriculturizada, cuadrados, y diversidad de parches, círculos). La proporción de área agriculturizada fue la variable que mejor explicó la variación en la riqueza de visitantes florales, y por eso en la gráfica se muestra de manera más conspicua. 85

Figura 5.2. Variación de la riqueza de plantas en fragmentos recuperados y agriculturizados del pastizal pampeano, en función de dos atributos de la estructura del paisaje que circunda los fragmentos (proporción de área agriculturizada, cuadrados, y diversidad de parches, círculos). La diversidad de parches fue la variable que mejor explicó la variación en la riqueza de plantas, y por eso en la gráfica se muestra de manera más conspicua. 86

Figura 5.3. Variación de la calidad del servicio de polinización (ISP) en fragmentos recuperados y agriculturizados del pastizal pampeano, en función de dos atributos de la estructura del paisaje que circunda los fragmentos (proporción 88

de área agriculturizada, cuadrados, y diversidad de parches, círculos). La diversidad de parches fue la variable que mejor explicó la variación en el servicio de polinización, y por eso en la gráfica se muestra de manera más conspicua.

CAPÍTULO 6

Figura 6.1. Esquema conceptual del efecto final de la agriculturización sobre el servicio de polinización, a través de los efectos inmediatos sobre plantas y visitantes florales. En rojo se muestran los efectos negativos, y en verde los positivos. Los recuadros engloban nodos afectados por variables particulares (competencia). Las líneas continuas denotan efectos detectados en esta tesis, y las líneas interrumpidas señalan efectos mencionados en la bibliografía pero que la tesis no puso a prueba. **97**

ABREVIATURAS

A	fragmento agriculturizado
AN	sitio de estudio “Anquilóo”
CVR	tasa de visitas de la comunidad (<i>community visitation rate</i>)
CVR _{exo}	tasa de visitas de visitantes florales exóticos
CVR _{exo*exo}	tasa de visita de visitantes florales exóticos a especies de plantas exóticas
CVR _{exo*nat}	tasa de visita entre visitantes florales y plantas donde un participante es nativo y otro exótico
CVR _{nat}	tasa de visita de visitantes florales nativos
CVR _{nat*nat}	tasa de visita de visitantes florales nativos a especies de plantas nativas
<i>d</i>	tamaño del efecto (Hedge’s <i>d</i>)
H ₂ '	índice de especialización de las redes de interacciones
ISD	índice de diversidad de parches (diversidad de Shannon)
ISP	índice de servicio de polinización
LC	sitio de estudio “Las Chilcas”
N _p	número de especies de plantas entomófilas en flor
P _{dep}	polen depositado sobre el estigma
P _{tra}	polen transportado por los visitantes florales
R	fragmento recuperado
RPP	red planta-polinizador
SC	sitio de estudio “San Claudio”
SP	servicio de polinización
SPS	servicio de polinización del sistema
UAF	unidades de atracción floral
VR _p	tasa de visitas a la especie de planta entomófila p

RESUMEN

Efecto de la agriculturización y la estructura del paisaje sobre el servicio de polinización en agroecosistemas pampeanos

La agriculturización y la estructura del paisaje pueden alterar la calidad del servicio de polinización a nivel de comunidad. Para evaluar esta premisa, se compararon áreas agriculturizadas con áreas recuperadas tras la supresión prolongada de la agricultura, en tres sitios de la región pampeana sujetos a diferentes manejos agronómicos e inmersos en paisajes de diferente nivel de estructura. En cada sitio se relevaron las plantas entomófilas, se capturaron sus visitantes florales, y se cuantificaron diversos aspectos de la interacción entre ambos gremios mutualistas. Para evaluar el servicio de polinización se describieron las redes planta-visitante floral y las redes de transporte de polen, y se cuantificó la deposición de polen sobre los estigmas. Además se evaluó de qué manera estas variables son afectadas por el grado de complejidad del paisaje circundante. Cuando el manejo agronómico predominante fue la agricultura, las redes de interacciones de los fragmentos agriculturizados tuvieron menor riqueza de visitantes florales que las de los recuperados, mientras que bajo ganadería se encontró mayor riqueza de plantas entomófilas en los fragmentos agriculturizados que en los recuperados. Las redes planta-polinizador de los fragmentos recuperados resultaron más especializadas que las de los agriculturizados. En fragmentos recuperados los visitantes florales transportaron mayor cantidad de granos de polen que en los agriculturizados, y el polen de plantas exóticas superó al de las nativas. Sin embargo, no se encontraron diferencias entre tipos de fragmentos en la magnitud del servicio de polinización (deposición de polen coespecífico sobre el estigma), pero en los fragmentos agriculturizados la calidad del servicio (deposición de polen heteroespecífico sobre el estigma) fue menor. Finalmente, se encontró que la estructura del paisaje modula de manera diferencial el servicio de polinización y la riqueza de plantas y visitantes florales.

Palabras clave: servicio de polinización, red planta-visitante floral, redes de transporte de polen, región pampeana, agriculturización, heterogeneidad ambiental, estructura del paisaje

ABSTRACT

Effect of agriculturization and landscape complexity on pollination service in Pampean agroecosystems.

Agriculturization and landscape heterogeneity can alter the quality of pollination service at community level. To test this premise, currently agriculturized landscape fragments were compared with fragments recovered after long-time suppression of agriculture in three sites of the Pampean region differing in agricultural management and immersed in landscapes having different levels of complexity. In each site, entomophilous plants and their floral visitors were recorded and various aspects of their interaction were quantified. To evaluate the pollination service, plant-flower visitor interaction networks and pollen-transport networks were described, and stigmatic pollen loads of selected plant species were measured. Finally, it was assessed how these variables were affected by the degree of landscape complexity. When agriculture was the prevailing land use, interaction networks of agriculturized fragments had less visitor richness, while under cattle raising plant richness was lower in recovered fragments. Networks of recovered fragments were more specialized than those of agriculturized ones. In recovered fragments floral visitors transported greater pollen loads, and pollen of exotic plant species numerically dominated loads in both types of fragments. The magnitude of the pollination service (measured as deposition of conspecific pollen on stigmas) did not differ between types of fragments, while the quality of pollination service (deposition of heterospecific pollen on stigmas) was lower in agriculturized fragments. Landscape complexity modulates pollination service in several ways, as well as richness of plants and flower visitors.

Keywords: Pollination service, plant-flower visitor network, pollen transport network, Pampean region, agriculturization, environmental heterogeneity, landscape complexity

CAPÍTULO 1

Introducción y objetivo general de la tesis

1.1- La crisis global de biodiversidad: ¿cuál es el papel de los agroecosistemas?

La rápida pérdida de biodiversidad que experimenta la Tierra es, junto con el cambio climático y la difusión de nuevas enfermedades, una de las principales preocupaciones que confronta la humanidad (Sala *et al.* 2000, May 2005, Tylianakis *et al.* 2008, Rands *et al.* 2010). La crisis de la biodiversidad ocupa no sólo a los científicos, sino a organizaciones supranacionales y a gobiernos de varios países, y está instalada en la opinión pública mundial (UNEP 2005).

La producción de alimentos, fibras y biocombustibles afecta, con intensidad y extensión crecientes, amplias porciones del planeta. En los agroecosistemas que cubren hoy grandes extensiones de la Tierra el componente natural original está reducido a fragmentos más o menos alterados, inmersos en una matriz de cultivos y áreas pastoreadas (Marshall y Moonen 2002, Oesterheld *et al.* 2005, Ellis *et al.* 2010, y citas allí). Aunque es innegable el efecto negativo de la destrucción de hábitats resultante (McLaughlin y Mineau 1995, Sala *et al.* 2000, Thomas *et al.* 2004, Tschamntke *et al.* 2005), paradójicamente algunos elementos de los agroecosistemas, como borduras de cultivos y bordes de caminos rurales, son en sí reservorios de biodiversidad (Le Cœur *et al.* 2002, Marshall y Moonen 2002, Marshall *et al.* 2003, Olson y Wäckers 2007, Lentini *et al.* 2012, Torretta y Poggio en prensa). Para la región pampeana, un estudio reciente no pudo concluir inequívocamente si la agricultura es o no ambientalmente

sostenible (Viglizzo *et al.* 2003). Sea cual fuere el balance, dada su magnitud global los agroecosistemas constituyen el ámbito en que se juega hoy el destino de una parte considerable de la biodiversidad terrestre, por lo cual son, justificadamente, objeto de intensa investigación ecológica.

Agriculturización es la generalización del proceso antrópico que modifica el medio natural para la producción principalmente de alimentos. En este trabajo, este término incluye a la agricultura y a la ganadería entre las actividades productivas más destacadas en la región pampeana.

1.2- Un indicador del impacto de la agriculturización: la polinización biótica

Cada comunidad incluye, además de un conjunto de especies, redes de interacciones entre ellas, que permiten analizar funciones y servicios ecosistémicos (Altieri 1999, Kremen 2007, Bascompte y Jordano 2007). Cuando se pierde una especie (por ejemplo, un insecto polinizador o un ave dispersora de semillas) un servicio ecosistémico (polinización o dispersión) se resiente (Loreau *et al.* 2001), tanto más cuanto mayor era la importancia de la especie perdida en la red planta-polinizador o planta-dispersor local (Solé y Montoya 2001, Ives y Cardinale 2004, Dunne *et al.* 2002, Memmott *et al.* 2005, Estrada 2007).

Uno de estos servicios ecosistémicos, el servicio de polinización (SP), es adecuado cuando las flores reciben polen en calidad y cantidad tales que el éxito reproductivo de la población local -aunque puede estar restringido por otros factores- no está limitado por polen. Algunas de las variables que expresan la calidad del SP son el número de visitas de polinizadores que recibe un individuo durante cierto lapso (tasa de visita), la

abundancia de polen de la especie focal en las cargas polínicas corporales de sus polinizadores, el número de granos de polen coespecífico depositados por estigma, y el éxito reproductivo materno (tasa de formación de semillas) (Dafni *et al.* 2005). Si una o más de estas variables se determinan para un conjunto representativo de especies, se puede estimar la calidad del SP del sistema completo (SPS). Aunque el SPS no se ha medido sistemáticamente, existe el consenso de que la agriculturización ha llevado a los polinizadores y sus servicios a una crisis global (Buchmann y Nabhan 1996, Steffan-Dewenter *et al.* 2005, Vamosi *et al.* 2006, Steffan-Dewenter y Westphal 2008, Garibaldi *et al.* 2011). Sin embargo, ciertos trabajos han discutido el alcance de esta afirmación (Aizen *et al.* 2008).

La agriculturización transforma los ambientes originales en otros más homogéneos, en los que las áreas naturales se encuentran cada vez más fragmentadas (Steffan-Dewenter y Westphal 2008). Es probable que los cambios asociados a la agriculturización afecten negativamente la abundancia y riqueza de polinizadores, generando una disminución en el servicio de polinización (Figura 1.1).

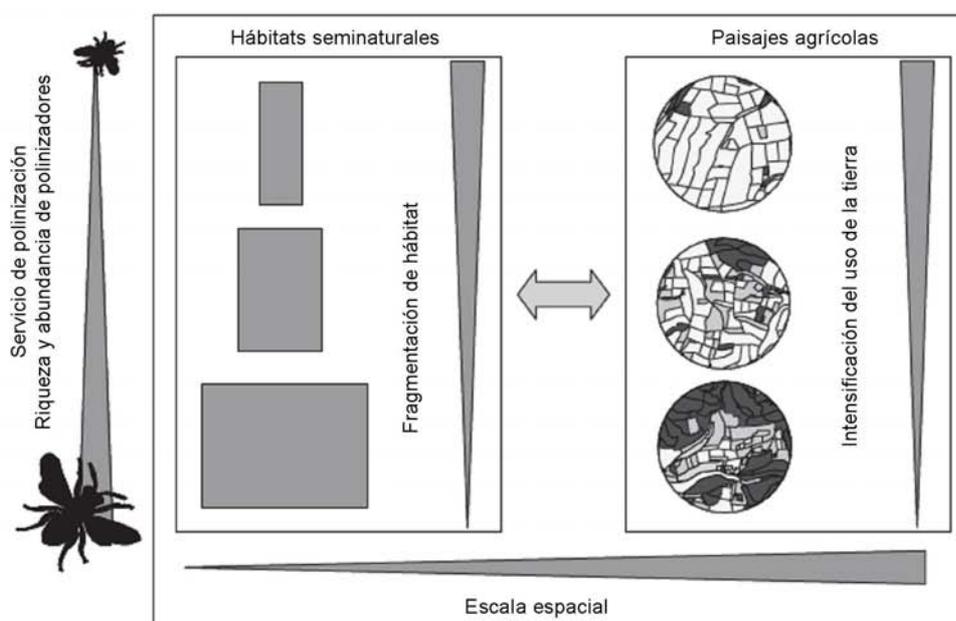


Figura 1.1. Efecto de la agriculturización sobre el ambiente natural y el servicio de polinización (modificado de Steffan-Dewenter & Westphal 2008).

Otro problema relacionado con los sitios agriculturizados, es que éstos favorecen el establecimiento de especies exóticas, las que modifican el servicio de polinización realizado por los polinizadores, en muchos casos con consecuencias perjudiciales para la polinización de plantas nativas (Aizen *et al.* 2008, Morales y Traveset 2009, Jauni y Hyvönen 2012).

1.3- Elección del contexto y escala de la medición del servicio de polinización del sistema: redes planta-polinizador y papel del paisaje

Las redes de interacciones son representaciones gráficas de sistemas biológicos que permiten interpretar la estructura de las comunidades (Bascompte 2009). Las redes planta-polinizador son, en un sentido más estricto, redes de interacciones entre plantas y visitantes florales, debido a que no todos los insectos que visitan las flores son polinizadores de las mismas. Sin embargo, para simplificar la lectura de la introducción, se utilizará la expresión “redes planta-polinizador” abreviado como RPP.

Puesto que la vulnerabilidad de cada polinizador puede depender de si su posición en la RPP es dentro del gremio de los especialistas o el de los generalistas (Memmott *et al.* 2004), es importante preguntarse si la disminución de visitantes florales y de sus servicios están asociadas, y cómo, a los cambios producidos por la agriculturización en la estructura de las RPP. Globalmente existen unas pocas decenas de RPP, que proceden en general de porciones pequeñas (típicamente <5 ha) de comunidades naturales o seminaturales (Jordano *et al.* 2006, Medan *et al.* 2006, Ferreira *et al.* en prensa). En algunos de estos casos se conocen las tasas de visita (Memmott 1999, Stang *et al.* 2006, Vázquez y Aizen 2006), pero esta información no se ha empleado para valorar la calidad del SPS. Para ningún agroecosistema se ha resuelto íntegramente la RPP. Sin

embargo, en otros agroecosistemas sin RPP conocida se sabe que el SP de la planta cultivada aumenta con la proximidad a fragmentos de vegetación natural (Marco y Coelho 2004, Morandin y Winston 2006, Chacoff y Aizen 2006, Garibaldi *et al.* 2011), y que la declinación local de ciertos polinizadores está asociada a la de ciertas plantas (Mayer 2004, Power *et al.* 2012) o viceversa (Biesmeijer *et al.* 2006), pero en estos casos también se desconoce la calidad del SPS. Por lo tanto, [1] la relación entre agriculturización y calidad del SPS está aún insuficientemente documentada.

La calidad del SP parece depender de factores locales (escala < 5 ha). Esta visión es consistente con el hecho de que (a) varios grupos de polinizadores poseen pequeñas áreas de acción (por ejemplo, abejas silvestres solitarias, Gathmann y Tschardt 2002, Steffan-Dewenter *et al.* 2002), y (b) diversos indicadores del SP mejoran en proximidad de parches de vegetación natural (Klein *et al.* 2003, 2007; Artz y Waddington 2006, Kremen *et al.* 2004, Morandin y Winston 2006, Chacoff y Aizen 2006, Garibaldi *et al.* 2011, Lentini *et al.* 2012). Sin embargo se sabe que algunos polinizadores hacen desplazamientos extensos para obtener recursos florales (por ejemplo, la abeja doméstica *Apis mellifera*; Beekman y Ratnieks 2000, Steffan-Dewenter *et al.* 2002), y que otros pueden percibir la heterogeneidad del ambiente en escala de paisaje (abejorros del género *Bombus*; Dramstad 1996, Westphal *et al.* 2006). El atributo 'estructura del paisaje' varía sensiblemente en el área pampeana (Burkart *et al.* 2005): en la zona oriental (Pampa Deprimida) las áreas naturales y seminaturales son irregulares, abundantes y próximas entre sí, y los lotes agrícolas son escasos y pequeños, mientras que en la zona occidental (Pampa Interior) el elemento seminatural consiste en fragmentos lineares (franjas localizadas a lo largo de caminos, vías férreas y alambrados) relativamente aislados en una matriz homogénea de lotes agrícolas extensos. Como consecuencia, porciones de paisaje de igual tamaño contienen mayor

complejidad en la zona oriental, y menor en la occidental. No obstante su potencial importancia [2] el factor estructura del paisaje no ha sido incluido hasta ahora en ningún estudio sobre calidad de polinización en escala de comunidad.

Como derivación de lo antedicho, la tesis intentó responder las siguientes preguntas:

¿Qué diferencias surgen en el SPS del pastizal original cuando es sometido a agriculturización?

¿Cómo cambian las redes de interacciones plantas-polinizador del pastizal original cuando es sometido a agriculturización?

¿Cuál es el efecto del ingreso de especies exóticas sobre el servicio de polinización?

¿Cambian las tasas de visita de las especies exóticas y nativas, la cantidad y la calidad del polen transportado por los visitantes florales, la composición de las cargas polínicas depositadas sobre los estigmas, y/o la calidad del servicio de polinización de las especies de plantas entomófilas exóticas y nativas?

¿Algunas de todas las variables varía en función de la estructura del paisaje?

En relación a estas preguntas, se postulan las siguientes hipótesis generales en la tesis:

a- La agriculturización modifica las interacciones entre plantas y visitantes florales de los sistemas naturales preexistentes, y genera cambios estructurales y funcionales en las redes de interacciones.

b- Las cargas polínicas transportadas por los visitantes florales en los sitios agriculturizados se encuentran dominadas por granos de polen de plantas exóticas, lo cual genera una disminución en la calidad del servicio de polinización del sistema (SPS).

c- La magnitud del servicio de polinización del sistema también es afectada negativamente por la agriculturización.

d- La estructura del paisaje modula los cambios generados por la agriculturización sobre el servicio de polinización.

1.4- Objetivo general

Dadas las premisas [1] y [2] (ver subcapítulo precedente), el objetivo general de la tesis es medir el impacto de la agriculturización sobre la calidad del servicio de polinización en escala de comunidad, mediante el contraste de porciones sin impacto humano reciente con porciones actualmente agriculturizadas, en tres zonas del área pampeana de Argentina diferentes entre sí en su grado de complejidad de paisaje (heterogeneidad ambiental).

Objetivo específico 1. Resolver las redes planta-polinizador (RPP) de fragmentos representativos de ecosistemas pampeanos recuperados (áreas clausuradas o sin disturbios) y de fragmentos cercanos comparables, pero sujetos a manejo agronómico en la actualidad, para contrastar varios atributos de las RPP relacionados con la magnitud y estabilidad del SPS (tamaño de sistema, grado de especialización del sistema).

Objetivo específico 2. Medir y comparar atributos del SPS (tasa de visita, calidad/cantidad de la carga polínica corporal transportada por visitantes florales, y calidad/cantidad de polen depositado sobre estigmas de plantas entomófilas) en ambos tipos de fragmentos (recuperado y agriculturizado).

Objetivo específico 3. Establecer si los cambios generados por la agriculturización sobre la estructura de la RPP y la calidad del SPS están modulados por el grado de complejidad del paisaje (heterogeneidad ambiental).

1.5- Estructura de la tesis

La tesis consta de un resumen y seis capítulos que se detallan brevemente a continuación:

- El **capítulo 1** aborda la introducción general de la tesis donde se presenta la relevancia del problema y objetivos generales.

- El **capítulo 2** analiza, a través de una aproximación con redes de interacciones, cual es el efecto de la agriculturización y la heterogeneidad del paisaje sobre la estructura y funcionalidad de las redes de interacciones planta-visitantes florales. Se describieron las redes planta-visitante floral de fragmentos agriculturizados y recuperados, para contrastar el tamaño y grado de especialización de las mismas, que son medidas relacionadas con la magnitud y estabilidad del SPS.

- El **capítulo 3** muestra, a través del análisis de redes de transporte de polen, cual es el efecto de la agriculturización y la heterogeneidad del paisaje sobre la calidad en el transporte de polen de plantas entomófilas realizado por los visitantes florales. Se analizaron la cantidad y la calidad de las cargas polínicas transportadas por los visitantes florales para comparar el servicio de transporte polínico en ambos tipos de fragmentos (agriculturizados y recuperados), usando como variable explicativa la heterogeneidad del paisaje.

- El **capítulo 4** estudia cual es el efecto de la agriculturización y la heterogeneidad del paisaje sobre la calidad del servicio de polinización. Para ello, se estimó la eficiencia en el SPS comparando la deposición de polen coespecífico y heteroespecífico sobre los estigmas de las plantas entomófilas en ambos tipos de fragmentos (agriculturizados y recuperados).

- El **capítulo 5** explora como los cambios en el servicio de polinización se encuentran modulados por el grado de complejidad del paisaje (heterogeneidad ambiental). Se analizaron porciones del paisaje que incluyeron a los fragmentos agriculturizados y recuperados para establecer como los cambios en el grado de complejidad del paisaje afectan el servicio de polinización.

- El **capítulo 6** muestra las conclusiones generales donde se exponen los principales resultados, con una valoración de su originalidad y se proponen temas de interés para investigaciones futuras.

CAPÍTULO 2.

Efecto de la agriculturización y de la heterogeneidad del paisaje sobre la especialización en redes de interacciones planta-visitante floral en las Pampas de Argentina

2.1- Introducción

En la actualidad uno de los disturbios que genera los mayores cambios en los ecosistemas es la agriculturización (Ellis *et al.* 2010). Los servicios ecosistémicos son el conjunto de actividades o funciones de los ecosistemas que son útiles para el hombre (Dobson *et al.* 2006, Mace *et al.* 2012). Muchos de estos servicios, como la regulación del clima, la purificación del aire y la polinización de los cultivos, son críticos para la supervivencia del ser humano (Kremen 2005). La estimación de los servicios ecosistémicos, como el servicio de polinización entre otros, es un tema de importancia fundamental en los estudios relacionados con el mantenimiento de los ecosistemas (Constanza *et al.* 1997, Allsopp *et al.* 2008, Dobson *et al.* 2006, Garibaldi *et al.* 2011).

La mayoría de los estudios acerca de la relación entre diversidad y función ecosistémica se focalizaron en el rol de la riqueza de especies, pero el funcionamiento del ecosistema también depende de las identidades, densidades y biomásas de las poblaciones que constituyen la comunidad, y de las interacciones entre poblaciones (Kremen 2005). Cuando se trabaja con riqueza de especies o con interacciones particulares, se asume que estas interacciones se encuentran homogéneamente distribuidas entre las especies que conforman la comunidad. Sin embargo, las

interacciones ocurren de manera heterogénea y forman complejas redes que vinculan los organismos de la comunidad (Vázquez *et al.* 2009). Las redes de interacciones son representaciones gráficas de sistemas biológicos que permiten interpretar la estructura de las comunidades (Figura 2.1) (Bascompte 2009), y su estudio es de interés creciente en la bibliografía actual (Ings *et al.* 2009). La importancia de estos trabajos radica en la búsqueda de conocimiento elemental y aplicado a la producción y conservación de los ecosistemas (Memmott 1999, Bascompte 2009). Los trabajos están orientados a dilucidar la estructura de las redes planta-polinizador (Bascompte y Jordano 2007, Burgos *et al.* 2007, Alarcón *et al.* 2008, Vázquez *et al.* 2009), el efecto ejercido por la degradación del hábitat (Vázquez y Simberloff 2003, Valladares *et al.* 2006, Cagnolo *et al.* 2009, Tylianakis *et al.* 2010, Devoto *et al.* 2012) y/o el impacto ejercido por especies introducidas (Memmott y Waser 2002, Aizen *et al.* 2008, Padrón *et al.* 2009). Los estudios de degradación de hábitat estiman la pérdida de la riqueza de especies (Mace *et al.* 2012), y en algunos casos describen cambios en la funcionalidad del sistema debidos al impacto antrópico (Blüthgen 2010 y citas allí). Es escaso el conocimiento sobre el modo en que estos cambios podrían afectar el comportamiento trófico de las especies en una comunidad (Aizen *et al.* 2008).

Las redes de interacciones permiten evaluar aspectos biológicos, tales como el estado de conservación de un ecosistema (Memmott 1999, Vázquez y Simberloff 2002, 2003, Memmott *et al.* 2004, Bascompte y Jordano 2007). Además, permiten estimar cambios funcionales en el ecosistema, y con ello entender mejor los procesos de degradación del hábitat (Macfadyen *et al.* 2009). Las redes de interacciones pueden ser cualitativas, formadas a partir de datos de presencia-ausencia de interacciones, o cuantitativas, en donde se cuantifica la presencia de una interacción a partir de datos sobre frecuencia de visitas (Figura 2.1), cantidad de granos de polen transportados por

un visitante floral, etc. El análisis de las redes permite calcular índices que pueden ser comparados entre redes obtenidas en diferentes sitios y/o años (Bascompte y Jordano 2007). Si bien los índices calculados a partir de redes cualitativas pueden estar influenciados por el tamaño de la red (Blüthgen 2010), aquellos obtenidos a partir de datos cuantitativos permiten evaluar propiedades de las redes con independencia del tamaño de éstas (Blüthgen *et al.* 2006, Tylianakis *et al.* 2007).

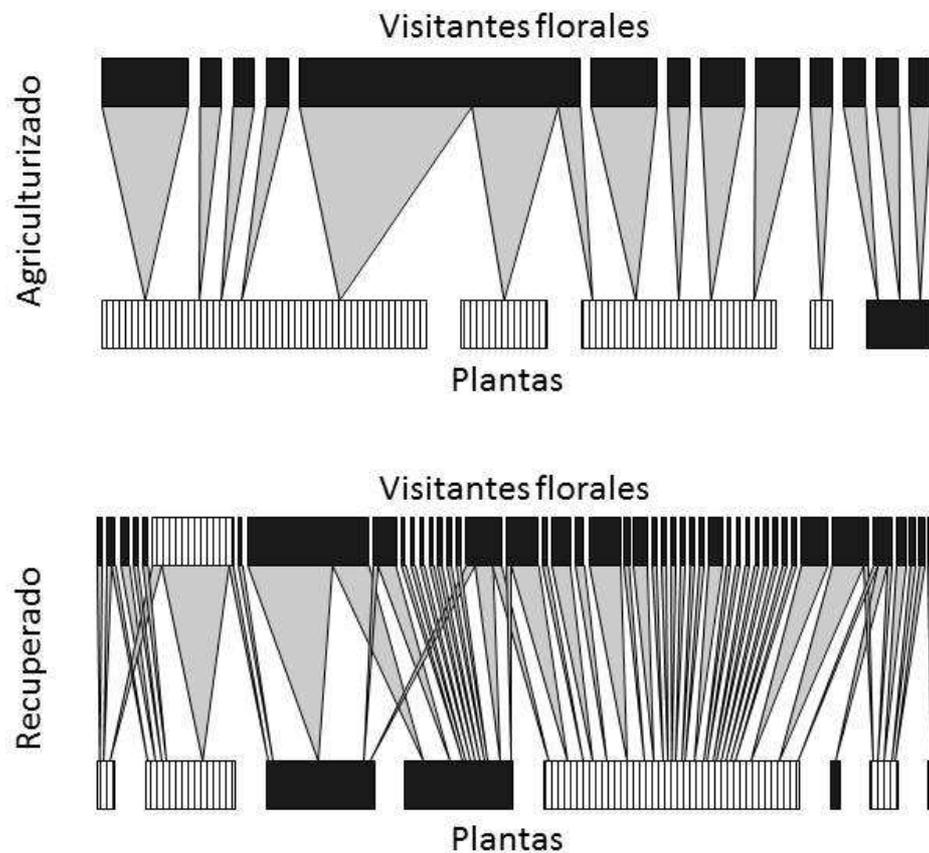


Figura 2.1. Representaciones gráficas de dos redes de interacciones correspondientes a un fragmento de pastizal recuperado y otro agriculturizado, basadas en datos del último período de muestreo (2010-2011) en el sitio SC. El ancho de los vínculos es proporcional a la frecuencia de interacciones entre las especies (visitante floral y planta entomófila) involucradas. En negro se representan las especies de plantas y visitantes florales nativos, y con áreas rayadas las especies exóticas.

El efecto de ciertas acciones antrópicas sobre las redes planta visitante-floral fue estimado para algunos sistemas (Tylianakis *et al.* 2007, Weiner *et al.* 2011, Ferreira *et al.* en prensa). Entre los disturbios antrópicos que generan estos cambios, se evaluó el

efecto directo de la agricultura sobre la degradación del hábitat (Cagnolo *et al.* 2009, Tylianakis *et al.* 2007), y el de la ganadería como causante de cambios en la biodiversidad del ecosistema y en las redes de interacciones (Vázquez y Simberloff 2003). El aumento del uso de tecnología agrícola y la utilización de agroquímicos produce una disminución en la biodiversidad de los ecosistemas (Steffan-Dewenter y Westphal 2008, ver Medan *et al.* 2011 para la región pampeana). Por su parte, la ganadería puede producir diversos efectos, generando en ocasiones un aumento en la biodiversidad del ecosistema (Chaneton *et al.* 2002).

Una medida derivada del análisis de las redes de interacciones que podría brindar información acerca del estado de conservación de la comunidad es el grado de especialización del sistema (H_2' , Blüthgen *et al.* 2006). Este índice permite estimar el grado de especialización a partir de datos de frecuencias de visitas a las flores. Los visitantes florales en una comunidad pueden visitar muchas flores, pero si las visitas no se reparten de manera homogénea (por ejemplo, si la mayoría de las visitas son dispensadas a un subconjunto reducido de las especies florales presentes) esos visitantes exhibirían un comportamiento especialista. Esta distribución heterogénea de las visitas genera especialización en el sistema, encontrándose algunas plantas muy visitadas y otras poco visitadas (Blüthgen *et al.* 2006, Blüthgen 2010, Blüthgen y Klein 2011). El índice H_2' se utilizó recientemente en un sistema de pastizal para medir cambios en el grado de especialización de la comunidad de plantas y sus visitantes florales bajo diferentes intensidades de uso (Weiner *et al.* 2011). Sin embargo, no se sabe en qué medida los disturbios antrópicos modifican el grado de especialización en las comunidades.

El pastizal es uno de los tipos de vegetación más extensos del planeta, con una cobertura potencial de casi una cuarta parte de la superficie terrestre (39 millones de

km²) (Bilenca y Miñarro 2004). Los pastizales se encuentran dominados por especies anemófilas de plantas de la familia Poaceae, pero incluyen también especies entomófilas. Estos sistemas brindan numerosos bienes y servicios entre los que se destacan la producción de carne, leche, cuero y cereales. Además, los pastizales contribuyen con el mantenimiento de los gases de la atmósfera mediante el secuestro de CO₂ (Costanza *et al.* 1997).

En este capítulo se compararon las redes planta-visitante floral de fragmentos de pastizal nunca disturbados o recuperados tras largo tiempo sin uso agrícola (en adelante ‘fragmentos recuperados’), con las redes de fragmentos cercanos sujetos actualmente a algún tipo de manejo agronómico (agricultura y/o ganadería; en adelante ‘fragmentos agriculturizados’) que presentan diferentes grados de heterogeneidad del paisaje, encontrados en las Pampas de Argentina, con énfasis en atributos de las redes planta-visitante floral relacionados con la magnitud y estabilidad del servicio de polinización. Se evaluó la hipótesis de que la agriculturización y la heterogeneidad del paisaje cambian la estructura de las redes planta-visitante floral originales. Esperamos encontrar que: (a) la agricultura reduce la riqueza de especies y genera ambientes homogéneos, con la inherente disminución en el tamaño de la red; (b) la ganadería genera en la matriz de pastizal parches donde abundan las especies de plantas entomófilas, generando microambientes con abundantes recursos para los visitantes florales, lo que a su vez provoca un aumento en el tamaño de la red; (c) tanto la agricultura como la ganadería modifican la funcionalidad del ecosistema, provocando cambios en la tasa de visitas y en el grado de especialización de la red de interacciones; y (d) tanto los cambios estructurales, como los funcionales se encuentran modulados por la heterogeneidad del paisaje.

2.2- Material y métodos

El trabajo se llevó a cabo en tres sitios ubicados sobre una transecta de 700 km de longitud localizada a los 36° S en las provincias de Buenos Aires y La Pampa, Argentina (Figura 2.2) (Apéndice 1). El sitio del extremo Este se ubicó en la Estancia Las Chilcas (Prov. Buenos Aires, partido de Pila, en adelante abreviado como 'LC'). Este sitio se encuentra ubicado en una subregión pampeana denominada Pampa Deprimida. Su clima es templado húmedo, con temperaturas medias anuales que van desde 13,8 °C en el sur a 15,9 °C en el norte. La precipitación anual oscila entre 850 y 900 mm (Perelman *et al.* 2001). El paisaje se caracteriza por su topografía extremadamente plana, una fisonomía sin árboles y una vegetación organizada como un complejo mosaico de comunidades de plantas herbáceas (Chaneton *et al.* 2002, Apéndice 1). El sitio intermedio se ubicó en la Estancia San Claudio (Prov. Buenos Aires, partido de Carlos Casares, en adelante abreviado como 'SC'). Este sitio se encuentra en la subregión pampeana denominada Pampa Interior. Su clima es templado subhúmedo, con 1022 mm de precipitación anual para los últimos 25 años. Las temperaturas medias mensuales varían de 7,2 °C en julio a 23,8 °C en enero. El paisaje es un mosaico de arboledas, campos cultivados, pasturas artificiales y pastizales seminaturales utilizados para el pastoreo (Tognetti *et al.* 2010, Apéndice 1). Por último, el sitio del extremo Oeste de la transecta se ubicó en la estancia Anquilóo (Provincia de La Pampa, departamento Toay, en adelante abreviado como 'AN'). Este sitio se encuentra en la zona de transición entre el pastizal pampeano y la región del Espinal, caracterizada por bosques dominados por el caldén (*Prosopis caldenia*) con sotobosque de gramíneas perennes (González-Roglich *et al.* 2012, Apéndice 1). Su clima es templado seco, con una temperatura media anual de 15,5 °C. y una precipitación anual

que oscila entre 500 y 600 mm (Cano 1998). Los tres sitios de muestreo fueron escogidos porque representan tres distritos fitogeográficos de la región pampeana con diferente clima y uso de la tierra, además de paisajes con distinto grado de heterogeneidad (Burkart *et al.* 2005).

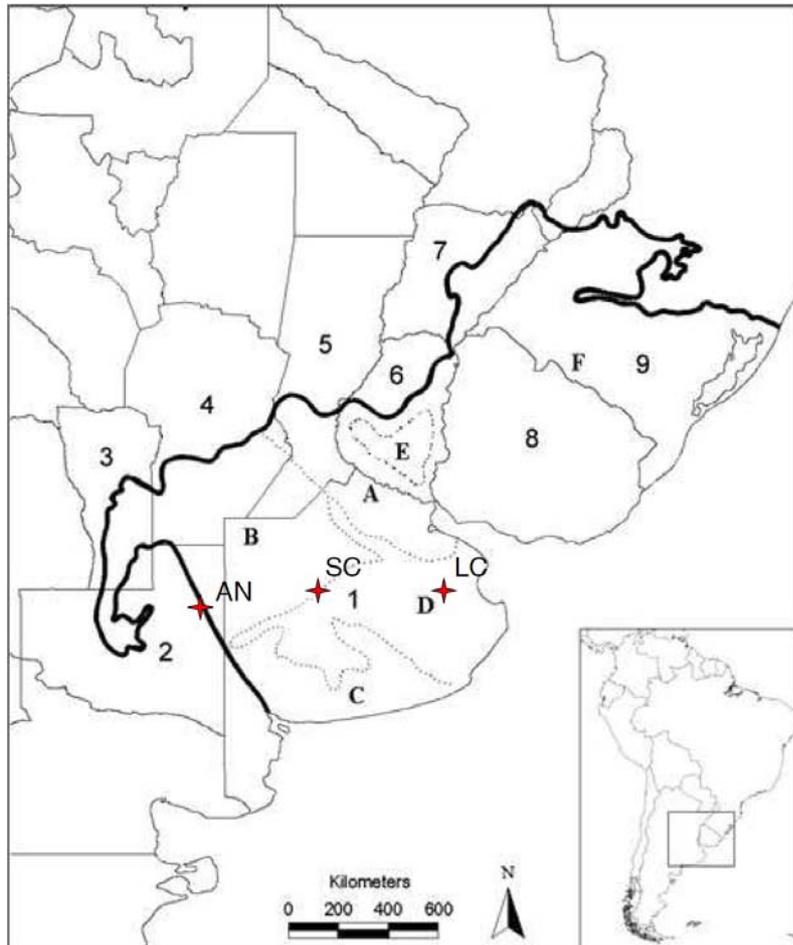


Figura 2.2. Ubicación de los sitios de muestreo (LC: Las Chilcas, SC: San Claudio, y AN: Anquilóo) dentro de los pastizales del Río de la Plata (área rodeada por la línea gruesa). Las subdivisiones del Pastizal están delimitadas por líneas punteadas e identificadas con letras mayúsculas; las unidades políticas están delimitadas por líneas continuas e identificadas por números. A – Pampa ondulada; B – Pampa interior; C – Pampa austral; D – Pampa deprimida; E – Pampa mesopotámica; F – Campos del norte. 1-7 provincias de la Argentina: 1 Buenos Aires, 2 La Pampa, 3 San Luis, 4 Córdoba, 5 Santa Fe, 6 Entre Ríos, 7 Corrientes. 8 Uruguay y 9 Brasil (estado de Rio Grande do Sul) (modificado de Medan *et al.* 2011).

El uso predominante de la tierra varía entre sitios en función de la precipitación y los tipos de suelos. En LC predomina la producción ganadera extensiva sobre pasturas seminaturales, debiéndose aclarar que durante el transcurso del trabajo de campo no se

utilizaron allí insecticidas ni maquinaria agrícola. En SC, la producción es agrícola-ganadera, con predominancia de la agricultura y uso frecuente de herbicidas e insecticidas en los fragmentos agriculturizados. Por último, en AN la producción es agrícola-ganadera con predominancia de la ganadería extensiva y pastoreo a capacidad de carga; los fragmentos agriculturizados fueron sembrados con alfalfa (*Medicago sativa*) y pasto llorón (*Eragrostis curvula*) para consumo del ganado. En AN, durante los tres años de muestreo el uso de insecticidas y maquinaria agrícola dentro de los fragmentos agriculturizados fue infrecuente (cada actividad ocurrió una sola vez). En LC la intensidad de carga de ganado fue del 75 %, mientras que en AN fue cercana al 100% de la que soporta el ambiente.

En LC y SC los fragmentos recuperados fueron clausuras cercadas mediante un alambrado permanente, y no cultivadas ni pastoreadas en los últimos 20 años (SC) o aproximadamente en los últimos 3 años (LC). En AN los fragmentos ‘recuperados’ fueron sitios sometidos desde hace más de 30 años a un régimen caracterizado por el retiro del ganado desde septiembre hasta abril, época que coincidió con la de la realización de los muestreos. En estos fragmentos, si bien el pisoteo por el ganado podría haber afectado las especies entomófilas herbáceas, los administradores del establecimiento han conservado intencionalmente la fracción leñosa de la vegetación, que incluye muchas plantas entomófilas (*Prosopis caldenia*, *Condalia microphylla*, y *Geoffroea decorticans*, entre otras). Es importante destacar que en esta región el desmonte ha constituido tradicionalmente la mayor modificación generada por el hombre, destinada a generar lugares de más fácil acceso para el ganado y mayor superficie de pastoreo (González-Roglich *et al.* 2012).

En cada sitio de estudio se eligieron 4 fragmentos de una hectárea, dos de ellos ‘recuperados’ y dos agriculturizados (excepto para LC, ver más abajo ‘Limitantes del

muestreo’). Para garantizar su independencia, los fragmentos recuperados y agriculturizados de un mismo par estuvieron distanciados al menos por 500 m. A diferencia de los sitios en donde se realizó ganadería (LC y AN), en SC los fragmentos con agricultura se definieron de manera que incluyeran bordes de cultivo, debido a que los últimos forman parte del agroecosistema y son importantes reservorios de biodiversidad (Olson y Wäckers 2007).

El uso de dos réplicas de cada tratamiento (es decir, dos pares de fragmentos ‘recuperado’ y ‘agriculturizado’) en cada sitio, y el muestreo de los mismos fragmentos durante varias temporadas (réplicas temporales) persiguió por un lado aumentar la potencia de los análisis, y por otro procuró captar las fluctuaciones interanuales que experimentan las poblaciones de los visitantes florales (Arroyo *et al.* 1985, Herrera 1988) y, en consecuencia, los cambios que sufre la topología de las redes de interacciones (Alarcón *et al.* 2008, Petanidou *et al.* 2008).

En cada sitio y fragmento se realizaron 5 muestreos distribuidos a lo largo de los meses de noviembre, diciembre, enero, febrero y marzo, durante tres períodos consecutivos (2008-2009, 2009-2010 y 2010-2011), salvo para el sitio LC, en el que sólo se trabajó en los períodos 2009-2010 y 2010-2011 porque se dispuso del fragmento recuperado recién a partir de 2009. En cada muestreo se identificaron todas las plantas entomófilas en flor y se capturaron los visitantes que se encontraron forrajeando sobre flores. Las plantas fueron colectadas y herborizadas para su posterior determinación en el laboratorio, y los visitantes florales fueron capturados con red, matados con frascos de sacrificio, montados con alfileres entomológicos y determinados en el laboratorio al menor nivel taxonómico posible. Cuando no pudieron ser determinados al nivel de especie, los individuos fueron agrupados en morfoespecies. El esfuerzo de captura fue

constante entre fragmentos y sitios (2 horas/fragmento/muestreo; en total 330 horas de captura).

Para estimar la abundancia floral y la de visitantes florales, durante los períodos 2009-2010 y 2010-2011 se emplearon transectas de 50 m de longitud ubicadas al azar en cada fragmento (para un abordaje comparable ver Memmott 1999). Cada transecta se recorrió dos veces: en la primera de ellas se contaron las unidades de atracción floral (en adelante UAF), es decir las flores individuales (en la mayoría de los casos) o las inflorescencias (en las especies de Asteraceae, Dipsacaceae, Apiaceae, Fabaceae, Rubiaceae, Brassicaceae y Lamiaceae) ubicadas en una franja de 2 m de ancho (1 m hacia cada lado de la transecta), y en la segunda recorrida, durante la cual se caminó lentamente (10m/minuto), se capturaron todos los visitantes florales avistados en la misma franja. Se presumió despreciable el efecto que puede tener la captura de visitantes florales sobre una transecta en relación a la abundancia total de visitantes florales. Se consideró visitante floral a todo insecto que se encontró forrajeando sobre una UAF. Esta metodología se aplicó a una transecta al azar por la mañana (lapso 10.00-12.00 horas) y a otra transecta al azar por la tarde (14.00-17.00 horas). Con estos datos se construyeron redes de interacciones cuantitativas, que representan la identidad y la intensidad (frecuencia de interacción) de todos los vínculos entre los visitantes florales y las plantas visitadas. Todas las interacciones observadas en un mismo fragmento a lo largo del mismo período de muestreo se acumularon en una sola red. Si bien la fenología floral de las distintas especies pueden cambiar a lo largo de un año de muestro, no se observaron marcadas diferencias entre las fenologías de las especies nativas en comparación con las exóticas durante los cinco meses de muestreo. Por ejemplo, algunas especies exóticas (p.e. *Hirschfeldia incana*) posee un período de floración de hasta cuatro meses, que es compartido también por varias especies nativas

(p. e. *Baccharis ulicina*, *Viguiera anchusaefolia*). En total se construyeron 22 redes de interacciones, 11 correspondientes a los fragmentos muestreados en el período 2009-2010 y otras 11 correspondientes al período 2010-2011.

Para poner a prueba las predicciones (a) y (b) (ver Introducción), se realizó un análisis de varianza (ANOVA) (datos ln-transformados cuando no se ajustaron a una distribución normal) del número de especies de plantas y visitantes florales registrados durante los tres períodos de muestreo (2008-2009, 2009-2010 y 2010-2011), empleándose ‘recuperado’ y ‘agriculturizado’ como tratamientos (factor aleatorio). En el modelo, se consideraron como factores fijos el “sitio” (LC, SC y AN), el “período” de muestreo y la “heterogeneidad del paisaje” (inferior, media, alta y superior) (ver más abajo el cálculo de heterogeneidad). Para determinar las diferencias entre las medias de los tratamientos, se realizó una prueba de LSD Fisher *a posteriori*. Para representar la estructura jerárquica de los datos, en el análisis se consideraron los tratamientos anidados en los sitios (sitio>tratamiento). Se tomaron en cuenta sólo las especies de plantas y visitantes florales que presentaron al menos una interacción en un fragmento en un período de muestreo. Además, con los datos de abundancia de las unidades de atracción floral (UAF) de las especies de plantas entomófilas, se realizaron análisis de las varianzas de la abundancia de UAF empleándose ‘recuperado’ y ‘agriculturizado’ como tratamientos de cada sitio (se compararon, en sendas pruebas, las abundancias total, de las plantas entomófilas exóticas, y de las plantas entomófilas nativas; datos ln-transformados). El modelo utilizado fue similar al anteriormente mencionado, con tres factores fijos (sitio, período y heterogeneidad del paisaje) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitios (sitio>tratamiento). Para determinar las diferencias entre las medias de los tratamientos, se realizó una prueba de LSD Fisher *a posteriori*.

Se analizaron las redes de interacciones cuantitativas con el programa de estadística R (R Development Core Team 2007). Se estimó el grado de especialización del sistema (H_2' , Blüthgen *et al.* 2006) para las 22 redes de interacciones. Además, se determinó la tasa de visita de la comunidad (*community visitation rate*, CVR) para los 11 fragmentos (Cuadro 2.1) en ambos períodos de muestreo como:

$$CVR = \sum VR_p/N_p$$

donde VR_p es la tasa de visitas de la especie de planta entomófila p , y N_p es el número de especies de plantas entomófilas registradas en flor en ese fragmento y período de muestreo. El VR_p para una especie de planta i se calculó como VR_{pi} = número total de visitas recibidas por esa especie en ese fragmento y período de muestreo, dividido por el número total de UAF de esa especie contabilizadas en ese fragmento y período de muestreo. El valor de CVR no se dividió por el tiempo de muestreo en este caso particular, debido a que en todos los fragmentos se realizaron el mismo número de transectas ($n= 10$) y las transectas tuvieron siempre igual duración (5 minutos). Los valores de CVR son siempre positivos, y los registrados en la tesis son inferiores a $CVR= 1$. Los valores de CVR pueden ser mayores a la unidad sólo si todas las UAF registradas reciben más una visita por minuto.

Para poner a prueba la predicción (c) se realizó un ANOVA de los valores del grado de especialización (H_2') de las redes de interacciones y de los valores (ln transformados) de la tasa de visitas de la comunidad (CVR), empleándose ‘recuperado’ y ‘agriculturizado’ como tratamientos de cada sitio. El modelo utilizado también tuvo tres factores fijos (sitio, período y heterogeneidad del paisaje) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitio (sitio>tratamiento). Para determinar las diferencias entre las medias de los tratamientos, se realizó una prueba de LSD Fisher *a posteriori*.

Sitio	Período	Tratamiento	H ₂ '	CVR
AN	2009-2010	A1	0,38	0,005
		A2	-	0,003
		C1	0,89	0,027
		C2	0,49	0,005
	2010-2011	A1	0,49	0,117
		A2	1	0,017
		C1	1	0,047
		C2	0,76	0,106
LC	2009-2010	A1	0,49	0,014
		A2	0,47	0,118
		C1	0,77	0,051
	2010-2011	A1	0,74	0,059
		A2	0,81	0,016
		C1	-	0,006
SC	2009-2010	A1	0,40	0,013
		A2	0,42	0,080
		C1	0,58	0,021
		C2	0,84	0,047
	2010-2011	A1	0,62	0,164
		A2	0,69	0,023
		C1	0,70	0,013
		C2	0,83	0,008

Cuadro 2.1. Valores de la tasa de visita de la comunidad (CVR) y del grado de especialización de las redes de interacciones (H₂') obtenidos en los períodos de muestreo 2009-2010 y 2010-2011 en los 11 fragmentos pertenecientes a los tres sitios de estudio (LC, SC y AN) característicos de los pastizales de la región pampeana de Argentina. Los lugares sin valores de H₂' corresponden a redes muy pequeñas en donde no fue posible calcular el índice.

Para obtener datos de la heterogeneidad del paisaje, se realizó un análisis de áreas circulares de paisaje de 300 metros de diámetro, cada una centrada en uno de los fragmentos muestreados (Figura 2.3). Con el programa Google Earth (versión 5.2, servidor: kh.google.com) se delimitaron los círculos, y dentro de ellos, se delimitaron los parches de paisaje como figuras poligonales. Cada parche se asignó a uno de los siguientes 10 tipos: bordes de alambrados y caminos, pasturas, caminos, cultivos, edificaciones humanas, zonas bajas inundables, charcos o lagunas, áreas recuperadas, árboles aislados y áreas arboladas. Las imágenes obtenidas se analizaron con el programa ArcGIS9.3 (ESRI, 2011). Para cada imagen se realizó el cálculo de la heterogeneidad del paisaje como el índice de diversidad de Shannon para paisaje (IDS),

que informa sobre la cantidad y el tamaño de los parches en una imagen. Se obtuvo un valor IDS para cada una de las 11 imágenes pertenecientes a los fragmentos. Estos 11 valores fueron agrupados en cuatro categorías de igual rango (en orden creciente: inferior, media, alta y superior) utilizando la distribución de frecuencias que ajustaba mejor a una normal. De esta forma, se obtuvo una variable numérica (de aquí en adelante usada en las regresiones) y otra categórica (de aquí en adelante usada en los ANOVAs) de la heterogeneidad del paisaje (IDS).

Para estimar la relación entre las abundancias de las especies de plantas florecidas, el grado de especialización (H_2') y el grado de heterogeneidad del paisaje (IDS), se realizó una regresión lineal múltiple. Se utilizaron como variables regresoras el número de unidades de atracción floral (UAF) de plantas nativas y exóticas, y la heterogeneidad del paisaje (IDS) (para el análisis se utilizó la variable numérica), y como variable dependiente los valores de H_2' (datos ln-transformados). La regresión sólo se realizó para fragmentos que contenían tanto plantas exóticas como nativas.

Para poner la prueba la predicción (d), en todos los análisis, se utilizó como variable la heterogeneidad del paisaje, para estimar en que manera ésta afecta las diferentes variables asociadas al servicio de polinización. Los análisis de varianza (ANOVAs) y la regresión se realizaron con el programa de estadística InfoStat (Di Rienzo *et al.* 2008).

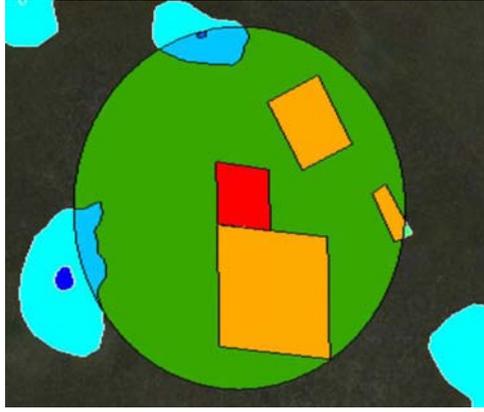


Figura 2.3. Esquema del método usado para determinar los parámetros de heterogeneidad del paisaje. En el centro, el fragmento para el cual se dispone de datos sobre polinización (rojo); el área circular de 300 metros de diámetro incluye ocho parches de diversa forma, asignados a cinco unidades diferentes, representadas con diferentes colores (verde, naranja, azul, celeste y rojo).

Limitantes del muestreo. En la región pampeana los fragmentos de pastizal original son casi inexistentes (Bilenca y Miñarro 2004). Por lo tanto se recurrió a fragmentos en los que, sea por haberse suprimido largo tiempo los disturbios asociados al uso agropecuario, o por haberse aplicado largo tiempo un manejo agropecuario de bajo nivel de disturbios, la vegetación (y presumiblemente también la entomofauna) ha recuperado en alguna medida la estructura y composición originales (SC, Tognetti *et al.* 2010), o sólo ha perdido parcialmente esas características (AN).

Los fragmentos recuperados utilizados en este trabajo presentaron diferentes estados de conservación. En LC sólo se trabajó en un fragmento recuperado, debido a que no se encontraron otras porciones de paisaje con características que permitieran una comparación adecuada con los fragmentos agriculturizados. Esta clausura (fragmento recuperado) tenía más de tres años de antigüedad, pero como el alambrado perimetral se encontraba deteriorado al inicio del trabajo, éste debió ser reparado y por esa razón no se muestreó sobre ella el primer año. En SC los fragmentos recuperados utilizados fueron clausuras que permanecieron cerradas a la actividad agropecuaria por más de 20 años, mientras que en AN los fragmentos recuperados estudiados fueron clausuras

temporales. En estos últimos fragmentos, la actividad ganadera se realiza siempre durante el período otoño-invernal, con lo cual el ganado no estaba presente durante la época de realización de los muestreos. Además, fue posible hallar fragmentos recuperados que nunca habían sufrido desmonte ni instalación de pasturas artificiales.

2.3- Resultados

En total se registraron 141 especies de plantas (42 en LC, 71 en SC y 57 en AN) y 584 especies o morfoespecies de visitantes florales (115 en LC, 312 en SC y 309 en AN) (Apéndices 2, 3 y 4). Cuando el manejo agronómico predominante fue la agricultura, los fragmentos recuperados resultaron 100% más ricos en especies de visitantes florales que los agriculturizados (SC, Figura 2.4); sin embargo, en lugares con predominio de ganadería (LC y AN), la riqueza de visitantes florales no difirió significativamente entre fragmentos recuperados y fragmentos agriculturizados (Figura 2.4; Cuadro 2.2). La riqueza de especies de plantas no difirió significativamente entre tipos de fragmento en AN (Figura 2.5). Por otro lado, en LC fue 48% mayor en los fragmentos con ganadería que en los recuperados y el SC se observó un patrón inverso, en donde los fragmentos recuperados fueron 38% más ricos en especies que los agriculturizados (Figura 2.5; Cuadro 2.3). No se encontraron diferencias significativas entre tipos de tratamientos en las abundancias de UAF plantas nativas ($F= 0,73$; $p= 0,5526$) (Cuadro 2.4), pero sí en las abundancias de UAF totales para LC y SC y de especies exóticas en todos los sitios (LC, SC y AN), que fueron mayores en los fragmentos agriculturizados (Figura 2.6) (Cuadros 2.5 y 2.6 respectivamente).

El grado de especialización de la comunidad (H_2') fue significativamente mayor en los fragmentos recuperados que en los agriculturizados (Cuadro 2.7). Las redes de

interacciones de los fragmentos agriculturizados resultaron más generalistas que las de los fragmentos recuperados en todos los sitios de estudio (Figura 2.7). La tasa de visita de la comunidad (CVR) no difirió significativamente entre los tratamientos ($F= 0,66$; $p= 0,5922$) (Cuadro 2.8).

La regresión múltiple entre las abundancias de UAF y la heterogeneidad del paisaje con el grado de especialización H_2' resultó significativa sólo para la variable regresora abundancia de UAF de plantas exóticas ($R^2 = 0.39$; $p < 0.05$) (Cuadro 2.9).

La heterogeneidad del paisaje no afectó la riqueza de visitantes florales (Cuadro 2.2), pero sí la riqueza de plantas cuando interactuó con el factor sitio (sitio*IDS: $F= 9,55$; $p= 0,006$) (Cuadro 2.3). Por otro lado, la heterogeneidad no afectó la diferencia entre UAF de plantas nativas (Cuadro 2.4), pero sí a las UAF del total de las plantas (IDS: $F= 11,8$; $p= 0,0015$) (Cuadro 2.5) y de las plantas exóticas (IDS: $F= 5,15$; $p= 0,0024$) (Cuadro 2.6). Al comparar el efecto de la heterogeneidad sobre la funcionalidad del sistema, no se encontraron efectos significativos sobre la CVR (Cuadro 2.8). Sin embargo, la heterogeneidad afectó el índice de especialización de las redes de interacciones (H_2') (IDS: $F= 16,24$; $p= 0,0007$) (Cuadro 2.7).

Visitantes florales		N = 30		
ANOVA	gl	F	<i>p</i>	Error
Modelo	10	11,4	0,0001	
Sitio	2	2,91	0,1984	(Sitio>Tratamiento)
Sitio>Tratamiento	3	11	0,0002	
Período	2	6,68	0,0064	
IDS	2	1,45	0,2587	
Sitio*IDS	1	0,73	0,4023	

Cuadro 2.2. Valores del análisis de varianza (y estadísticos asociados) de la riqueza de visitantes florales (datos ln-transformados) encontrados durante tres períodos de muestreo (p período= 2008-2009, 2009-2010 y 2010-2011), en fragmentos agriculturizados y recuperados (tratamiento= A y R) ubicados en tres sitios representativos de la región pampeana (sitio= LC, SC y AN) con diferente heterogeneidad del paisaje (IDS= inferior, media, alta y superior). ANOVA de tres factores fijos (sitio, heterogeneidad del paisaje y período) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitios (sitio>tratamiento). Los valores de *p* en negrita señalan las relaciones que resultaron con diferencias estadísticas significativas.

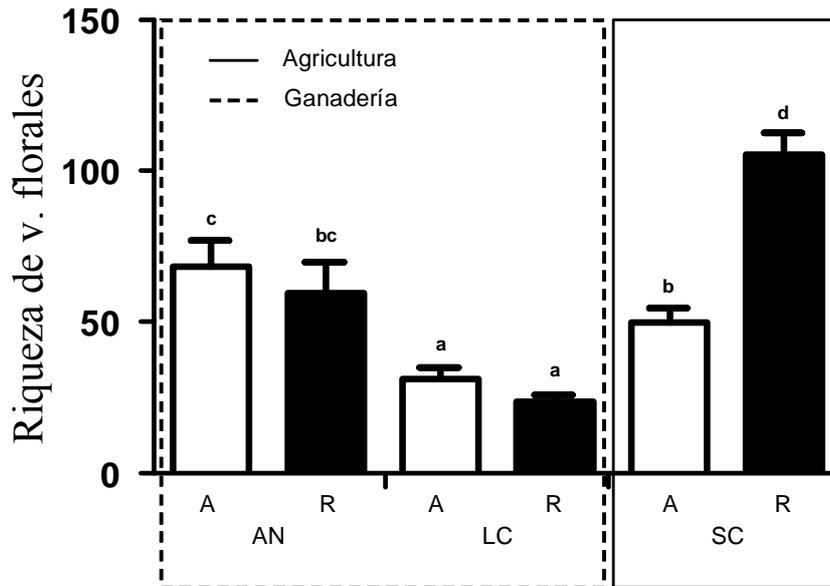


Figura 2.4. Riqueza de visitantes florales en fragmentos de pastizal sometidos a dos tratamientos (R: recuperado y A: agriculturizado) en tres sitios de muestreo (AN, LC y SC) representativos de dos regímenes de uso predominante (Agricultura y Ganadería) en la región pampeana de Argentina. Datos consolidados de 3 períodos de muestreo (2008-2009, 2009-2010 y 2010-2011). Se muestran valores medios ± 1 error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias ($p < 0.05$). Se realizó un ANOVA de los valores de la riqueza visitantes florales en donde se consideraron los tratamientos anidados en los sitio (sitio>tratamiento). Para el análisis se transformaron los datos (ln-transformados), debido a que no se ajustaron a una distribución normal, pero aquí se graficaron los valores sin modificar para una mejor interpretación.

Plantas ANOVA	N = 30 gl	F	<i>p</i>	Error
Modelo	10	2,81	0,0022	
Sitio	2	0,73	0,5527	(Sitio>Tratamiento)
Sitio>Tratamiento	3	2,85	0,0217	
Período	2	5,36	0,0037	
IDS	2	0,93	0,2878	
Sitio*IDS	1	9,55	0,006	

Cuadro 2.3. Valores del análisis de varianza (y estadísticos asociados) de la riqueza de plantas (datos ln-transformados) encontradas durante tres períodos de muestreo (período= 2008-2009, 2009-2010 y 2010-2011), en fragmentos agriculturizados y recuperados (tratamiento= A y R) ubicados en tres sitios representativos de la región pampeana (sitio= LC, SC y AN) con diferente heterogeneidad del paisaje (IDS= inferior, media, alta y superior). ANOVA de tres factores fijos (sitio, heterogeneidad del paisaje y período) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitios (sitio>tratamiento). Los valores de *p* en negrita señalan las relaciones que resultaron con diferencias estadísticas significativas.

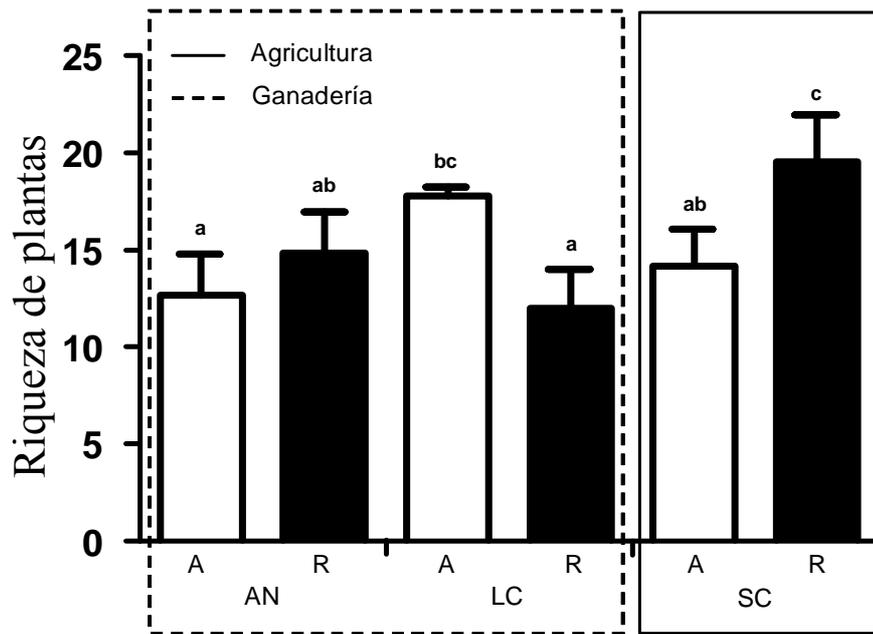


Figura 2.5. Riqueza de plantas en fragmentos de pastizal sometidos a dos tratamientos (R: recuperado y A: agriculturizado) en tres sitios de muestreo (AN, LC y SC) representativos de dos regímenes de uso predominante (Agricultura y Ganadería) en la región pampeana de Argentina. Datos consolidados de 3 períodos de muestreo (2008-2009, 2009-2010 y 2010-2011). Se muestran valores medios \pm error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias ($p < 0.05$). Se realizó un ANOVA de los valores de la riqueza de plantas en donde se consideraron los tratamientos anidados en los sitio (sitio>tratamiento). Para el análisis se transformaron los datos (ln-transformados), debido a que no se ajustaron a una distribución normal, pero aquí se graficaron los valores sin modificar para una mejor interpretación.

UAF Nativas	N = 22			
ANOVA	gl	F	<i>p</i>	Error
Modelo	9	1,31	0,3256	
Sitio	2	2,95	0,1955	(Sitio>Tratamiento)
Sitio>Tratamiento	3	0,73	0,5526	
Período	1	0,13	0,7206	
IDS	2	2,55	0,1191	
Sitio*IDS	1	0,01	0,9253	

Cuadro 2.4. Valores del análisis de varianza (y estadísticos asociados) de la abundancia de unidades de atracción floral (UAF) de especies de plantas nativas (datos ln-transformados) encontradas durante dos períodos de muestreo (período= 2009-2010 y 2010-2011), en fragmentos agriculturizados y recuperados (tratamiento= A y R) ubicados en tres sitios representativos de la región pampeana (sitio= LC, SC y AN) con diferente heterogeneidad del paisaje (IDS= inferior media, alta y superior). ANOVA de tres factores fijos (sitio, heterogeneidad del paisaje y período) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitios (sitio>tratamiento).

UAF Total ANOVA	N = 22 gl	F	<i>p</i>	Error
Modelo	9	6,29	0,0022	
Sitio	2	1,28	0,3973	(Sitio>Tratamiento)
Sitio>Tratamiento	3	5,85	0,0106	
Período	1	0,51	0,4882	
IDS	2	11,8	0,0015	
Sitio*IDS	1	0,01	0,9161	

Cuadro 2.5. Valores del análisis de varianza (y estadísticos asociados) de la abundancia de unidades de atracción floral (UAF) totales (datos ln-transformados) encontradas durante dos períodos de muestreo (período= 2009-2010 y 2010-2011), en fragmentos agriculturizados y recuperados (tratamiento= A y R) ubicados en tres sitios representativos de la región pampeana (sitio= LC, SC y AN) con diferente heterogeneidad del paisaje (IDS= inferior media, alta y superior). ANOVA de tres factores fijos (sitio, heterogeneidad del paisaje y período) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitios (sitio>tratamiento). Los valores de *p* en negrita señalan las relaciones que resultaron con diferencias estadísticas significativas.

UAF Exóticas ANOVA	N = 22 gl	F	<i>p</i>	Error
Modelo	9	14,32	0,0001	
Sitio	2	0,65	0,5825	(Sitio>Tratamiento)
Sitio>Tratamiento	3	26,84	0,0001	
Período	1	1,97	0,1863	
IDS	2	5,15	0,00242	
Sitio*IDS	1	1,18	0,2978	

Cuadro 2.6. Valores del análisis de varianza (y estadísticos asociados) de la abundancia de unidades de atracción floral (UAF) de especies de plantas exóticas (datos ln-transformados) encontradas durante dos períodos de muestreo (período= 2009-2010 y 2010-2011), en fragmentos agriculturizados y recuperados (tratamiento= A y R) ubicados en tres sitios representativos de la región pampeana (sitio= LC, SC y AN) con diferente heterogeneidad del paisaje (IDS= inferior media, alta y superior). ANOVA de tres factores fijos (sitio, heterogeneidad del paisaje y período) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitios (sitio>tratamiento). Los valores de *p* en negrita señalan las relaciones que resultaron con diferencias estadísticas significativas.

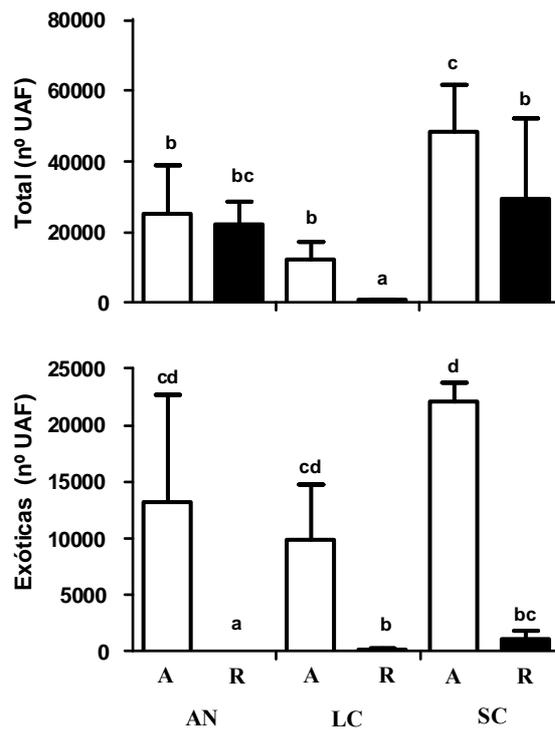


Figura 2.6. Número medio + 1 error estándar de unidades de atracción floral (UAF) del total de las plantas entomófilas (Total) y de las fracción de plantas exóticas (Exóticas) en fragmentos recuperados (R) y agriculturizados (A) de la región pampeana de Argentina. Cada tratamiento (por ejemplo, A en AN) reúne los datos de los dos períodos (2009-2010 y 2010-2011) de muestreo. Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias ($p < 0.05$). Para la comparación de las abundancias de UAF de plantas entomófilas (total y de especies exóticas) se realizó un ANOVA considerando los tratamientos (R y A) anidados en los sitios (LC, SC y AN). Los datos fueron ln-transformados, pero en la figura se muestran sin transformar para una mejor interpretación.

H2'	N = 20			
ANOVA	gl	F	<i>p</i>	Error
Modelo	9	11,96	0,0003	
Sitio	2	0,11	0,9023	(Sitio>Tratamiento)
Sitio>Tratamiento	3	9,12	0,0033	
Período	1	41,54	0,0001	
IDS	2	16,24	0,0007	
Sitio*IDS	1	4,32	0,0643	

Cuadro 2.7. Valores del análisis de varianza (y estadísticos asociados) del índice de especialización (H_2') de las redes de interacciones (datos ln-transformados) encontradas durante dos períodos de muestreo (período= 2009-2010 y 2010-2011), en fragmentos agriculturizados y recuperados (tratamiento= A y R) ubicados en tres sitios representativos de la región pampeana (sitio= LC, SC y AN) con diferente heterogeneidad del paisaje (IDS= inferior media, alta y superior). ANOVA de tres factores fijos (sitio, heterogeneidad del paisaje y período) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitios (sitio>tratamiento). Los valores de *p* en negrita señalan las relaciones que resultaron con diferencias estadísticas significativas.

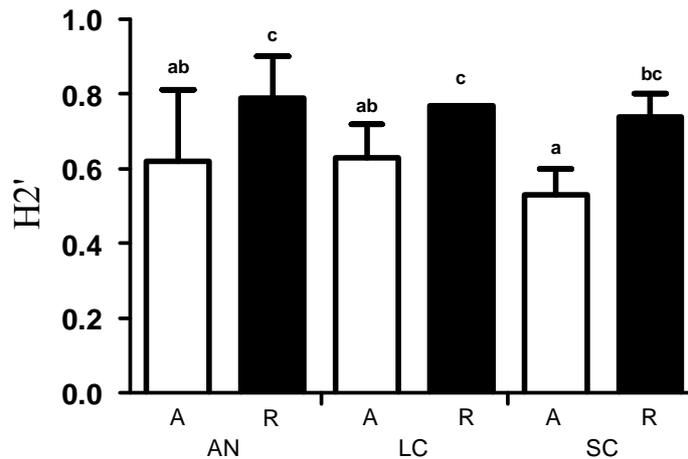


Figura 2.7. Valores medios \pm error estándar del grado de especialización (H_2') de las redes de interacciones planta-visitante floral, de fragmentos recuperados (R) y agriculturizados (A) de la región pampeana de Argentina. Cada tratamiento (por ejemplo, A en AN) reúne los datos de 2 períodos de muestreo (2009-2010 y 2010-2011). Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias ($p < 0.05$). Para las comparaciones se realizó un ANOVA considerando los tratamientos (R y A) anidados en los sitios (LC, SC y AN). Los datos fueron ln-transformados, pero en la figura se muestran sin transformar para una mejor interpretación.

CVR ANOVA	N = 22 gl	F	<i>p</i>	Error
Modelo	9	0,44	0,8904	
Sitio	2	0,3	0,7624	(Sitio>Tratamiento)
Sitio>Tratamiento	3	0,66	0,5922	
Período	1	0,6	0,4552	
IDS	2	0,21	0,8128	
Sitio*IDS	1	0,53	0,479	

Cuadro 2.8. Valores del análisis de varianza (y estadísticos asociados) de la tasa de visita de la comunidad (CVR) (datos ln-transformados) encontradas durante dos períodos de muestreo (período= 2009-2010 y 2010-2011), en fragmentos agriculturizados y recuperados (tratamiento= A y R) ubicados en tres sitios representativos de la región pampeana (sitio= LC, SC y AN) con diferente heterogeneidad del paisaje (IDS= inferior media, alta y superior). ANOVA de tres factores fijos (sitio, heterogeneidad del paisaje y período) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitios (sitio>tratamiento).

H ₂ '	N	R ²	
	17	0,39	
Coeficientes de regresión y estadísticos asociados			
Coefficiente	Estimador	T	<i>p</i>
Exo (ln)	-0,04	-2,74	0,017
Nat (ln)	0,00034	0,16	0,8741
IDS (ln)	0,07	0,47	0,6442
Cuadro de análisis de varianza			
	gl	F	<i>p</i>
Modelo	3	2,75	0,085
Exo (ln)	1	7,49	0,017
Nat (ln)	1	0,03	0,8741
IDS (ln)	1	0,22	0,6442

Cuadro 2.9. Análisis de las regresiones lineales múltiples entre el grado de especialización del sistema (H₂'), por una parte, y la heterogeneidad del paisaje (IDS), la abundancia de UAF de especies de plantas entomófilas nativas (Nat) y la abundancia de UAF de especies de plantas entomófilas exóticas (Exo), por la otra, para sitios de la región pampeana de Argentina. Datos de 2 períodos de muestreo (2009-2010 y 2010-2011). Para las regresiones sólo se consideraron los fragmentos que contuvieron conjuntamente especies exóticas y nativas. El valor de *p* en negrita muestra la única relación estadísticamente significativa. Los datos fueron ln-transformados.

2.4- Discusión

Los resultados muestran que hay marcadas diferencias en la abundancia de plantas entomófilas exóticas, en la riqueza de especies de visitantes florales, y en el grado de especialización de la comunidad, entre ambientes con cierto grado de conservación (ambientes recuperados) y aquellos que se encuentran bajo uso humano actual (ganadería y/o agricultura) en la región Pampeana de Argentina. Tales diferencias caracterizan, aunque sea parcialmente, el efecto genéricamente denominado agriculturización en este sistema de pastizal.

La riqueza de especies de plantas y visitantes florales se modifica en sitios agriculturizados. La agriculturización produce diferentes efectos en la riqueza de especies de plantas y visitantes florales. Cuando el sistema de producción predominante

fue la agricultura (SC), se observó una marcada disminución en la riqueza de especies de visitantes florales en los fragmentos agriculturizados. Además, la riqueza de plantas entomófilas dentro de fragmentos recuperados fue ligeramente mayor que en los fragmentos agriculturizados.

La agricultura intensiva actual emplea agroquímicos que disminuyen la biodiversidad (Altieri 1999). Los fragmentos recuperados actúan como sitios de protección, donde los insectos pueden encontrar sitios de nidificación, o mayores recursos alimentarios (Lentini *et al.* 2012). Cumpliendo una función similar en los fragmentos agriculturizados, los bordes de cultivo sostienen poblaciones de plantas entomófilas y sus visitantes florales (Olson y Wäckers 2007, Lentini *et al.* 2012, Torretta y Poggio en prensa). En nuestro estudio, la inclusión de bordes de cultivo al delimitar los fragmentos con agricultura (4 % del área total), favoreció el aumento de las especies de plantas entomófilas.

Las plantas exóticas producen grandes cantidades de recursos alimentarios, lo cual provoca que sean visitadas por numerosos visitantes florales, y ello determina que estas plantas sean consideradas supergeneralistas (Aizen *et al.* 2008). En los sitios con ganadería, la mayor abundancia de plantas entomófilas exóticas en los fragmentos agriculturizados, podría elevar la riqueza de especies de visitantes florales, y debido a ello no se produciría una diferencia significativa con los fragmentos conservados. Contrariamente, en los sitios con agricultura, el uso de insecticidas podría provocar una disminución en la riqueza de especies de visitantes florales. Si bien en este estudio la agriculturización no elevó significativamente la riqueza de especies de visitantes florales, existen ejemplos en donde la riqueza de especies aumenta en lugares disturbados, cuando el disturbio está relacionado con un aumento en la heterogeneidad del paisaje (Quintero *et al.* 2010).

La ganadería provocó efectos diferentes según la intensidad del pastoreo. Cuando la intensidad de uso fue mayor (AN) no se detectaron diferencias significativas con los fragmentos recuperados en la riqueza de especies de plantas entomófilas y visitantes florales, pero en los lugares con menor intensidad de uso (LC) los fragmentos pastoreados mostraron mayor riqueza de especies de plantas entomófilas. En los sitios con ganadería, el uso infrecuente de herbicidas e insecticidas podría favorecer la presencia de especies de plantas entomófilas exóticas y de visitantes florales. Más aún, se sabe que el pastoreo favorece la introducción de especies de plantas exóticas en ecosistemas de pastizal, provocando el aumento en la riqueza de las especies (Chaneton *et al.* 2002). Esto podría explicar por qué los fragmentos con ganadería no presentaron diferencias en la riqueza de especies de visitantes florales en comparación con los recuperados.

LC presentó una mayor riqueza de plantas entomófilas en los fragmentos agriculturizados que dentro del fragmento recuperado. Esto sugiere que el pastoreo moderado, a través del disturbio generado por el pisoteo y/o la redistribución de materia orgánica por las heces del ganado, genera parches de alta calidad para la instalación de plantas entomófilas. Simultáneamente, en el fragmento recuperado (donde el ganado no consume pasto) el crecimiento vegetativo de las gramíneas domina al de las plantas entomófilas (Chaneton *et al.* 2002). Por el contrario, en AN las riquezas de especies de plantas entomófilas y de visitantes florales no exhibieron diferencias significativas entre los fragmentos recuperados y los agriculturizados. Los visitantes florales podrían estar utilizando los fragmentos recuperados como sitios de nidificación, y visitar los fragmentos agriculturizados debido a la gran cantidad de recursos alimentarios ofrecidos en ellos (principalmente por las plantas exóticas). Los resultados obtenidos en la tesis, en relación a las comparaciones entre sitios con ganadería o agricultura, deberían

utilizarse como punto de partida de nuevas investigaciones debido a la escasez de réplicas en los análisis (dos sitios con ganadería y uno con agricultura).

La agriculturización modifica la funcionalidad del ecosistema. En este estudio se observó que las frecuencias de visita no mostraron diferencias significativas entre fragmentos recuperados y agriculturizados, independientemente del estado de conservación del sistema. Sin embargo, el grado de especialización de la comunidad (H_2') fue mayor en los fragmentos recuperados (es decir, mejor conservados). Aizen y colaboradores (2008) encontraron que en las redes de interacciones planta-visitante floral, las especies exóticas no alteran la conectividad de la red de interacción. Simultáneamente, estos autores mencionaron que los enlaces son transferidos de las especies generalistas nativas a las especies exóticas súper-generalistas. Al igual que en ese estudio, los resultados de este capítulo indican que en los fragmentos recuperados y en los agriculturizados las interacciones ocurren con igual frecuencia, pero se encuentran distribuidas diferencialmente entre las especies de plantas que componen la comunidad. En la comunidad agriculturizada los visitantes florales distribuyeron sus visitas de manera más homogénea entre todas las especies florales, con lo cual las redes de interacciones en los fragmentos agriculturizados resultaron más generalistas que en los fragmentos recuperados.

Weiner y colaboradores (2011), trabajando en pastizales con diferentes intensidades de uso, no encontraron diferencias significativas en el grado de especialización de la comunidad (H_2'). Los fragmentos recuperados (ambientes más conservados) estudiados en esta tesis presentaron un grado de especialización mayor que los ambientes agriculturizados. Así, esta tesis aporta el primer registro de un cambio en la distribución de las interacciones por parte de los visitantes florales de una comunidad, en respuesta a la agriculturización. Una distribución de los recursos más

heterogénea generaría nichos tróficos más especializados, provocando una mayor estabilidad al disminuir la competencia por recursos (Blüthgen 2010, Blüthgen y Klein 2011). Por lo tanto, los fragmentos recuperados poseen mayor estabilidad y complementariedad que los fragmentos agriculturizados en el uso de los recursos, lo que provoca un aumento en la especialización (Blüthgen y Klein 2011, Fründ *et al.* 2010). Por otro lado, en los fragmentos con mejor estado de conservación las redes de interacciones podrían mostrar un mayor grado de especialización debido a la presencia de una elevada cantidad de especies que se comportan como especialistas. El índice H_2' podría relacionarse mejor con un índice de selectividad de especies (Marcelo Aizen, comentario personal). En tal caso, las especies de los fragmentos agriculturizados estarían seleccionando un menor número de especies para interactuar, aumentando la competencia interespecífica y, a la vez, la posibilidad de deposición de polen heteroespecífico en los estigmas.

En los fragmentos agriculturizados fue común la presencia de plantas exóticas que, debido a su gran abundancia, podrían ser la principal (o única) fuente de recursos para los visitantes florales. A la vez, las especies de planta exóticas podrían modificar el comportamiento de forrajeo de los visitantes florales, y provocar una redistribución de las interacciones, generando ambientes más generalistas en donde las interacciones se reparten de manera más homogénea entre las especies de plantas de la comunidad (Memmott y Waser 2002, Aizen *et al.* 2008). La abundancia de unidades de atracción floral de especies exóticas explicó la variación en la especialización de las redes, ya que se observó un aumento en la especialización con la disminución en la abundancia de las UAF de plantas exóticas. Esta variación podría atribuirse también a la interacción entre la agriculturización y la abundancia de UAF, debido a que los dos factores no son independientes. En este estudio se detectó una relación que podría atribuirse a los

cambios generados por el aumento en la abundancia de especies de plantas exóticas, en el grado de especialización en las redes de interacciones planta-visitante floral.

La heterogeneidad del paisaje afectó diferentes atributos relacionados con la estructura y funcionalidad del sistema. Si bien en este capítulo no se profundizó en cómo estos cambios pueden afectar el servicio de polinización, la heterogeneidad del paisaje se incluyó como un factor en el análisis estadístico, para diferenciar su efecto del de la agriculturización. En el capítulo 5 de la tesis se prestará especial importancia al efecto de la heterogeneidad del paisaje sobre el servicio de polinización.

Los resultados disponibles permiten establecer que la hipótesis de que la agriculturización cambia la estructura de las redes planta-visitante floral originales fue en parte plausible, debido a que las predicciones no se cumplieron en igual grado para todos los organismos y tipos de uso de la tierra (predicciones a y b), ni para todos los indicadores de funcionalidad del sistema planta-polinizador (predicción c), ni para la heterogeneidad del paisaje (d).

CAPÍTULO 3

Efecto de la agriculturización y de la heterogeneidad del paisaje sobre el servicio de transporte de polen por insectos

3.1- Introducción

La agriculturización modifica la estructura y las funciones ecosistémicas de un paisaje natural (Kremen *et al.* 2007). En el agroecosistema resultante, las diversidades de algunos grupos de organismos pueden haber variado respecto del sistema original (capítulo 2 de la tesis, Altieri 1999) y este hecho provoca cambios en los servicios ecosistémicos prestados por dichos organismos. La polinización es uno de los servicios que pueden verse modificados, al alterarse las poblaciones de visitantes florales que realizan el transporte del polen, o al modificarse la calidad del transporte polínico (Larson *et al.* 2006, Garibaldi *et al.* 2011).

En general, los estudios sobre las interacciones planta-visitante floral a nivel de comunidad se basan generalmente en el análisis de redes obtenidas a partir de la observación de visitas a las especies vegetales en flor (Vázquez *et al.* 2009). Sin embargo, también es posible construir redes de interacciones a partir del estudio de la riqueza y abundancia del polen transportado por los visitantes florales (Figura 3.1) (Forup y Memmott 2005). Estas redes de transporte de polen proveen información desde la “perspectiva de la planta” sobre sus posibles polinizadores. Las perspectivas de las plantas y de los visitantes florales pueden ser diferentes. Por ejemplo, en un mismo sitio la comunidad de polinizadores puede diferir entre fragmentos recuperados y fragmentos agriculturizados (por disminución de la abundancia, e incluso desaparición

de algunas especies de visitantes en los fragmentos agriculturizados), pero si el transporte de polen eficiente entre plantas de la misma especie no sufriera diferencias, en los fragmentos agriculturizados las plantas podrían tener un servicio de polinización de igual calidad que en los fragmentos recuperados (Forup y Memmott 2005). Más aún, las redes de transporte de polen representan mejor los nichos ecológicos de las plantas, al mostrar cuáles son las especies de visitantes florales que realmente están transportando granos de polen de cada especie.

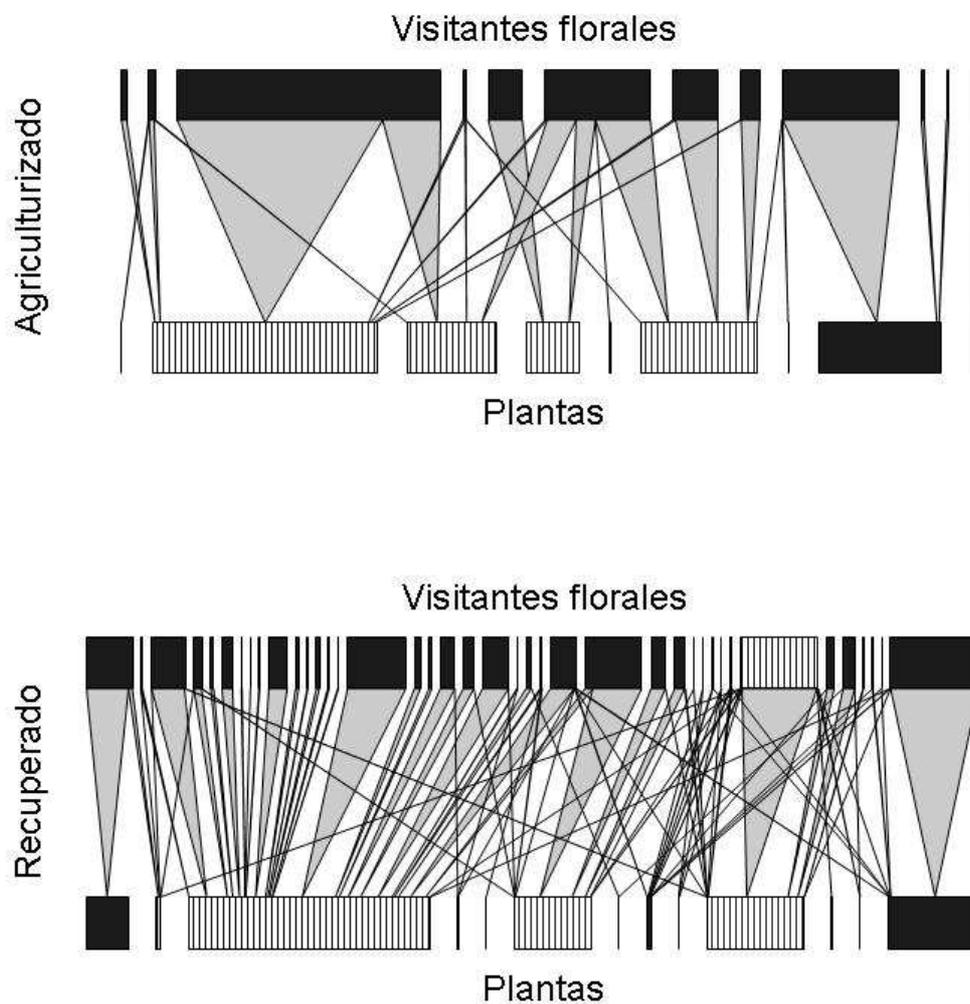


Figura 3.1. Representaciones gráficas de dos redes de interacciones correspondientes a un fragmento de pastizal recuperado y otro agriculturizado, basadas en datos de transporte de polen del último período de muestreo (2010-2011) en el sitio SC. El ancho de los vínculos es proporcional a la cantidad de polen transportado (perteneciente a una especie o grupo de especies de plantas entomófilas) por una especies de visitantes floral. En negro se representan las especies de plantas y visitantes florales nativos, y con áreas rayadas las especies exóticas. Las dos redes de transporte de polen, pertenecen a los mismos fragmentos que las mostradas en la Figura 2.1.

Las redes de transporte de polen pueden brindar información precisa acerca de la manera en que el transporte influye sobre el servicio de polinización en los agroecosistemas. Esta influencia puede darse a través de: 1) la cantidad de polen transportado, 2) la calidad de las cargas polínicas (diversidad y especificidad del polen transportado), y 3) la relación entre la cantidad de pólenes de especies nativas y exóticas (Lopezaraiza *et al.* 2007). Existen menos de una decena de redes de transporte de polen publicadas (Forup y Memmott 2005, Gibson *et al.* 2006, Lopezaraiza *et al.* 2007, Forup *et al.* 2008, Bosch *et al.* 2008, Alarcón 2010, Olesen *et al.* 2011, Devoto *et al.* 2011, Popic *et al.* 2012), y ninguna de ellas se ha empleado para la estimación de un efecto antrópico como la agriculturización, ni menos aún, ha sido construida en sitio alguno de la región pampeana. En general, las redes de transporte de polen se utilizaron para corroborar las características estructurales deducidas de redes de interacciones obtenidas de la observación y cuantificación de visitas (Alarcón 2010, Popic *et al.* 2012). Sólo un estudio ha evaluado el impacto de una especie exótica sobre la comunidad de especies nativas coflorecidas, empleando a la vez redes de interacciones y de transporte de polen (Lopezaraiza *et al.* 2007).

El servicio de polinización depende de la frecuencia y la calidad de las visitas de los visitantes florales (Popic *et al.* 2012). Para determinar la calidad de las visita es importante estimar la cantidad y la procedencia del polen que transportan los visitantes florales de una comunidad (Alarcón 2010, Jacobs *et al.* 2010, Popic *et al.* 2012). Además, conocer la forma en la cual el polen está circulando dentro de una red planta-visitante floral es importante para determinar las interacciones interespecíficas entre las plantas de una comunidad (Popic *et al.* 2012). Por ejemplo, los polinizadores pueden funcionar como vectores de enfermedades (Ferrari *et al.* 2006, Card *et al.* 2007), y diseminar éstas entre las especies de plantas que los comparten.

Las redes de transporte de polen de comunidades naturales sufren modificaciones en presencia de especies de plantas exóticas (Lopezaraiza *et al.* 2007). La agriculturización favorece el establecimiento de especies de plantas exóticas (capítulo 2 de la tesis y citas allí), que pueden influir sobre el servicio de polinización brindado por los visitantes florales nativos (Morales y Traveset 2008). En presencia de especies exóticas, las redes de interacciones tienden a ser más generalistas, y las cargas polínicas transportadas tienden a verse dominadas por polen de especies exóticas (Lopezaraiza *et al.* 2007). Además, los visitantes florales exóticos como *Apis mellifera* pueden transportar preferencialmente polen de especies de plantas exóticas, favoreciendo su polinización y generando complejos invasores (Olesen *et al.* 2002). La conducta generalista y promiscua presentada por *A. mellifera* puede incrementar los niveles de solapamiento de nicho entre las especies de plantas de una comunidad (Vidal y Ramírez 2005). Se sabe también que la intensificación del uso de la tierra puede generar un aumento en los niveles de solapamiento de nicho en plantas. Por ejemplo, en comunidades modificadas o en condiciones sucesionales tempranas se comprobaron mayores niveles de solapamiento de nichos en plantas (Ramírez 2005).

Las interacciones planta-polinizador en los fragmentos agriculturizados tienden a ser más generalistas que en los fragmentos recuperados (capítulo 2 de la tesis), fenómeno que en otros sistemas se ha atribuido a la presencia de especies de plantas exóticas (Memmott y Waser 2002, Aizen *et al.* 2008). Por lo tanto, se pueden hacer varias predicciones respecto del transporte de polen en el sistema bajo estudio. Por un lado, se espera que (Hipótesis 1) los visitantes florales de fragmentos agriculturizados transporten cargas polínicas más diversas que los de fragmentos recuperados. Entonces (1-a) la diversidad y equitatividad de polen en las cargas polínicas de los visitantes florales será mayor en los fragmentos agriculturizados que en los recuperados, (1-b) los

nichos de las plantas y de los visitantes florales se encontrarán más solapados en los fragmentos agriculturizados que en los fragmentos recuperados. Esto estará favorecido por la existencia de una mayor abundancia de especies de plantas exóticas. Además, (1-c) la cantidad media de especies de visitantes florales utilizada para el transporte de polen por una especie de planta será mayor en los fragmentos agriculturizados que en los recuperados, y (1-d) todos los cambios mencionados se encuentran modulados por la heterogeneidad del paisaje. Por otro lado, debido a la mayor abundancia de especies de plantas exóticas en fragmentos agriculturizados y a las grandes cantidades de polen que ellas producen (Chittka y Schürkens 2001, Lopezaraiza *et al.* 2007), podría esperarse que (Hipótesis 2) exista una dominancia de polen de plantas exóticas en las cargas polínicas de los visitantes florales de los fragmentos agriculturizados. Por lo tanto, se predice que (2-a) la cantidad de polen de plantas exóticas en las cargas polínicas de los visitantes de fragmentos agriculturizados será mayor que en los fragmentos recuperados.

3.2 Material y métodos

Para cumplir los objetivos de este capítulo, se utilizaron los visitantes florales capturados sobre las transectas recorridas en el último período de muestreo (2010-2011). Los visitantes florales fueron capturados en frascos de sacrificio, y mantenidos separados entre sí con trozos de papel para evitar la contaminación de polen por el contacto entre especímenes. Posteriormente, para obtener las muestras de polen, en el laboratorio y bajo lupa binocular, se utilizaron pequeños cubos (ca. 18 mm³) de gelatina-glicerina con safranina (Kearns y Inouye 1993). Con una pinza de punta fina, estos cubos se frotaron sobre el cuerpo de los visitantes florales, evitando pasar sobre

las regiones del cuerpo que tenían polen que no se encontraba disponible para la polinización (ej., escopas en hembras de abejas). Luego, el cubo de gelatina-glicerina impregnado de polen se fundió sobre un portaobjeto y se cubrió con un cubreobjeto. Los 576 preparados semidefinitivos (171 de LC, 223 de SC y 182 de AN) obtenidos, correspondientes a 117 especies de visitantes florales (Apéndices 1, 2 y 3), se estudiaron al microscopio.

Para la identificación de las cargas polínicas transportada por los visitantes florales, los preparados se observaron a 400x de aumento, y se compararon con una colección de referencia obtenida de las 141 especies de plantas entomófilas encontradas en los sitios de estudio (ver capítulo 2 de la tesis). Para la determinación de la cantidad de granos de polen, cuando los preparados contenían menos de 2000 granos de una especie polínica, se recorrió el preparado y se contaron todos los granos. En los preparados con densidades polínicas altas (>2000granos) se recorrieron bandas no superpuestas que sumaban el 50 % del preparado (para un abordaje comparable ver Bosch *et al.* 2009). Para cada especie polínica, el valor medio de granos por banda se multiplicó por el número total de bandas del preparado, para estimar el número total de granos. La presencia de 10 granos o más de una misma especie en un mismo preparado se consideró como prueba de la existencia de una visita (Bosch *et al.* 2009). Algunos pares o grupos de especies de plantas filogenéticamente emparentadas (*Conium maculatum* y *Ammi* spp., *Carduus acanthoides* y *Cirsium vulgare*; *Eryngium horridum* y *Eryngium elegans*; *Lactuca* sp. y *Sonchus* sp.; *Hypochoeris* sp. y *Crepis* sp.; *Baccharis ulicina* y *Baccharis gilliesii*), se trataron como complejos polínicos, debido a que la semejanza de sus granos de polen hizo imposible diferenciarlos en las condiciones de observación señaladas.

Los datos se utilizaron para construir 11 redes cuantitativas de interacciones. Al igual que lo descrito en el capítulo 2, cada red se obtuvo de la suma de los datos de un período de muestreo en el mismo fragmento, pero en lugar de emplear la frecuencia de visitas como indicador del valor de la interacción, se utilizó el número total de granos de polen de una especie de planta transportado por una especie de visitante floral. Algunos visitantes florales como *Oxysarcodexia varia* y *Tricharaea occidua* (en LC), *Chauliognathus scriptus* (en SC) y *Apis mellifera* (en AN), fueron muy abundantes en algunas transectas. Cuando esto ocurrió, sólo se estimaron las cargas polínicas corporales de una porción de los individuos registrados, y el valor medio de los granos transportados se multiplicó por el número total de individuos registrados en el campo, incluyendo los capturados y los simplemente observados. Concretamente, en LC, mientras se recorrían las transectas se capturaron 42 individuos de *Oxysarcodexia varia* y se observaron otros 50, y se capturaron 18 individuos de *Tricharaea occidua* y se observaron 76 más. En SC se capturaron 27 individuos de *Chauliognathus scriptus* y se observaron otros 20, mientras que en AN se capturaron 62 y se observaron otros 88 individuos de *Apis mellifera*.

Las redes de interacciones se construyeron con los datos de transporte de polen de 541 individuos (162 de LC, 204 de SC y 174 de AN) pertenecientes a 117 especies de visitantes florales (14 en LC, 56 en SC y 58 en AN). Los 35 especímenes restantes eran principalmente pequeños coleópteros y dípteros, y transportaron menos de 10 granos de polen, por lo que no fueron considerados en el análisis.

Para poner a prueba la hipótesis 1, las once redes de transporte de polen se analizaron con el programa de estadística R (R Development Core Team 2007), y se obtuvieron varios indicadores. Para evaluar la predicción 1-a) se calcularon los índices de diversidad y de equitatividad de interacciones de Shannon. Estos índices indican la

cantidad (diversidad) y la distribución (equitatividad) de las interacciones entre las especies interactuantes (ambos varían entre 0 y ∞). Se realizaron ANOVAs en donde se utilizaron dos factores fijos ‘sitio’ (LC, SC y AN) y ‘heterogeneidad del paisaje’ (inferior, medio, alto y superior) (ver capítulo 2 de la tesis), y un factor aleatorio ‘tratamientos’ (agriculturizado y recuperado). Adicionalmente, para poner a prueba las predicciones 1-b, 1-c- y 1-d se recalcularon las 11 redes sólo con las interacciones que incluían a las especies de plantas nativas, retirando las especies de plantas exóticas del análisis (factor en el análisis llamado ‘red’). Para la predicción 1-b) se calculó el índice de solapamiento de nicho (estimación cuantitativa) en plantas y visitantes florales de las redes de interacciones completa (total) y de las redes de interacciones que sólo incluyeron a las especies de plantas nativas (nativa). El solapamiento de nicho indica cuántas especies de un gremio (plantas) comparten las especies del otro gremio (visitantes florales). Esta estimación de la competencia por un recurso puede variar entre 0 (sin solapamiento) y 1 (solapamiento total). Con los valores de solapamiento de nicho obtenidos para cada uno de los fragmentos, se realizaron ANOVAs en donde se utilizaron tres factores fijos ‘sitio’ (LC, SC y AN), ‘heterogeneidad del paisaje’ (inferior, media, alta y superior) y ‘red’ (total y nativa), y un factor aleatorio ‘tratamientos’ (agriculturizado y recuperado). La predicción 1-c) se evaluó mediante un ANOVA de la cantidad media de especies de transportadores de polen por especie de planta, comparando tratamientos (índice ‘*generality*’). El índice *generality* se creó para estimar el número medio de especies huésped por parasitoide (Tylianakis *et al.* 2007), pero se puede usar análogamente para calcular el número medio de especies de visitante floral que interactúan por especie de planta, para el transporte de polen. Al igual que para el solapamiento de nicho, el ANOVA utilizó tres factores fijos (sitio, heterogeneidad del paisaje y red) y un factor aleatorio (tratamiento). La predicción 1-d)

se evaluó mediante la utilización del factor ‘heterogeneidad del paisaje’ en todos los ANOVAs, mientras que el factor ‘red’ permitió estimar el efecto de las especies exóticas sobre el solapamiento de nicho y el índice *generality*. Los datos fueron ln-transformados cuando no se ajustaron a una distribución normal. Para representar la estructura jerárquica de los datos, en todos los ANOVAs se consideraron los tratamientos anidados en los sitios (sitio>tratamiento). Para determinar las diferencias entre las medias de los tratamientos, se realizaron prueba de LSD Fisher *a posteriori*.

Para poner a prueba la hipótesis 2, la predicción 2-a) se evaluó mediante un análisis del efecto del sitio (LC, SC y AN), del tratamiento (recuperado y agriculturizado) y del origen geográfico del polen de las plantas transportado (exótica y nativa) sobre la proporción relativa de polen en las cargas transportadas por los visitantes florales, usando análisis jerárquicos log-lineales (Agresti 2002). El análisis jerárquico log-lineal se realizó con el programa NCSS versión 6.0.22 (1997), mientras que los ANOVAs se realizaron con el programa Infostat (Di Rienzo *et al.* 2008).

3.3- Resultados

En total se contaron alrededor de 748.000 granos de polen pertenecientes a 54 especies (o complejos de especies) polínicas (20 especies en LC, 21 en SC y 27 en AN), muchas de las cuales fueron registradas en más de un sitio de muestreo. Al comparar las redes de transporte de polen con las redes de visita, registradas en el último período de muestreo (2010-2011) para los 11 fragmentos de estudio, se registró una mayor riqueza de plantas (ANOVA, $F= 7,71$; $p < 0,05$) en las redes de transporte de polen (valor medio= 11,27) que en las redes de visita (valor medio= 6,18). Por otra parte, la riqueza de visitantes florales se mantuvo constante (datos ln transformados; ANOVA, $F= 0,01$;

$p = 0,9281$), entre en la redes de transporte de polen (valor medio sin transformar = 16,55) en comparación a las redes de visitación (valor medio sin transformar = 17,27). El número medio de granos de polen de plantas nativas transportado por visitante no difirió entre sitios (para LC, $N = 598,84$; para SC, $N = 712,33$; para AN, $N = 985,28$; $F = 1,59$, $p = 0,2$) pero sí hubo diferencias significativas para el polen de plantas exóticas (para LC, $E = 61,8$; para SC, $E = 1955,27$; para AN, $E = 1215,42$; $F = 6,73$, $p = 0,0014$).

Los índices de diversidad y equitatividad de Shannon no fueron significativamente diferentes entre los fragmentos agriculturizados y los recuperados (Diversidad: $F = 0,06$; $p = 0,1334$ y Equitatividad: $F = 7,75$; $p = 0,1164$) (Cuadro 3.1 y 3.2 respectivamente). Los valores de solapamiento de nicho de las plantas fueron significativamente diferentes entre fragmentos agriculturizados y recuperados para el sitio SC pero no para el sitio AN (Figura 3.2; Cuadro 3.3). No se contaron con valores de solapamiento de nicho para el fragmento recuperado de LC ya que las redes de interacciones obtenidas para este fragmento fueron muy pequeñas. Los nichos de las plantas calculados a partir de las redes que sólo incluyeron a las plantas nativas resultaron menos solapados que los nichos calculados con el total de las plantas ($F = 2,81$, $p = 0,0177$). Las redes de especies de plantas nativas se solaparon 42% menos que las redes completas (Figura 3.3). Por otro lado, no se hallaron diferencias significativas en el solapamiento de nicho de los visitantes florales ($F = 1,67$; $p = 0,2413$) (Cuadro 3.4).

Diversidad ANOVA	N = 10 gl	F	<i>p</i>	Error
Modelo	7	13,56	0,07	
Sitio	2	0,06	0,9414	(Sitio>Tratamiento)
Sitio>Tratamiento	2	6,5	0,1334	
IDS	2	29,51	0,0328	
Sitio*IDS	1	22,11	0,0424	

Cuadro 3.1. Valores del análisis de varianza (y estadísticos asociados) del índice de diversidad obtenido de las redes transporte de polen encontradas durante el último período de muestreo (2010-2011), en fragmentos agriculturizados y recuperados (tratamiento= A y R) ubicados en tres sitios representativos de la región pampeana (sitio= LC, SC y AN) con diferente heterogeneidad del paisaje (IDS= inferior, media, alta y superior). ANOVA de dos factores fijos (sitio, heterogeneidad del paisaje) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitios (sitio>tratamiento). Los valores de *p* en negrita señalan las relaciones que resultaron con diferencias estadísticas significativas.

Equitatividad ANOVA	N = 11 gl	F	<i>p</i>	Error
Modelo	8	4,8	0,1839	
Sitio	2	0,00029	0,9997	(Sitio>Tratamiento)
Sitio>Tratamiento	3	7,75	0,1164	
IDS	2	0,36	0,7368	
Sitio*IDS	1	14,39	0,063	

Cuadro 3.2. Valores del análisis de varianza (y estadísticos asociados) del índice de equitatividad obtenido de las redes transporte de polen encontradas durante el último período de muestreo (2010-2011), en fragmentos agriculturizados y recuperados (tratamiento= A y R) ubicados en tres sitios representativos de la región pampeana (sitio= LC, SC y AN) con diferente heterogeneidad del paisaje (IDS= inferior, media, alta y superior). ANOVA de dos factores fijos (sitio, heterogeneidad del paisaje) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitios (sitio>tratamiento).

Nicho plantas	N = 20			
ANOVA	gl	F	<i>p</i>	Error
Modelo	10	4,56	0,0161	
Sitio	2	2,56	0,2742	(Sitio>Tratamiento)
Sitio>Tratamiento	2	4,45	0,0453	
IDS	2	0,66	0,5418	
Red	1	8,39	0,0177	
Sitio*IDS	1	2,81	0,1281	
Sitio*Red	2	0,29	0,7517	

Cuadro 3.3. Valores del análisis de varianza (y estadísticos asociados) del índice de solapamiento de nicho para plantas (datos ln-transformados) obtenido de las redes transporte de polen encontradas durante el último período de muestreo (2010-2011), en fragmentos agriculturizados y recuperados (tratamiento= A y R) ubicados en tres sitios representativos de la región pampeana (sitio= LC, SC y AN) con diferente heterogeneidad del paisaje (IDS= inferior, media, alta y superior). El cálculo se realizó para redes con el total de las plantas y sólo con especies nativas (red= Total y Nativa). ANOVA de tres factores fijos (sitio, heterogeneidad del paisaje y red) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitios (sitio>tratamiento).

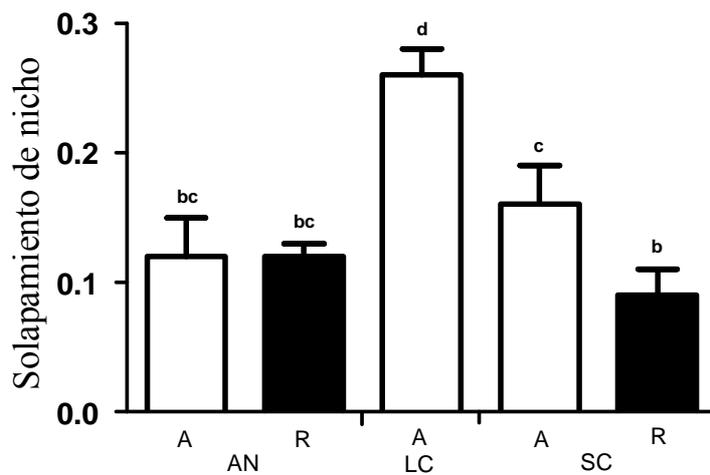


Figura 3.2. Valores medios +1 error estándar del solapamiento de nicho para plantas en fragmentos agriculturizados y recuperados representativos de tres sitios del pastizal pampeano de Argentina. Los valores de solapamiento de nicho se obtuvieron del análisis de las redes de transporte de polen obtenidas en el último período de muestreo (2010-2011). Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias ($p < 0.05$). Para las comparaciones se realizó un ANOVA considerando los tratamientos (R y A) anidados en los sitios (LC, SC y AN). Los datos fueron ln-transformados, pero en la figura se muestran sin transformar para una mejor interpretación.

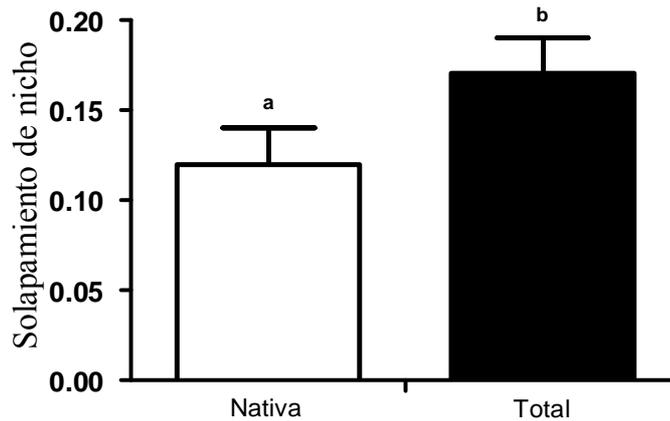


Figura 3.3. Valores medios + 1 error estándar del solapamiento de nicho para plantas, comparando las redes de interacciones que solo incluyeron las especies de plantas nativas (Nativa) y la redes de interacciones completas (Total) de tres sitios del pastizal pampeano de Argentina. Los valores de solapamiento de nicho se obtuvieron del análisis de las redes de transporte de polen obtenidas en el último período de muestreo (2010-2011). Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias ($p < 0.05$). Para la comparaciones se realizó un ANOVA considerando los tratamientos (R y A) anidados en los sitios (LC, SC y AN). Los datos fueron ln-transformados, pero en la figura se muestran sin transformar para una mejor interpretación.

Nicho V.florales		N = 20		
ANOVA	gl	F	<i>p</i>	Error
Modelo	11	5,58	0,007	
Sitio	2	14,76	0,028	(Sitio>Tratamiento)
Sitio>Tratamiento	3	1,67	0,2413	
IDS	2	0,55	0,5934	
Red	1	1,02	0,3382	
Sitio*IDS	1	4,4	0,0655	
Sitio*Red	2	0,21	0,8157	

Cuadro 3.4. Valores del análisis de varianza (y estadísticos asociados) del índice de solapamiento de nicho para visitantes florales (datos ln-transformados) obtenido de las redes transporte de polen encontradas durante el último período de muestreo (2010-2011), en fragmentos agriculturizados y recuperados (tratamiento= A y R) ubicados en tres sitios representativos de la región pampeana (sitio= LC, SC y AN) con diferente heterogeneidad del paisaje (IDS= inferior, media, alta y superior). El calculo se realizó para redes con el total de las plantas y solo con especies nativas (red= Total y Nativa). ANOVA de tres factores fijos (sitio, heterogeneidad del paisaje y red) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitios (sitio>tratamiento).

En SC la mayor parte del polen registrado fue transportado dentro de los fragmentos recuperados (72%, vs. 28% transportado en los fragmentos agriculturizados; Figura 3.4-a) mientras que en LC y AN la proporción fue mayor en los fragmentos recuperados (Figura 3.4-a, 90% vs. 10% y 84% vs. 16% respectivamente). En los tres sitios la diferencia entre tipos de fragmento fue estadísticamente significativa (Cuadro 3.5). En SC el 77% y en AN el 68% del polen total transportado correspondió a especies exóticas, mientras que en LC la mayor parte (casi 100%) del polen transportado correspondió a especies nativas (Figura 3.4-b). Las diferencias fueron significativas en ambos sitios (Cuadro 3.5). Considerando los tres sitios simultáneamente, la proporción de especies exóticas en el polen total transportado fue significativamente mayor que la ocupada por polen de nativas, tanto en fragmentos recuperados cuanto en agriculturizados (Figura 3.4-c y Cuadro 3.5).

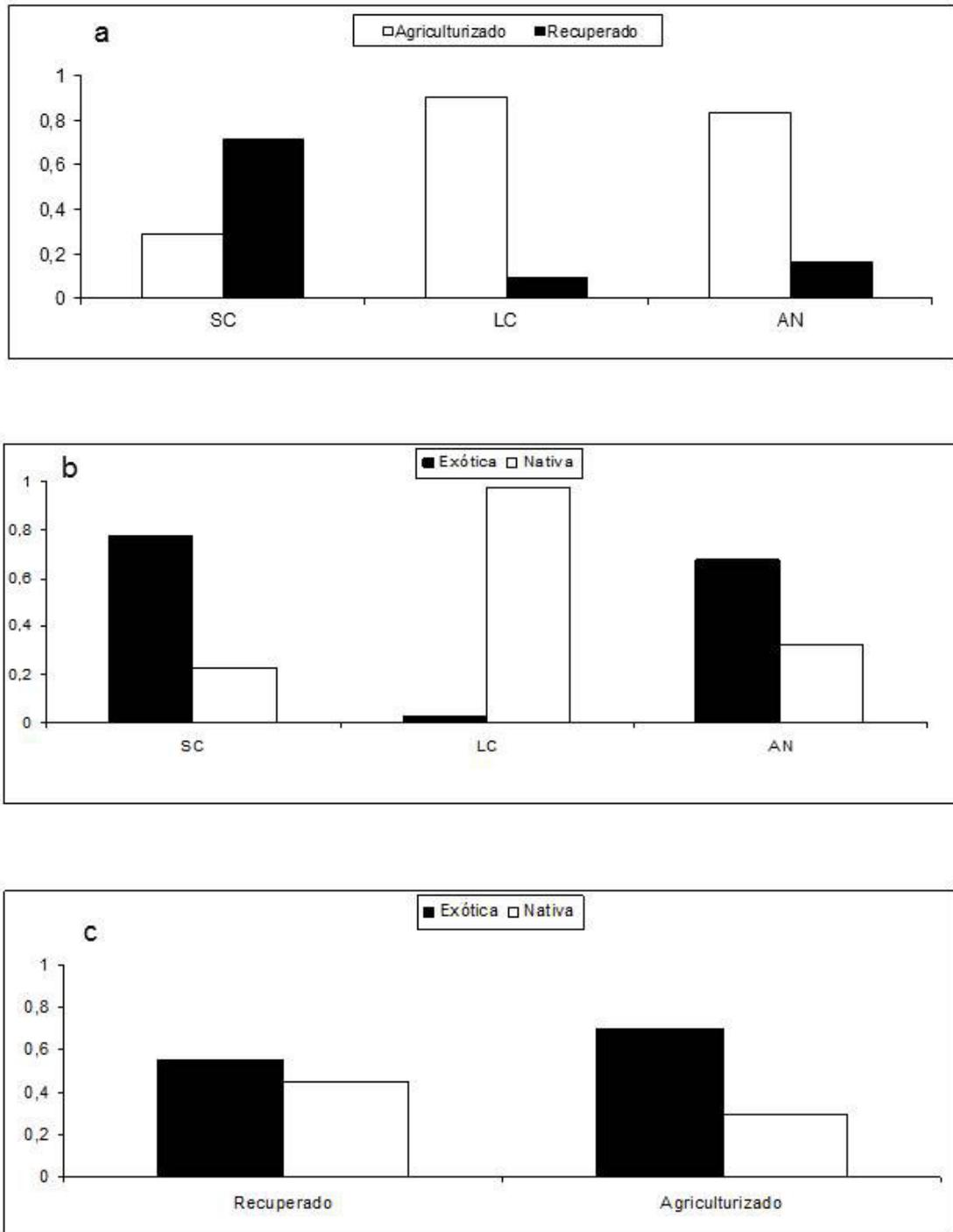


Figura 3.4. Partición proporcional del polen total transportado según sitio de muestreo y tipo de fragmento (a), según sitio de muestreo y origen geográfico de la planta (b), y según tipo de fragmento y origen geográfico de la planta para el conjunto de los tres sitios (c), en pastizales de la región pampeana de Argentina. En a) y b) LC, SC y AN son los sitios de muestreo.

Efecto	Grados de libertad	Chi-cuadrado parcial	<i>P</i>
A (sitio)	2	264866,34	<0,0001
B (tratamiento)	1	57331,45	<0,0001
C (origen)	1	83456,68	<0,0001
AB (sitio x tratamiento)	2	513990,40	<0,0001
AC (sitio x origen)	2	416425,66	<0,0001
BC (tratamiento x origen)	1	201568,27	<0,0001
ABC (sitio x origen x tratamiento)	11	1206739,92	<0,0001

Cuadro 3.5. Resultados de análisis jerárquico log-lineal del efecto del sitio (A), del tratamiento (B) y del origen geográfico (C) sobre la proporción de polen transportado por visitantes florales (ver figura 3.4) en pastizales de la región pampeana de Argentina. Los valores de *p* en negrita muestran los efectos que presentaron valores significativos. El análisis se realizó con los valores totales de polen que se encontraron disponibles para polinización sobre los visitantes florales capturados en el último período de muestreo (2010-2011).

No se encontraron diferencias significativas entre tratamientos al comparar la cantidad media de especies de transportadores de polen por especie de planta ($F= 2,96$; $p= 0,084$) (Cuadro 3.6). Sin embargo, las redes que sólo incluyeron a las plantas nativas resultaron con menor cantidad de especies de transportadores de polen por especie de planta que las calculadas con el total de las plantas ($F= 8,88$, $p= 0,0138$) (Cuadro 3.6). En las redes de plantas nativas la cantidad de especies de transportadores de polen por especie de planta fue 32% menor a la registrada en las redes con el total de las especies de plantas (Figura 3.5).

La diversidad de interacciones de Shannon fue la única variable calculada que acusó un efecto tanto del factor heterogeneidad del paisaje (IDS: $F= 29,51$; $p= 0,0328$), como de la interacción entre los factores heterogeneidad del paisaje y sitio (IDS*sitio: $F= 22,51$; $p= 0,0424$) (Cuadro 3.1).

Generality ANOVA	N = 22 gl	F	p	Error
Modelo	11	2,84	0,0558	
Sitio	2	0,72	0,5543	(Sitio>Tratamiento)
Sitio>Tratamiento	3	2,96	0,0842	
IDS	2	2,79	0,109	
Red	1	8,88	0,0138	
Sitio*IDS	1	2,66	0,1341	
Sitio*Red	2	0,47	0,6407	

Cuadro 3.6. Valores del análisis de varianza (y estadísticos asociados) del índice *generality* (datos ln-transformados) obtenido de las redes transporte de polen encontradas durante el último período de muestreo (2010-2011), en fragmentos agriculturizados y recuperados (tratamiento= A y R) ubicados en tres sitios representativos de la región pampeana (sitio= LC, SC y AN) con diferente heterogeneidad del paisaje (IDS= inferior, media, alta y superior). El cálculo se realizó para redes que contuvieron el total de las plantas y las que sólo tuvieron especies nativas (red= Total y Nativa). ANOVA de tres factores fijos (sitio, heterogeneidad del paisaje y red) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitios (sitio>tratamiento).

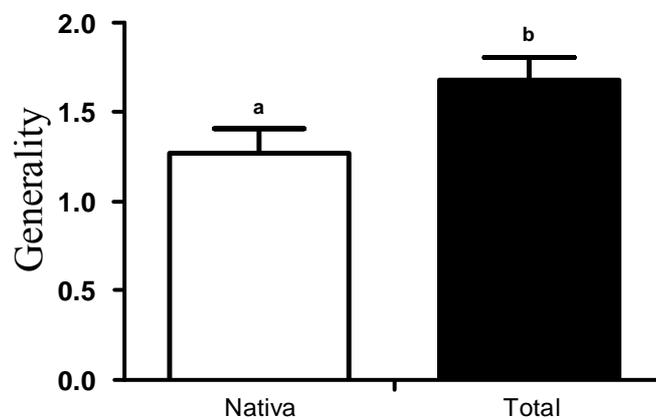


Figura 3.5. Valores medios +1 error estándar del número de visitantes florales transportadores de granos de polen por especie de planta (índice '*generality*') comparando las redes de interacciones que solo incluyeron las especies de plantas nativas (Nativa) y la redes de interacciones completas (Total) de tres sitios del pastizal pampeano de Argentina. Los valores *generality* se obtuvieron del análisis de las redes de transporte de polen obtenidas en el último período de muestreo (2010-2011). Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias ($p < 0.05$). Para la comparaciones se realizó un ANOVA considerando los tratamientos (R y A) anidados en los sitios (LC, SC y AN). Los datos fueron ln-transformados, pero en la figura se muestran sin transformar para una mejor interpretación.

3.4- Discusión

Este capítulo presenta el primer estudio sobre redes de transporte de polen realizado en Argentina. Además, es el primero en escala global que identifica cambios en las redes de transporte de polen generados por la agriculturización. La complejidad del trabajo de obtención de los datos (captura e identificación de los visitantes, y extracción, identificación y cuantificación de polen) posiblemente explica el escaso número de redes de transporte de polen publicadas hasta ahora. Sin embargo, las redes de interacciones basadas en las cargas polínicas transportadas por los visitantes florales pueden brindar información desde la perspectiva de la planta, y de cómo éstas se relacionan entre sí en una comunidad.

Si bien no se encontraron diferencias significativas entre los fragmentos agriculturizados y recuperados en cuanto a la diversidad y equitatividad del polen transportado por los visitantes florales, si se halló una diferencia en el índice de solapamiento de nicho entre plantas. La mayor superposición de nicho en algunos de los fragmentos agriculturizados sugiere que en este ambiente las plantas podrían competir entre sí (en el caso de que el recurso ‘polinizador’ fuera una limitante) por el servicio brindado por las especies de visitantes florales. Esto podría deberse a la menor riqueza de especies de visitantes florales existente en algunos de estos fragmentos (capítulo 2 de la tesis), o a una modificación en el comportamiento trófico de los visitantes (Schaffer et al. 1983). Más aún, las especies exóticas de plantas aumentan el solapamiento de nicho de las plantas de una comunidad, hecho que se evidencia al analizar las redes de interacciones con y sin plantas exóticas. La teoría del nicho predice que las especies que comparten recursos desarrollan estrategias para minimizar la competencia por esos recursos, y de no ser así las especies menos competitivas desaparecerían (Ollerton et al. 2007). En el capítulo 2 de la tesis, en donde se trabajó con redes de visitas bajo la

perspectiva de los insectos (frecuencia de visitas), se mostró que las interacciones entre plantas y visitantes florales son más generalistas en los fragmentos agriculturizados que en los recuperados, es decir que en los primeros los visitantes distribuyen sus visitas de manera más homogénea entre las plantas. Ese hallazgo es consistente con la sugerencia, derivada del presente capítulo, de que en los fragmentos agriculturizados es mayor la competencia entre plantas por el acceso al servicio de transporte de polen. Por otro lado, al evaluar la cantidad media de transportadores por especie de planta en las redes de interacciones con y sin especies exóticas, se encontró que las plantas tienen mayor cantidad de transportadores cuando las especies exóticas están presentes. Sumado a esto, la riqueza de especies de visitantes florales en los fragmentos agriculturizados es menor (o igual) a la existente en los recuperados (capítulo 2 de esta tesis) y la abundancia de especies de plantas exóticas es mayor, por lo cual las plantas tienen mayores probabilidades de tener que compartir transportadores.

Un aumento sustancial del solapamiento de nicho en los fragmentos agriculturizados podría afectar la reproducción de las plantas (Vidal y Ramírez 2005). Las causas posibles del aumento de la superposición del nicho son varias. Primero, puede deberse a la mayor presencia en este tipo de fragmentos de una especie supergeneralista, la abeja doméstica *A. mellifera* (Santos *et al.* 2012). Segundo, puede deberse a la mayor densidad de plantas exóticas en los fragmentos agriculturizados. Numerosos estudios han reportado que las especies exóticas invasivas son fuertes competidoras de las nativas, y una de las razones que lo explican es la elevada densidad con la que las exóticas se encuentran en el ecosistema (Muñoz y Cavieres 2008; quienes también reportan ejemplos de efectos negativos o incluso neutros). Rathcke (1983) propuso que las interacciones de competencia y facilitación por el servicio de polinización, entre plantas que coflorece, son extremos opuestos de un continuo que

está en función de la densidad poblacional, o de la abundancia relativa de los recursos florales. Es importante notar que el solapamiento de nicho podría responder sólo a un aumento en la competencia por visitantes florales entre las especies exóticas. Las especies nativas podrían no resultar afectadas si sus nichos fuesen diferentes de los de las plantas exóticas (MacDougall *et al.* 2009).

Los datos obtenidos en este capítulo indican dos patrones: (a) puede ocurrir que las cargas polínicas transportadas por los visitantes florales estén dominadas por granos de especies nativas tanto en los fragmentos recuperados como en los agriculturizados (LC, sitio donde la agriculturización consistía en ganadería sobre pasturas seminaturales); o (b) la proporción de polen de plantas exóticas fue mayor que la de polen de plantas nativas (cuando el uso de la tierra predominante fue agricultura -SC- o donde se realizó ganadería sobre pasturas sembradas -AN-).

El único trabajo que comparó, mediante la utilización de redes de transporte de polen, el impacto de una especie invasora sobre las especies nativas, encontró que la abundancia de granos de polen en las cargas polínicas superó ampliamente a todas las especies nativas juntas (Lopezaraiza *et al.* 2007). Sin embargo, y a pesar de lo hallado en SC, la cantidad de polen de exóticas transportado podría no afectar la polinización de las especies nativas. La eficiencia de los polinizadores puede variar, y puede no haber una relación estrecha entre el polen transportado y el polen depositado en los estigmas (Lopezaraiza *et al.* 2007).

El hecho que los visitantes florales transportaran una mayor cantidad de polen de exóticas que de nativas en los fragmentos recuperados de SC, podría estar relacionado con el paisaje en el cual estos fragmentos estaban inmersos. En SC, los fragmentos recuperados se encontraban rodeados de un paisaje agrícola homogéneo y cubierto de cultivos anemófilos (maíz, trigo), o poco atractivos para los visitantes florales (soja),

pero en los bordes de los lotes había abundantes especies exóticas que los visitantes florales podrían utilizar (ver capítulo 5 de la tesis). Si bien en este capítulo no se profundizó en cómo la heterogeneidad del paisaje afecta las redes de transporte de polen, se incluyó como un factor en el análisis estadístico, para diferenciar su efecto del ejercido por la agriculturización. En el capítulo 5 de la tesis se prestará especial importancia al efecto de la heterogeneidad del paisaje sobre el servicio de polinización.

En conclusión, los datos obtenidos aquí sugieren que las plantas en los fragmentos agriculturizados estarían compitiendo por el recurso de servicio de polinización (por la vía del transporte de polen), y ello se refleja en un mayor índice de solapamiento favorecido por las especies de plantas exóticas. Esto es consistente con el hecho de que el número medio de transportadores que utilizan las plantas es mayor en las redes de interacciones que incluyen a las especies exóticas de plantas. Aún así, el polen de exóticas se observa en grandes cantidades en las cargas polínicas transportadas en los fragmentos recuperados. Este hecho lleva a pensar que el servicio de polinización de plantas nativas podría verse perjudicado en un escenario de gran abundancia y/o riqueza de especies exóticas.

Los resultados disponibles permiten establecer que la hipótesis de que los visitantes florales de fragmentos agriculturizados transportan cargas polínicas más diversas que los de fragmentos recuperados fue en parte plausible, ya que unas predicciones no se cumplieron (predicción 1-a y 1-d), y otras se cumplieron en diferente grado para plantas y visitantes florales (1-b), o para redes con y sin plantas exóticas (1-b y 1-c). Por otra parte, los resultados no permiten establecer si fue plausible la hipótesis de que los visitantes florales transportan mayor cantidad de polen de especies exóticas en los fragmentos agriculturizados que en los recuperados (predicción 2-a).

CAPÍTULO 4

Efecto de la agriculturización y de la heterogeneidad del paisaje sobre el servicio de polinización en agroecosistemas pampeanos

4.1 Introducción

Existe un amplio consenso en cuanto a que la agriculturización modifica los ambientes al generar ecosistemas en los que disminuyen las funciones y los servicios (Sala *et al.* 2000). Esta modificación del ambiente actúa de diversas maneras, mutuamente no excluyentes: genera ecosistemas más homogéneos que el original, en donde los ambientes naturales o seminaturales se encuentran más fragmentados y alejados entre sí (Krauss *et al.* 2010), disminuye la riqueza de especies (Altieri 1999), modifica la funcionalidad del ecosistema original, al disminuir la abundancia y la riqueza de especies que cumplen funciones ecosistémicas como la polinización (Lentini *et al.* 2012), genera ambientes en donde las interacciones mutualistas (p.e., planta-polinizador) son más generalistas (Memmott y Waser 2002, y capítulo 2 de la tesis), aumenta la competencia entre las plantas de la comunidad por el recurso de polinización (Ramírez 2006, y capítulo 3 de la tesis), y favorece el establecimiento de especies de plantas exóticas, las cuales pueden modificar las interacciones entre las plantas nativas y sus visitantes florales (Aizen *et al.* 2008, Morales y Traveset 2009, Tylianakis 2009, Jauni y Hyvönen 2012). El último tipo de cambio descrito puede obedecer en parte a un aumento en la abundancia de especies exóticas en los fragmentos agriculturizados (ver capítulo 2 de la tesis). Sin embargo, el grado en que esta modificación afecta los servicios y funciones de cada ecosistema es escasamente conocido.

El establecimiento de especies de plantas exóticas favorecido por la agriculturización (Jauni y Hyvönen 2012) provee nuevos recursos (p.e. polen y néctar) en el ambiente transformado, lo cual puede influir sobre la composición del ecosistema y sobre funciones ecosistémicas como la polinización (Larson *et al.* 2006). Las especies exóticas de plantas pueden provocar diversos efectos sobre el comportamiento de forrajeo de los visitantes florales nativos, con consecuencias sobre el servicio de polinización que ellos brindan. Estos efectos pueden ser a) negativos, a través de la disminución de la tasa de visitas y de la formación de semillas y/o frutos en las especies de plantas nativas (Medan *et al.* 2011), b) positivos, cuando las especies de plantas exóticas actúan como “imanes” y atraen polinizadores que también visitan especies de plantas nativas, generando facilitación, o c) neutros, cuando no se modifican las tasas de visitas ni la deposición de polen sobre los estigmas de especies nativas (Figura 4.1) (Bjerknes *et al.* 2007; Stout y Morales 2009, y citas allí; Woods *et al.* 2012). Sin embargo, pocos trabajos se focalizaron en estudiar la manera en que las especies introducidas modifican las interacciones planta-visitante floral de una comunidad (Memmott y Waser 2002, Aizen *et al.* 2008, Santos *et al.* 2012).

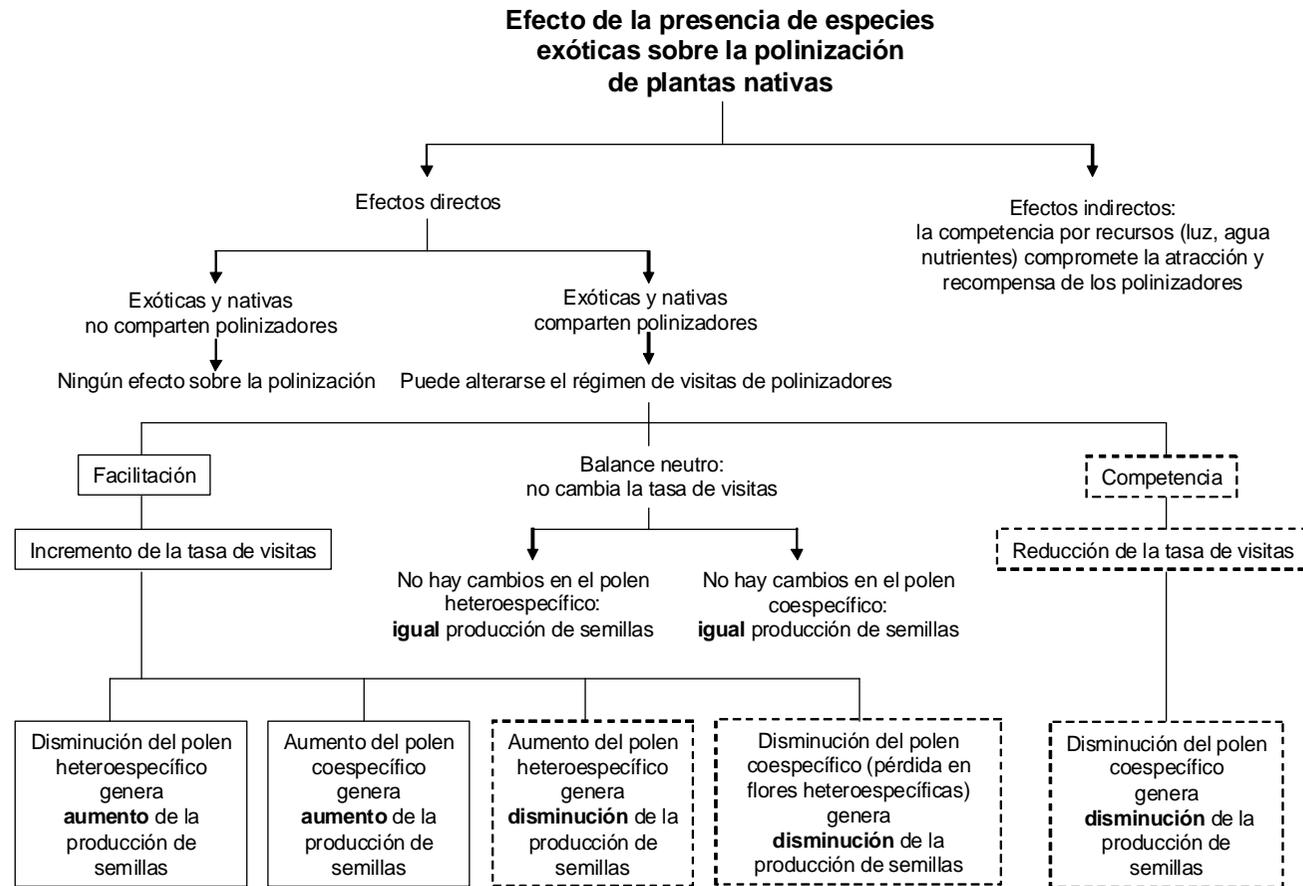


Figura 4.1. Esquema conceptual de los efectos a escala local de la introducción de plantas exóticas sobre las plantas nativas, mediados por cambios en el comportamiento de los polinizadores. Los efectos positivos se identifican con bordes continuos y los efectos negativos con bordes discontinuos (modificado de Bjerknes *et al.* 2007).

Algunas especies de plantas exóticas compiten exitosamente con las nativas por el servicio de polinización, debido a que ofrecen más recursos florales (néctar y/o polen) (Chittka y Schürkens 2001), o a que exhiben más unidades de atracción (flores o inflorescencias) (Morales y Traveset 2009). El resultado es una reducción del número de semillas de las especies nativas afectadas (Bjerknes *et al.* 2007, Woods *et al.* 2012). Esto puede deberse a la reducción en la tasa de visitas de los polinizadores, a la disminución en la deposición de polen coespecífico (polen que pertenece a la misma especie receptora) sobre los estigmas (Bjerknes *et al.* 2007, Takakura *et al.* 2009), a la pérdida de polen coespecífico generada por la visita de los polinizadores a otras especies de plantas (Bjerknes *et al.* 2007), o al aumento en la deposición de polen heteroespecífico (polen de una especie diferente a la receptora) sobre los estigmas de las flores nativas (Brown y Mitchell 2001). El polen heteroespecífico sobre los estigmas puede afectar la formación de semillas por diferentes mecanismos (considerados en detalle en la discusión del presente capítulo). Por otra parte, debido a su gran abundancia y la consecuente mayor oferta de recursos, las especies exóticas pueden generar aumentos en la densidad poblacional de los polinizadores exóticos y/o nativos (Bjerknes *et al.* 2007), y facilitar la polinización al aumentar la tasa de visitas de las especies de plantas nativas (Moragues y Traveset 2005).

Memmott y Waser (2002) reportaron que las plantas exóticas invasoras interactúan más frecuentemente con visitantes florales generalistas, los que a su vez interactúan con un gran número de especies de plantas nativas. Esta característica de las plantas exóticas podría perjudicar a las nativas, mediante el aumento de la deposición de granos heteroespecíficos sobre sus estigmas y/o una reducción de las visitas por la sustracción de polinizadores a las plantas nativas (Bjerknes *et al.* 2007). Por otra parte, el establecimiento de las plantas exóticas podría verse favorecido por la interacción

preferencial con visitantes exóticos, conformándose así complejos invasores (Olesen *et al.* 2002).

Los pastizales de la región pampeana de Argentina sufrieron grandes modificaciones desde el inicio de la colonización europea hasta la actualidad (León y Burkart 1998). Uno de los principales cambios que generó la agriculturización en esta región fue el ingreso de ungulados y de numerosas especies de malezas exóticas (Medan *et al.* 2011). Este cambio generó probablemente efectos entre los organismos nativos que cumplen funciones ecosistémicas como la polinización. Sin embargo, no existe una explicación general de cuál es la causa de los cambios observados en las interacciones entre las plantas nativas y sus visitantes florales, y cuáles son los efectos concretos experimentados por las plantas y visitantes florales nativos.

El objetivo de este capítulo fue determinar si la agriculturización y la heterogeneidad del paisaje afectan el servicio de polinización brindado por los insectos a las especies de plantas más abundantes, mediante la comparación de fragmentos agriculturizados y recuperados en los tres sitios de estudio ubicados en la región pampeana de Argentina. Las hipótesis de trabajo fueron: 1) que la agriculturización provoca una alteración del servicio de polinización, y 2) que este cambio se encuentra modulado por la heterogeneidad del paisaje y por la abundancia de plantas y de polinizadores exóticos. Por lo tanto, con relación a los ambientes recuperados, en los ambientes agriculturizados se espera encontrar (a) una disminución en la cantidad de polen coespecífico depositado sobre los estigmas de las flores (disminución de la magnitud del servicio de polinización), (b) un aumento en la cantidad de polen heteroespecífico depositado sobre los estigmas de las flores (disminución de la calidad del servicio de polinización), (c) una relación positiva entre la cantidad de polen heteroespecífico depositado sobre los estigmas de las plantas nativas, la abundancia de

unidades de atracción floral (UAF) de especies de plantas entomófilas exóticas y la heterogeneidad del paisaje, y (d) una relación positiva entre la cantidad de polen heteroespecífico depositado sobre los estigmas de las plantas nativas, la tasa de visitas de los visitantes florales exóticos a estas plantas y la heterogeneidad del paisaje.

4.2 Material y métodos

El trabajo se llevó a cabo sobre 11 fragmentos (6 agriculturizados y 5 recuperados) ubicados en tres sitios de muestreo (LC, SC y AN, ver capítulo 2 de la tesis). Para la estimación del servicio de polinización del sistema se utilizaron entre 4 y 10 de las especies de plantas entomófilas más abundantes en cada fragmento durante la última temporada de muestreo (2010-2011). Sobre la base de los datos procedentes de muestreos de años anteriores, en todos los fragmentos se seleccionaron plantas generalistas (es decir, las que formaron parte del núcleo de la red de interacciones; 75% del total de las plantas estudiadas) y plantas especialistas (el 25% restante). Las redes de interacciones mutualistas presentan generalmente una estructura anidada, en donde las especies especialistas de un gremio interactúan más frecuentemente con las generalistas del otro gremio (Vazquéz y Aizen 2004). El núcleo de la red es el subgrupo de las especies generalistas de ambos gremios, que interactúan más frecuentemente (Bascompte y Jordano 2007).

De cada una de las especies elegidas (ver Apéndices 2, 3 y 4) se marcaron entre 4 y 20 individuos por fragmento. La variación en el tamaño de las muestras se relacionó con la cantidad de flores por individuo, y a la necesidad de obtener un número representativo de unidades muestrales. Por ejemplo, un individuo de una especie de *Hirschfeldia incana* puede tener muchas inflorescencias de cinco o seis flores (N = 17;

media = 5,6 flores) cada una, mientras que un individuo de *Nierenbergia aristata* tiene sólo tres o cuatro flores en total (N = 9; media = 3,2). A cada individuo seleccionado, se le retiraron todas las flores abiertas y sólo se dejaron los botones florales que se esperaba que entraran en antesis al día siguiente. Algunos botones florales (25% de los de cada individuo) fueron cubiertos con bolsas de tul para evitar la visita de polinizadores durante la antesis, mientras que el resto de las flores fueron mantenidas descubiertas para que pudieran ser visitadas por los polinizadores. Después de transcurridos dos días, las flores fueron retiradas y transportadas al laboratorio en recipientes de plástico. Bajo un microscopio estereoscópico, se extrajeron los estilos con sus estigmas y se fijaron sobre un soporte adhesivo (plastilina) para mantenerlos separados y así evitar la transferencia accidental de polen entre estigmas. Los estilos con sus estigmas se mantuvieron en un recipiente cerrado hasta su estudio posterior (Figura 4.2 A).

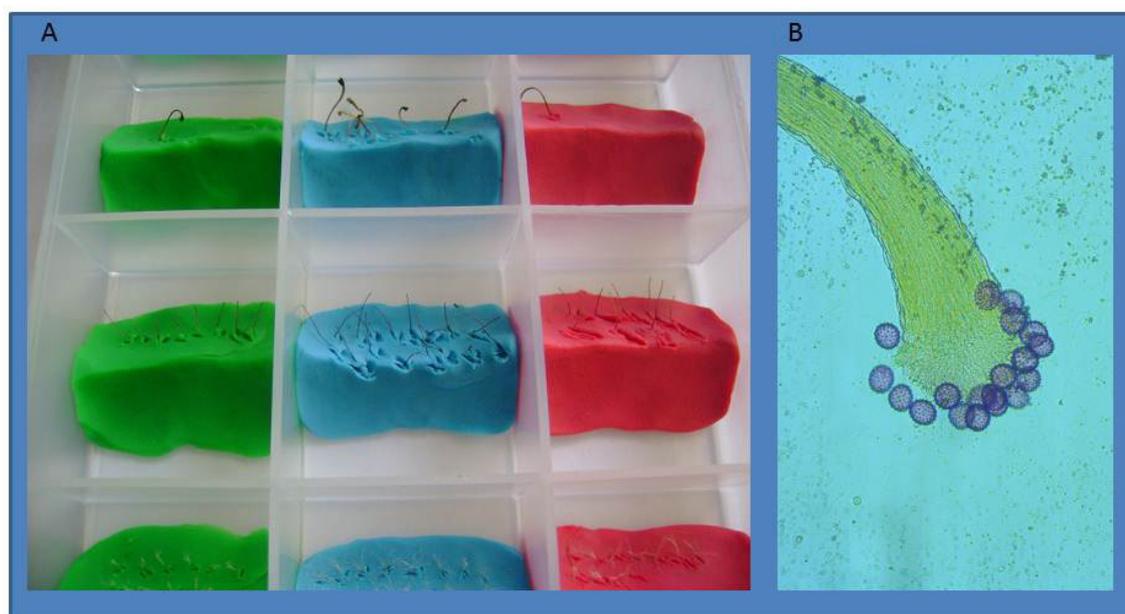


Figura 4.2. A) Recipiente con porciones de plastilina en donde se mantuvieron los estilos con sus estigmas antes de ser procesados para microscopía. B) Estigma de *Sphaeralcea crispera* diafanizado con granos de polen teñidos.

Para su estudio microscópico los estigmas fueron separados de los estilos y cada uno se maceró durante 24 horas en una gota de NaOH:agua 1:10 (w:v) sobre un portaobjetos. A continuación, se añadió una pequeña cantidad de gelatina-glicerina derretida (que contenía safranina para teñir los granos), y el estigma fue ligeramente aplastado con un cubreobjetos. Finalmente, cada preparado fue analizado bajo microscopio, donde se contaron los granos de polen coespecíficos y heteroespecíficos (Figura 4.2 B). La identidad de los granos se verificó mediante preparados de referencia, que fueron elaborados para las 141 especies de plantas entomófilas registradas durante el estudio (ver capítulo 2 de la tesis).

Para poner a prueba las predicciones (a) y (b) se utilizó una herramienta de meta-análisis para estimar el tamaño del efecto (Hedge's d), en este caso, la deposición de polen coespecífico y heteroespecífico en los estigmas de las flores (Borenstein *et al.* 2009). Este análisis permite obtener una valoración general del servicio de polinización para la totalidad de los fragmentos recuperados y agriculturizados, a pesar de que en éstos los valores parciales se obtuvieron en la mayoría de los casos de diferentes especies de plantas. Los datos empleados fueron el número de réplicas (N), los valores medios (\bar{X}) y los desvíos estándar (S) del número de granos de polen (coespecífico y heteroespecífico) depositados sobre los estigmas de las flores control (polinización libre) y de las flores tratadas (embolsadas). Con estos datos se obtuvieron las estimaciones del servicio de polinización para cada especie de planta, y con la acumulación de las estimaciones para cada tratamiento se calculó una valoración general del servicio de polinización. La valoración general fue estimada para contrastar los tratamientos 'recuperado' y 'agriculturizado'. El meta-análisis se llevó a cabo con el programa METAWIN 2,0 (Rosenberg *et al.* 2000). El intervalo de confianza del tamaño del efecto (d) se calculó utilizando procedimientos de re-muestreo (*bootstrapping* 4999

repeticiones). El número de réplicas utilizadas para el análisis fue de 49, procedentes de la estimación del servicio de polinización de los 11 fragmentos en los tres sitios de muestreo (ver más adelante).

Además, para establecer si existían diferencias significativas entre especies nativas y exóticas en la cantidad de polen heteroespecífico depositado en los estigmas de las flores control, en los fragmentos recuperados y agriculturizados se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de tres factores fijos (sitio, heterogeneidad del paisaje y origen geográfico) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitios (sitio>tratamiento), donde cada unidad observacional fue un estigma. Para el análisis sólo se consideraron los estigmas que contuvieron granos heteroespecíficos (86 % de los estigmas) (Figura 4.3). Este análisis permitió estimar el efecto del sitio (LC, SC y AN), del tratamiento (recuperado y agriculturización), del origen geográfico de las plantas (exóticas y nativas), de la heterogeneidad del paisaje (inferior, media, alta y superior) y de la interacción entre estos factores sobre la cantidad media (datos ln-transformados) de polen heteroespecífico depositado en los estigmas. Para determinar las diferencias entre las medias de los tratamientos, se realizó una prueba de LSD Fisher *a posteriori*. Los valores del servicio de polinización (medido aquí como: magnitud= deposición de polen coespecíficos; y calidad= deposición de polen heteroespecífico en el estigma), se obtuvieron de 49 estimaciones del servicio en los 11 fragmentos. Las estimaciones se realizaron sobre 27 especies de plantas entomófilas pertenecientes a los 11 fragmentos muestreados, y fueron 49 estimaciones debido a que algunas especies se encontraron en más de un fragmento. Para poner a prueba la predicción (c) se realizó una regresión lineal múltiple en donde se utilizaron como variables regresoras la heterogeneidad del paisaje (IDS) y el número de unidades de atracción floral (UAF) de plantas nativas y exóticas, y como variable dependiente el número medio de granos de polen

heteroespecífico depositado sobre los estigmas de las flores expuestas a polinización libres (datos ln transformados).

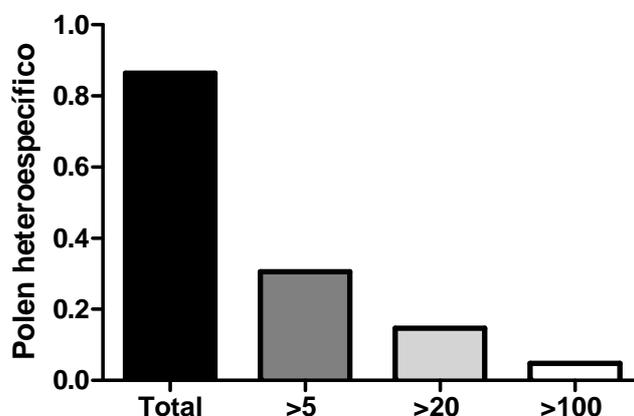


Figura 4.3. Proporción de plantas con granos de polen heteroespecífico encontrados en sus estigmas, en los tres sitios de muestreos representativos del pastizal pampeano. En las columnas se muestran la proporción del total de los estigmas con granos heteroespecíficos (Total) y la proporción que tuvieron más de 5 (>5), 20 (>20) y 100 (>100) granos heteroespecíficos.

Finalmente, para poner a prueba la predicción (d) se utilizaron las tasas de visita de la comunidad (CVR) obtenidas en cada fragmento en los períodos de muestreo 2008-2009 y 2009-2010. A partir de la CVR total se desglosaron la CVR de visitantes florales nativos (CVRnativo) y la CVR de los visitantes exóticos (CVRexótico). Debido a que la abeja doméstica (*Apis mellifera*) fue el visitante floral exótico más frecuente (96% de las visitas de insectos exóticos), el valor de CVRexótico es básicamente la tasa de visita de esta especie en la comunidad. Se realizaron dos regresiones lineales múltiples en donde se utilizaron como variables regresoras la heterogeneidad del paisaje (IDS) y la CVR de visitantes florales nativos y exóticos (CVRnativo y CVRexótico), y como variable dependiente el número medio de granos de polen heteroespecífico depositados sobre los estigmas de las flores expuestas a polinización libre (datos ln-transformados para cumplir con el supuesto de homocedasticidad entre factores). Todos los análisis se realizaron con el programa InfoStat (Di Rienzo *et al.* 2008).

4.3 Resultados

En total se analizaron 1644 estigmas de 27 especies de plantas (20 nativas y 7 exóticas), sobre los cuales se contaron ca. 550.000 granos de polen. Los estigmas de las plantas exóticas tuvieron cargas polínicas medias mayores que los de las especies nativas en SC (exóticas= 298,37 granos, nativas= 195) y en AN (exóticas= 412,64, nativas= 343,66), pero la relación se invirtió en LC (exóticas= 133,68, nativas= 793,79). La carga de polen coespecífico no exhibió diferencias significativas entre fragmentos recuperados y agriculturizados (Figura 4.4.A). Por el contrario, en los fragmentos agriculturizados los estigmas tuvieron mayor cantidad de polen heteroespecífico (Figura 4.4.B). Las cargas estigmáticas de polen heteroespecífico fueron significativamente diferentes entre los tratamientos anidados en los sitios, entre las diferentes categorías de heterogeneidad del paisaje y entre orígenes geográficos de las plantas (Cuadro 4.1). Al analizar las interacciones entre los factores sitio*origen y sitio*IDS, se observaron diferencias significativas (Cuadro 4.1). Los estigmas pertenecientes a los fragmentos agriculturizados de AN tuvieron 65% más granos de polen heteroespecíficos que los recuperados, mientras que no se hallaron diferencias para LC y SC (Figura 4.5). En general, los estigmas de las especies de plantas nativas recibieron 4,9 veces más de granos de polen heteroespecífico que los estigmas de las especies exóticas (Figura 4.6). Las especies de plantas nativas de SC tuvieron menor cantidad de polen heteroespecífico sobre sus estigmas que las especies nativas de LC y AN (Figura 4.7). Sin embargo, las especies de plantas nativas en los fragmentos con agriculturización de LC y AN tuvieron una cantidad significativamente mayor de polen heteroespecífico sobre los estigmas (Figura 4.7).

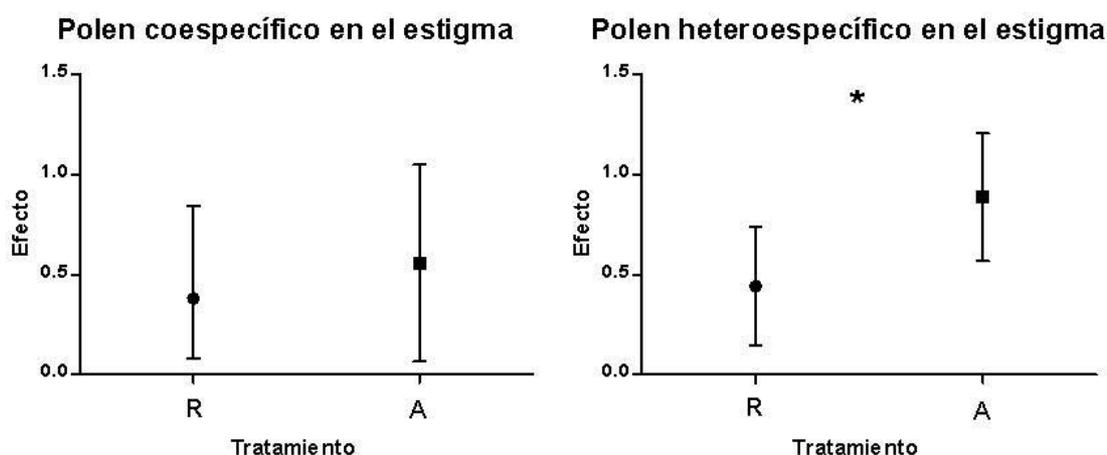


Figura 4.4. Valores medios del tamaño del efecto \pm intervalos de confianza al 95% de los efectos de la cantidad de polen coespecífico (A) y heteroespecífico (B) depositado en los estigmas de las flores en fragmentos recuperados (R) y agriculturizados (A) ubicados en tres sitios representativos de la región pampeana de Argentina. *= diferencias significativas entre tratamientos ($Q = 4,4322$; $p = 0,03527$).

Polen heteroespecífico estigmático		N = 399		
ANOVA	gl	F	<i>p</i>	Error
Modelo	11	12,27	0,0001	
Sitio	2	3,67	0,1561	(Sitio>Tratamiento)
Sitio>Tratamiento	3	6,48	0,0003	
IDS	2	11,76	0,0001	
Origen	1	10,76	0,0011	
Sitio*IDS	1	7,12	0,0079	
Sitio*Origen	2	13,3	0,0001	

Cuadro 4.1. Valores del análisis de varianza (y estadísticos asociados) de la cantidad de polen heteroespecífico (datos ln-transformados) depositado en los estigmas de flores exóticas y nativas (origen), en fragmentos agriculturizados y recuperados ubicados en tres sitios con diferente heterogeneidad del paisaje, representativos de la región pampeana. ANOVA de tres factores fijos (sitio, heterogeneidad del paisaje y origen exótico o nativo) y un factor aleatorio (tratamiento) anidado en los sitios y de las combinaciones de los factores. Los valores de *p* en negrita muestran las diferencias que resultaron significativas.

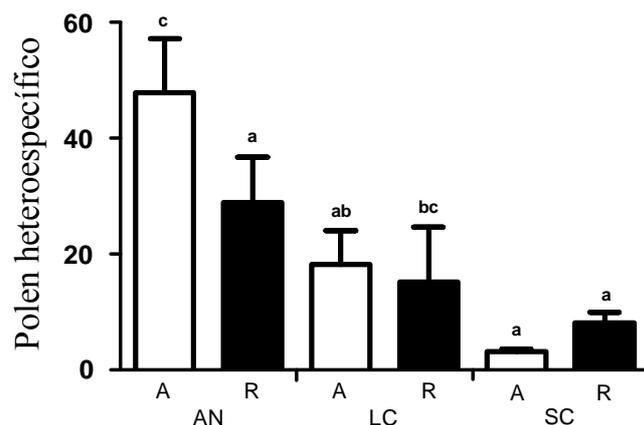


Figura 4.5. Número medio (+1 error estándar) de granos de polen heteroespecífico depositados sobre los estigmas de plantas exóticas en los fragmentos recuperado (R) y agriculturizado (A) pertenecientes a tres sitios (LC, SC y AN) representativos del pastizal pampeano de Argentina. Cada tratamiento (por ejemplo, R) reúne los datos de los estigmas de las plantas de fragmentos agriculturizados o recuperados de un determinado sitio de estudio (LC, SC y AN). Para los valores del factor sitio>tratamiento ver el Cuadro 4.1. Letras diferentes muestran diferencias significativas ($p < 0,05$). Los datos fueron ln-transformados, pero en la figura se muestran sin transformar para una mejor interpretación.

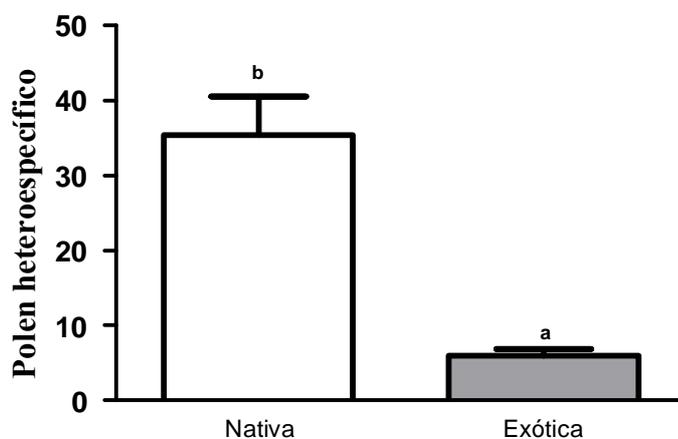


Figura 4.6. Número medio (+1 error estándar) de granos de polen heteroespecífico depositado sobre los estigmas de especies de plantas nativas y exóticas de tres sitios representativos del pastizal pampeano de Argentina. Cada columna reúne los datos de los estigmas de las plantas de un origen geográfico (exóticas o nativas) de los tres sitios de estudio. Letras diferentes muestran diferencias significativas ($p < 0,05$). Los datos fueron ln-transformados, pero en la figura se muestran sin transformar para una mejor interpretación.

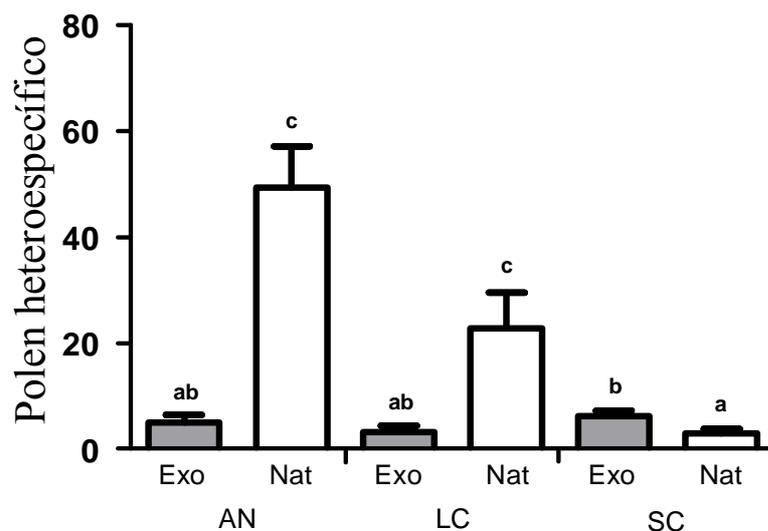


Figura 4.7. Número medio (+1 error estándar) de granos de polen heteroespecífico depositado sobre los estigmas de especies de plantas exóticas (exo, columnas grises) y nativas (nat, columnas blancas) en tres sitios (LC, SC y AN) representativos del pastizal pampeano de Argentina. Cada columna reúne los datos de los estigmas de las plantas de un origen geográfico (exóticas o nativas) y uno de los tres sitios de estudio (LC, SC y AN). Para los valores de la interacción sitio*origen ver el Cuadro 4.1. Letras diferentes muestran diferencias significativas ($p < 0,05$). Los datos fueron ln-transformados, pero en la figura se muestran sin transformar para una mejor interpretación.

La regresión lineal múltiple entre el número de UAF de plantas nativas y exóticas y la heterogeneidad del paisaje con el número medio de granos de polen heteroespecífico depositado sobre los estigmas no resultó significativa ($N= 11$; $R^2= 0,06$; UAF exóticas $T= 0,57$, $p= 0,5872$; UAF nativas $T= -0,27$, $p= 0,7939$; y IDS $T= -0,04$, $p= 0,9666$) (Cuadro 4.2). Sin embargo, las regresiones lineales múltiples entre la heterogeneidad del paisaje y las tasas de visita de visitantes florales - tasa de visitas de visitantes nativos en una de las regresiones (Cuadro 4.3) y la tasa de visitas de visitantes florales exóticos en otra-, con la cantidad de polen heteroespecífico depositados en los estigmas de flores expuestas a polinización libre, sólo resultó significativa la variable correspondiente a la tasa de visitas realizadas por visitantes exóticos ($R^2= 0,56$, $p< 0,05$) (Cuadro 4.4), lo cual indica que a mayor tasa de visita de insectos exóticos, aumenta la carga polínica estigmática heterospecífica. Por otro lado, los cambios en la heterogeneidad del paisaje

no se relacionaron con el número de granos de polen depositados sobre los estigmas de las plantas (Cuadro 4.2, 4.3. y 4.4).

Polen heteroespecífico estigmático	N	R ²	
	11	0,06	
Coeficientes de regresión y estadísticos asociados			
Coeficiente	Estimador	T	<i>p</i>
Abu.exo (ln)	0,05	0,57	0,5872
Abu.nat (ln)	-0,05	-0,27	0,7939
IDS (ln)	-0,05	-0,04	0,9666
Cuadro de análisis de varianza			
	gl	F	<i>p</i>
Modelo	3	0,16	0,9228
Abu.exo (ln)	1	0,32	0,5872
Abu.nat (ln)	1	0,07	0,7939
IDS (ln)	1	0,0019	0,9666

Cuadro 4.2. Valor de la regresión lineal múltiple y cuadro de análisis de varianza (y estadísticos asociados). Se utilizaron como variables regresoras (datos ln-transformados) el grado de heterogeneidad del paisaje (IDS), la abundancia de UAF de especies nativas (Abu.nat) y de especies exóticas (Abu.exo), y como variable dependiente los valores medios de polen heteroespecífico (datos ln-transformados) depositado en los estigmas de las flores control (libre) en todos los fragmentos de estudio. Los datos utilizados fueron tomados en el último período de muestreo (2010-2011) en tres sitios representativos de la región del pastizal pampeano en Argentina.

Polen heteroespecífico estigmático	N	R ²	
	11	0,03	
Coeficientes de regresión y estadísticos asociados			
Coeficiente	Estimador	T	<i>P</i>
CVR nat	-0,16	0,44	0,6707
IDS	2,53	-0,27	0,7962
Cuadro de análisis de varianza			
	gl	F	<i>p</i>
Modelo	2	0,14	0,8675
CVR nat	1	0,19	0,6707
IDS	1	0,07	0,7962

Cuadro 4.3. Valor de la regresión lineal múltiple y cuadro de análisis de varianza (y estadísticos asociados). Se utilizaron como variables regresoras el grado de heterogeneidad del paisaje (IDS) y la tasa de visitas de la comunidad realizadas por visitantes florales nativos (CVRnat), y como variable dependiente los valores medios de polen heteroespecífico (datos ln-transformados) depositado en los estigmas de las flores control (libre) en todos los fragmentos de estudio. Los datos utilizados fueron tomados en el último período de muestreo (2010-2011) en tres sitios representativos de la región del pastizal pampeano en Argentina.

Polen heteroespecífico estigmático	N	R ²	
	11	0,56	
Coeficientes de regresión y estadísticos asociados			
Coeficiente	Estimador	T	<i>p</i>
CVR exótico	32,28	3,13	0,0139
IDS	-0,27	-0,66	0,5264
Cuadro de análisis de varianza			
	gl	F	<i>p</i>
Modelo	2	5,01	0,0388
CVR exótico	1	9,82	0,0139
IDS	1	0,44	0,5264

Cuadro 4.4. Valor de la regresión lineal múltiple y cuadro de análisis de varianza (y estadísticos asociados). Se utilizaron como variables regresoras el grado de heterogeneidad del paisaje (IDS) y la tasa de visitas de la comunidad realizadas por visitantes florales exóticos (CVR_{exótico}), y como variable dependiente los valores medios de polen heteroespecífico (datos ln-transformados) depositado en los estigmas de las flores control (libre) en todos los fragmentos de estudio. Los datos utilizados fueron tomados en el último período de muestreo (2010-2011) en tres sitios representativos de la región del pastizal pampeano en Argentina. Los valores de *p* en negrita señalan las relaciones que resultaron con diferencias estadísticas significativas.

4.4- Discusión

Los resultados presentados en capítulos precedentes indican que en los fragmentos agriculturizados (a) los visitantes florales resultaron ser más generalistas en sus visitas (capítulo 2) y (b) los nichos de polinización de las plantas se encontraron más solapados (capítulo 3). Todo ello es consistente con el aumento del polen heteroespecífico sobre los estigmas detectado en el presente capítulo. Sin embargo, no se halló una disminución del polen coespecífico en las cargas estigmáticas de las plantas en los fragmentos con agriculturización.

Larson y colaboradores (2006) no encontraron una relación significativa entre la cantidad de polen coespecífico depositado en los estigmas y la tasa de visitas florales, en sitios con y sin agregado experimental de plantas exóticas. Los mismos autores afirman que la calidad es más importante que la cantidad de visitas (pocas visitas de buena calidad, depositan mayor cantidad de polen coespecífico que muchas visitas de

mala calidad). En el presente capítulo, sólo se encontró una relación positiva entre las tasas de visitas de los visitantes exóticos y la cantidad de polen heteroespecífico depositado en los estigmas, lo que sugiere que el servicio de polinización realizado por los visitantes florales exóticos es ineficiente. En otro estudio, Morales y Traveset (2009) demostraron que, en presencia de plantas exóticas, se reducen las visitas de los polinizadores a las plantas nativas y el éxito reproductivo de éstas tiende a disminuir. Los resultados de esta tesis mostraron que las diferencias entre tratamientos (agriculturizado y recuperado) en la abundancia de UAF de especies exóticas (capítulo 2) no se traducen en cambios en las tasas de visitas (capítulo 2) ni en la magnitud del servicio de polinización, aunque sí se resiente la calidad del servicio de polinización, principalmente a las plantas nativas, en los fragmentos agriculturizados

Las tasas de visita de los visitantes exóticos (CVR_{exótico}), que principalmente resultaron de visitas de *Apis mellifera*, explicaron el 56% del aumento en la cantidad de polen heteroespecífico en los estigmas, lo que podría influir negativamente sobre la formación de semillas. Los granos de polen heteroespecíficos sobre los estigmas pueden generar una disminución en el fitness de la planta a) mediante la obstrucción del estigma, porque se satura la superficie del estigma con granos heteroespecíficos, o el estilo se satura con tubos polínicos heteroespecíficos; b) por el “cierre” del estigma, en donde la deposición de polen heteroespecífico produce la pérdida de receptividad estigmática; c) mediante inhibición alelopática de los granos o tubos polínicos coespecíficos; o d) por usurpación de los óvulos, en donde los tubos polínicos heteroespecíficos compiten con los tubos polínicos coespecíficos por el acceso a los óvulos (Brown y Mitchell 2001, Morales y Traveset 2008, y citas allí).

Vidal y Ramírez (2005) encontraron que los nichos de las plantas se solaparon más en presencia de *A. mellifera*, y mencionan que este aumento del solapamiento

podría influir sobre la deposición de polen heteroespecífico en los estigmas de las flores. Más aún, Santos y colaboradores (2012), mencionan que la abeja doméstica monopoliza las interacciones dentro de una comunidad, y que podrían afectar negativamente el servicio de polinización, por ser ineficientes polinizadores de las plantas nativas. La CVRexótico (realizada en un 96% por *A. mellifera*) mostró una relación lineal positiva con la deposición de polen heteroespecífico, remarcando el efecto de la abeja doméstica sobre la transferencia interespecífica de polen. Además, *A. mellifera* tiene grandes áreas de forrajeo (hasta 10 km, Beekman y Ratnieks 2000), pudiendo generar flujo de polen heteroespecífico desde las plantas exóticas que se encuentran fuera de los fragmentos recuperados, hacia estos fragmentos. Larson y colaboradores (2006) encontraron sobre los estigmas de plantas nativas, polen de especies exóticas cuyos individuos más cercanos se encontraban a más de 100 metros de distancia. Sin embargo, hablar de un efecto negativo de los polinizadores exóticos es prematuro, particularmente porque se desconoce si el incremento de la deposición de polen heteroespecífico tiene o no un efecto sobre la reproducción de las plantas.

Por otro lado, el servicio de polinización de los insectos nativos podría verse modificado por la presencia de visitantes florales exóticos como *Apis mellifera* (Stout y Morales 2009). Woods y colaboradores (2012) sugieren que las abejas nativas podrían cambiar su comportamiento de forrajeo frente a la presencia de *A. mellifera*; además afirman que en ese estudio la abeja doméstica solamente forrajeó sobre la planta exótica focal, lo cual atribuyen a un fraccionamiento del nicho de las abejas nativas. En presencia de *A. mellifera*, las abejas nativas sólo forrajean sobre las especies menos productivas (desde el punto de vista de los recursos florales), mientras que la abeja doméstica utiliza las más productivas (Schaffer *et al.* 1979, 1983).

En conclusión, la agriculturización en la región pampeana provoca en las plantas entomófilas, una disminución en la calidad del servicio de polinización por el aumento de la deposición de granos de polen heteroespecíficos sobre sus estigmas. Esta disminución en la calidad de servicio de polinización afectaría principalmente a las especies nativas. Además, la presencia *A. mellifera* favorece el aumento en la deposición de polen heteroespecífico y podría disminuir el fitness de las plantas nativas.

Los resultados disponibles permiten establecer que la hipótesis de que la agriculturización provoca una alteración del servicio de polinización es parcialmente plausible, debido a que las predicciones no se cumplieron en igual grado para la magnitud y la calidad del servicio de polinización (predicciones a y b). Por otra parte, la hipótesis de que el cambio en el servicio de polinización se encuentra modulado por las especies exóticas resultó parcialmente plausible, debido a que las predicciones no se cumplieron en igual grado para la heterogeneidad del paisaje, la abundancia de plantas exóticas y la tasa de visitas de visitantes florales exóticos (predicciones c y d).

Futuros trabajos deberían evaluar en qué medida la calidad del servicio de polinización en una comunidad es afectada por la deposición de polen heteroespecífico. Existen variados ejemplos que mencionan efectos negativos, nulos o incluso positivos, pero los datos se restringen a especies aisladas (o pequeños grupos de especies) dentro de una comunidad (Morales y Traveset 2008 y citas allí). Además, la estimación debería incluir mediciones de producción y viabilidad de las semillas para comprender los efectos sobre el fitness de las plantas.

CAPÍTULO 5

Efecto de la estructura del paisaje sobre el servicio de polinización en agroecosistemas pampeanos

5.1- Introducción

La alteración del paisaje, provocada por la intensificación del uso de la tierra, es una causa importante de la pérdida de biodiversidad en los ecosistemas terrestres (Tscharntke *et al.* 2005). La alteración del paisaje implica fragmentación y pérdida del hábitat original, aislamiento de las porciones remanentes de hábitat original, y modificación de la estructura del paisaje (Montero-Castaño y Vilà 2012). Esta modificación puede tener efectos negativos sobre los polinizadores y sobre el servicio ecosistémico que éstos brindan (Kremen *et al.* 2007, Winfree *et al.* 2011). La intensificación del uso de la tierra puede afectar a los polinizadores de diferentes maneras: puede cambiar la disponibilidad de recursos alimentarios, lo cual dependerá de la amplitud de la dieta de forrajeo de los polinizadores, y puede modificar la disponibilidad de sitios de nidificación. Además, la respuesta de los polinizadores a la alteración del paisaje puede ser influenciada indirectamente por los cambios en la presencia, abundancia o en el comportamiento de los parásitos y depredadores (Steffan-Dewenter y Westphal 2008, Montero-Castaño y Vilà 2012).

A escala local, la intensificación de la agricultura incrementa el uso de fertilizantes y pesticidas, lo que acarrea muerte de polinizadores y/o reducción de los recursos florales y de sitios de nidificación (Tscharntke *et al.* 2005). A escala de paisaje, la intensificación de la agricultura genera paisajes más homogéneos (Tscharntke *et al.*

2005). La disminución en la disponibilidad de hábitats naturales a escala de paisaje puede aislar poblaciones y afectar la estructura de las comunidades biológicas (Ferreira *et al.* en prensa). Winfree y colaboradores (2008) mostraron que características a escala local (ej. densidad floral) y a escala de paisaje (heterogeneidad ambiental) pueden afectar más fuertemente la abundancia y la diversidad de polinizadores en los agroecosistemas, que las prácticas agrícolas.

Son escasos los trabajos que evaluaron el servicio de polinización en escala de comunidad, y más aún los que analizaron la relación entre el servicio de polinización y alguna variable relacionada con la estructura del paisaje (Bartomeus *et al.* 2010). Como medidas de la calidad del servicio de polinización se emplearon la cantidad y la calidad del polen transportado por los visitantes florales (Lopezaraiza *et al.* 2007), la cantidad y la calidad del polen depositado sobre los estigmas de las plantas (Larson *et al.* 2006, Bartomeus *et al.* 2008), y el número de tubos polínicos y la cantidad de semillas viables formadas por polinización cruzada (Chacoff *et al.* 2008). Sin embargo, no se encontraron trabajos que evaluaran más de una de estas estimaciones en escala comunitaria. La relación entre la estructura del paisaje y el servicio de polinización fue evaluada para especies focales de plantas (Bartomeus *et al.* 2010, Breitbach *et al.* 2012) pero nunca para toda la comunidad. Para estimar el efecto de la estructura del paisaje, los investigadores relacionaron índices de diversidad del paisaje con la riqueza de visitantes florales (Breitbach *et al.* 2012), la relación perímetro/área de parches de paisaje con la riqueza de plantas (Poggio *et al.* 2010), y el porcentaje de área agriculturizada con el servicio de polinización (Bartomeus *et al.* 2010). Sólo un trabajo midió el efecto combinado de la estructura del paisaje y de la invasión de una especie de planta exótica, sobre el servicio de polinización de una planta nativa (Bartomeus *et al.* 2010) y ninguno ha evaluado el efecto de la estructura del paisaje sobre el servicio de

polinización medido en términos de composición de las cargas polínicas corporales transportadas por los visitantes florales.

En esta tesis se demostró que la agriculturización hace más generalistas las redes de interacciones, lo que en parte se explica por la abundancia de plantas exóticas en los fragmentos agriculturizados (capítulo 2), y que la cantidad total transportada de polen de especies exóticas fue mayor que la de polen de plantas nativas (capítulo 3). Sin embargo, la agriculturización no provocó cambios en la magnitud del servicio de polinización, aunque sí una disminución de su calidad, especialmente en especies nativas (capítulo 4). Es posible que los resultados que no puedan ser completamente explicados mediante análisis realizados en la escala de fragmento, respondan a variables medibles en escalas mayores. En otras palabras, el servicio de polinización puede encontrarse modulado por la estructura del paisaje que rodea a los fragmentos.

Este capítulo tuvo como objetivo determinar si los cambios en el servicio de polinización, generados por la agriculturización y descriptos para el pastizal pampeano en capítulos anteriores, se encuentran modulados por atributos del paisaje agrícola. Para ello, se evaluó la relación entre tres variables relacionadas con la estructura del paisaje (relación perímetro/área de los parches de paisaje, diversidad de tipos de parches y proporción de área agriculturizada) y un índice global de la calidad del servicio de polinización. Además se analizó la relación entre la relación perímetro/área de los parches de paisaje y la proporción de polen de plantas exóticas en las cargas polínicas transportadas por los visitantes florales, y se investigó la relación entre las variables de la estructura del paisaje y la riqueza de plantas y visitantes florales. Se plantearon dos hipótesis: 1) los paisajes más heterogéneos poseen una mayor riqueza de especies y un servicio de polinización de mayor calidad que los paisajes homogéneos, lo que permite predecir que: a) se encontrará una relación positiva entre el grado de heterogeneidad

ambiental y la riqueza de especies de plantas y visitantes florales, y b) se encontrará una relación positiva entre el grado de heterogeneidad ambiental y la calidad del servicio de polinización, y 2) en los fragmentos con mayor extensión de bordes (en donde hay una dominancia de plantas exóticas), los visitantes florales presentan cargas polínicas con mayor cantidad de especies exóticas, lo que permite predecir que: c) las cargas polínicas transportadas por visitantes florales en paisajes con mayor cantidad de bordes de cultivos tendrán mayor abundancia de especies de plantas exóticas.

5.2 Material y Métodos

Se trabajó sobre los 11 fragmentos muestreados en los tres sitios de estudio (Las Chilcas, San Claudio y Anquilóo, ver capítulo 2 de la tesis), para los que se obtuvieron diferentes estimaciones relacionadas con el servicio de polinización (capítulos 2, 3 y 4 de la tesis). Se realizó un análisis de áreas circulares de paisaje de 300 metros de diámetro, cada una centrada en uno de los fragmentos muestreados (Figura 2.3; Apéndice 1; ver material y métodos en el capítulo 2 de la tesis). Se utilizó un área relativamente pequeña, debido a que para la estimación del servicio de polinización se consideraron a todos los visitantes florales, muchos de los cuales tienen áreas de forrajeo de pocos metros (por ejemplo, las moscas, que constituyeron el 38% de las especies de visitantes de LC, el 33% en SC y el 21% en AN Wratten *et al.* 2003).

Para cada imagen se realizaron tres cálculos asociados con la estructura del paisaje: a) perímetro y área ocupada por cada parche, valores que se dividieron para determinar la cantidad de borde por parche en cada imagen, b) índice de diversidad de Shannon para paisaje (IDS) (capítulo 2 de la tesis) y c) proporción de área agriculturizada, que se calculó para cada imagen considerando todo parche antropizado (pasturas, caminos,

cultivos, edificaciones humanas, zonas bajas inundables, charcos o lagunas) como área agriculturizada, y todos los parches que contenían fragmentos de vegetación natural (bordes de alambrados y de camino, árboles aislados, arboledas y áreas recuperadas) como área no agriculturizada. La proporción de área agriculturizada fue calculada debido a que el índice de diversidad de parches del paisaje no brinda información sobre la identidad de los parches y, por lo tanto, los cambios en el IDS no informan sobre ganancia o pérdida de área agriculturizada/no agriculturizada. En la escala en la que se trabajó, la diversidad de parches y la proporción de área agriculturizada no se hallaron relacionadas ($N= 11$; $T= -0,85$; $p= 0,4176$).

Para poner a prueba la predicción a) se realizaron regresiones múltiples entre la riqueza de visitantes florales y de plantas entomófilas, por un lado, y dos parámetros de la estructura del paisaje: el índice de diversidad de paisaje y la proporción de área agriculturizada. La relación funcional entre variables fue ajustada a una relación cuadrática de segundo orden, debido a que la dispersión de puntos *xyz* ajustó mejor a una curva exponencial. Para poner a prueba la predicción b) se realizó una regresión múltiple entre el índice de calidad del servicio de polinización (ISP), y los mismos dos parámetros de la estructura del paisaje arriba mencionados. El ISP fue calculado, para cada fragmento, como:

$$ISP = (P_{dep}/P_{tra}) * CVR$$

donde P_{dep} es la carga polínica coespecífica estigmática media en flores expuestas a polinización libre menos la carga polínica coespecífica estigmática media de las flores embolsadas, pertenecientes a cada fragmento; P_{tra} es la carga polínica corporal media transportada por los visitantes florales; y CVR es la tasa de visita de la comunidad (promedio de las tasas de visitas en cada uno de los fragmentos en estudio). Ninguna de las variables que componen el ISP se encontraron correlacionadas. Por lo tanto, el ISP

representa la fracción del polen transportado por los visitantes que arriba a estigmas coespecíficos, multiplicada por el número de visitas promedio ocurridas en cada fragmento. Los valores teóricos del ISP varían entre $-\infty$ (en el caso que los visitantes florales retiren polen de los estigmas en vez de depositarlos) y $+\infty$ (en donde el servicio es eficiente y hay deposición de granos en los estigmas de las flores), pero en la práctica el rango de valores fluctúa entre -1 y +1. También en este caso la relación funcional entre variables fue ajustada a una relación cuadrática de segundo orden, debido a que la dispersión de puntos xyz ajustó mejor a una curva exponencial. Es esperable que la dispersión de los puntos no se ajuste una función lineal debido a que la superficie de los estigmas podría saturarse de granos de polen.

Para poner a prueba la predicción c) se realizó una regresión lineal entre la cantidad media de polen de especie de plantas exóticas transportado en cada fragmento ($P_{tra-exo}$, igual al P_{tra} pero sólo de especies de plantas exóticas) y la relación perímetro/área de los parches del fragmento (datos ln-transformados). Para cada imagen la relación perímetro/área fue calculada como la sumatoria de los perímetros de los parches dividida por la sumatoria de las áreas de los parches. Los valores medios del polen transportado y depositado por los visitantes florales se obtuvieron de datos ln-transformados para que cumplieran el supuesto de homocedasticidad. Todos los análisis se realizaron con el programa de estadística Infostat (Di Rienzo *et al.* 2008).

5.3 Resultados

Las áreas circulares que incluían los seis fragmentos agriculturizados contuvieron en promedio un 96% de área agriculturizada, mientras que las que incluían a los cinco fragmentos recuperados contuvieron en promedio solamente 35% de área agriculturizada (Cuadro 5.1). Las áreas que incluían a los fragmentos recuperados tuvieron una relación media perímetro/área de parche de 1,17 y una diversidad media de

tipos de parches de 0,99, mientras que las que incluían los fragmentos agriculturizados tuvieron valores de 0,63 y 0,7, respectivamente (Cuadro 5.1). De las tres variables que expresan estructura del paisaje sólo se encontraron diferencias significativas entre ambos tipos de fragmentos para la proporción de área agriculturizada (Cuadro 5.1). Por otra parte, comparando simultáneamente los tres sitios de estudio (LC, SC y AN) los valores del índice de diversidad de parches y de la proporción de área agriculturizada no resultaron estadísticamente diferentes ($F = 2,47$, $p = 0,15$ y $F = 1,63$, $p = 0,25$, respectivamente). Sin embargo, la relación perímetro/área no difirió significativamente entre SC y AN, pero fue significativamente mayor en cualquiera de ambas que en LC ($F = 12,11$, $p = 0,003$).

Parámetros	Recuperado	Agriculturizado	N	F	P
proporción de área agriculturizada	0,35	0,96	11	16,83	0,0027
relación perímetro/área	1,17	0,63	11	1,96	0,1951
índice de diversidad de parches	0,99	0,7	11	1,13	0,3159

Cuadro 5.1. Diferencias en tres atributos de la estructura entre áreas de paisaje de 300 m de diámetro centradas en 11 fragmentos (6 agriculturizados y 5 recuperados) representativos del pastizal pampeano. El valor de p en negrita indica una diferencia estadísticamente significativa.

La regresión múltiple entre la riqueza de visitantes florales con la proporción de área agriculturizada y el índice de diversidad resultó significativa (valores del modelo: $F = 6,98$; $p = 0,0006$). En fragmentos con baja proporción de área agriculturizada (hasta 40%), la riqueza de visitantes florales aumentó con el incremento de la proporción de área agriculturizada (estimador lineal positivo, $T = 2,72$; $p = 0,016$), pero cuando la proporción de área agriculturizada superó el 60%, esta relación se revirtió (estimador cuadrático negativo, $T = -3,04$; $p = 0,0055$) y la riqueza de visitantes comenzó a disminuir (Cuadro 5.2, Figura 5.1).

La regresión múltiple entre la riqueza de plantas con la proporción de área agriculturizada y el índice de diversidad de parches resultó significativa (valores del modelo: $F = 4,01$; $p = 0,012$). La riqueza de plantas disminuyó con el aumento de la diversidad de parches (estimador lineal negativo, $T = -3,17$; $p = 0,004$), alcanzando valores mínimos alrededor de los valores medios del índice de diversidad de parches, pero luego de ese punto la pendiente se revirtió (estimador cuadrático positivo $T = 3,47$; $p = 0,0019$) y a medida que se incremento la diversidad de parches aumentó la riqueza de plantas (Cuadro 5.3, Figura 5.2). A diferencia de lo visto para los visitantes florales, sólo el término cuadrático de la variable diversidad (diversidad^2) aportó significativamente a la variación de la riqueza de plantas (Cuadro 5.3, cuadro de análisis de varianza).

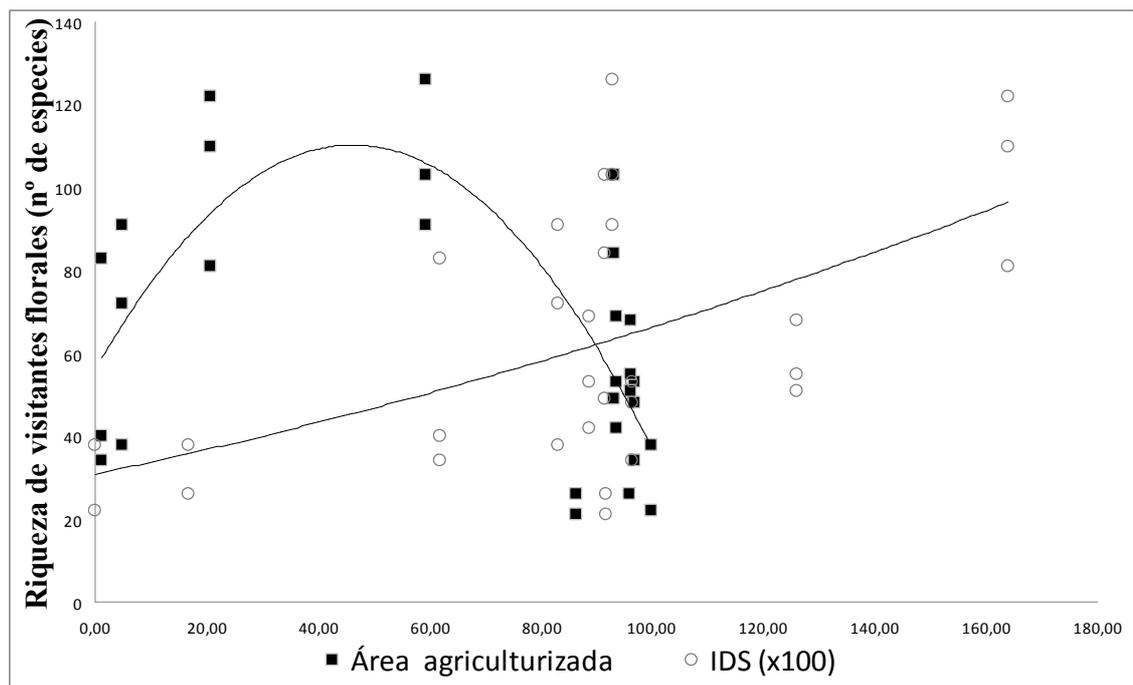


Figura 5.1. Variación de la riqueza de visitantes florales en fragmentos recuperados y agriculturizados del pastizal pampeano, en función de dos atributos de la estructura del paisaje que circunda los fragmentos (proporción de área agriculturizada, cuadrados, y diversidad de parches, círculos). La proporción de área agriculturizada fue la variable que mejor explicó la variación en la riqueza de visitantes florales, y por eso en la gráfica se muestra de manera más conspicua.

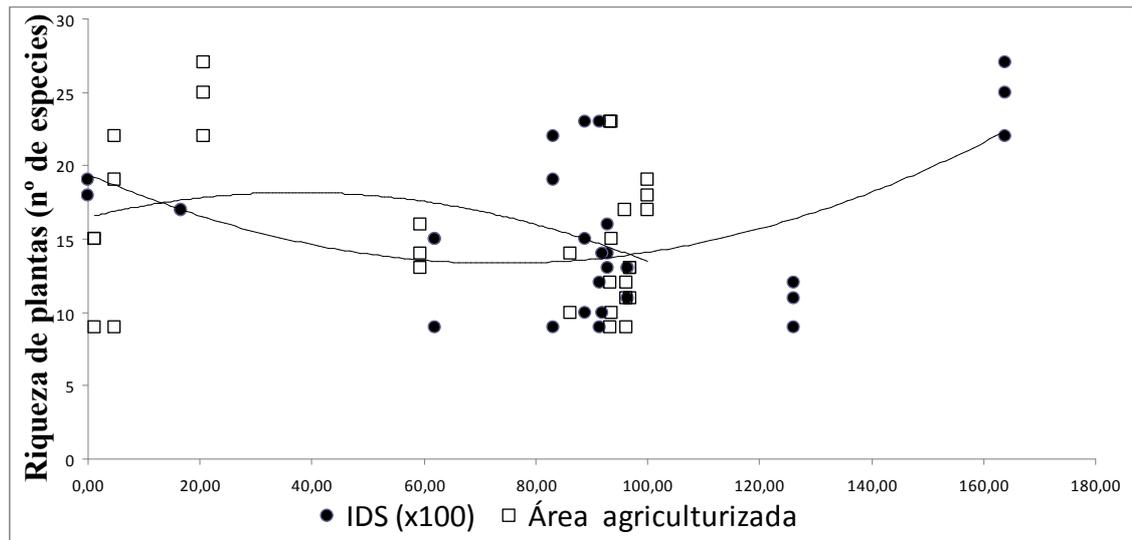


Figura 5.2. Variación de la riqueza de plantas en fragmentos recuperados y agriculturizados del pastizal pampeano, en función de dos atributos de la estructura del paisaje que circunda los fragmentos (proporción de área agriculturizada, cuadrados, y diversidad de parches, círculos). La diversidad de parches fue la variable que mejor explicó la variación en la riqueza de plantas, y por eso en la gráfica se muestra de manera más conspicua.

Visitantes florales	N	R ²	
	30	0,53	
Coeficientes de regresión y estadísticos asociados			
Coeficiente	Estimador	T	P
Área agriculturizada	186,76	2,72	0,0118
Área agriculturizada ^ 2	-203,39	-3,04	0,0055
Diversidad	9,63	0,33	0,7459
Diversidad ^ 2	5,45	0,33	0,7458
Cuadro de análisis de varianza (SC tipo I)			
	G.L.	F	P
Modelo	4	6,98	0,0006
Área agriculturizada	1	6,67	0,016
Área agriculturizada ^ 2	1	18,73	0,0002
Diversidad	1	2,4	0,1337
Diversidad ^ 2	1	0,11	0,7448

Cuadro 5.2. Valores de las regresión múltiple y cuadro de análisis de varianza (y estadísticos asociados) en donde se utilizaron como variables regresoras la proporción de área agriculturizada (Área agriculturizada) y la diversidad de parches del paisaje (Diversidad), y como variable dependiente los valores medios de la riqueza de visitantes florales registrados durante los tres períodos de muestreo (2008-2009, 2009-2010 y 2010-2011) en tres sitios representativos de la región del pastizal en Argentina. Además, se adicionaron términos cuadráticos (^2) para ambas variables regresoras. Los valores de *p* en negrita señalan las relaciones que resultaron con diferencias estadísticas significativas.

Plantas	N	R ²	
	30	0,39	
Coeficientes de regresión y estadísticos asociados			
Coeficiente	Estimador	T	p
Área agriculturizada	8,1	0,62	0,5433
Área agriculturizada ^ 2	-11,03	-0,86	0,3985
Diversidad	-17,83	-3,17	0,004
Diversidad ^ 2	10,99	3,47	0,0019
Cuadro de análisis de varianza (SC tipo I)			
	G.L.	F	p
Modelo	4	4,01	0,012
Área agriculturizada	1	2,82	0,1053
Área agriculturizada ^ 2	1	1,16	0,2923
Diversidad	1	0,00002	0,9965
Diversidad ^ 2	1	12,06	0,0019

Cuadro 5.3. Valores de la regresión múltiple y cuadro de análisis de varianza (y estadísticos asociados) en donde se utilizaron como variables regresoras la proporción de área agriculturizada (Área agriculturizada) y la diversidad de parches del paisaje (Diversidad), y como variable dependiente los valores medios de la riqueza plantas registrados durante los tres períodos de muestreo (2008-2009, 2009-2010 y 2010-2011), en tres sitios representativos de la región del pastizal en Argentina. Además, se adicionaron términos cuadráticos (^2) para ambas variables regresoras. Los valores de *p* en negrita señalan las relaciones que resultaron con diferencias estadísticas significativas.

La regresión múltiple entre el ISP, y la proporción de área agriculturizada y el índice de diversidad de parches, resultó significativa (modelo $F = 7,03$; $p = 0,0189$). El servicio de polinización disminuye con el incremento de la diversidad de parches (estimador lineal negativo, $T = -3,44$; $p = 0,0138$), observándose un ligero aumento hacia los máximos valores de IDS (estimador cuadrático positivo, $T = 2,63$; $p = 0,0389$) (Cuadro 5.4, Figura 5.3). Ambos términos de la variable regresora diversidad (término lineal y término cuadrático, diversidad ^2) fueron los que explicaron la mayor variación del ISP (Cuadro 5.4). También, el término cuadrático de la proporción del área agriculturizada aporta de manera significativa a la variación de ISP, interactuando conjuntamente con la diversidad lineal y cuadrática (Cuadro 5.4, cuadro de análisis de varianza).

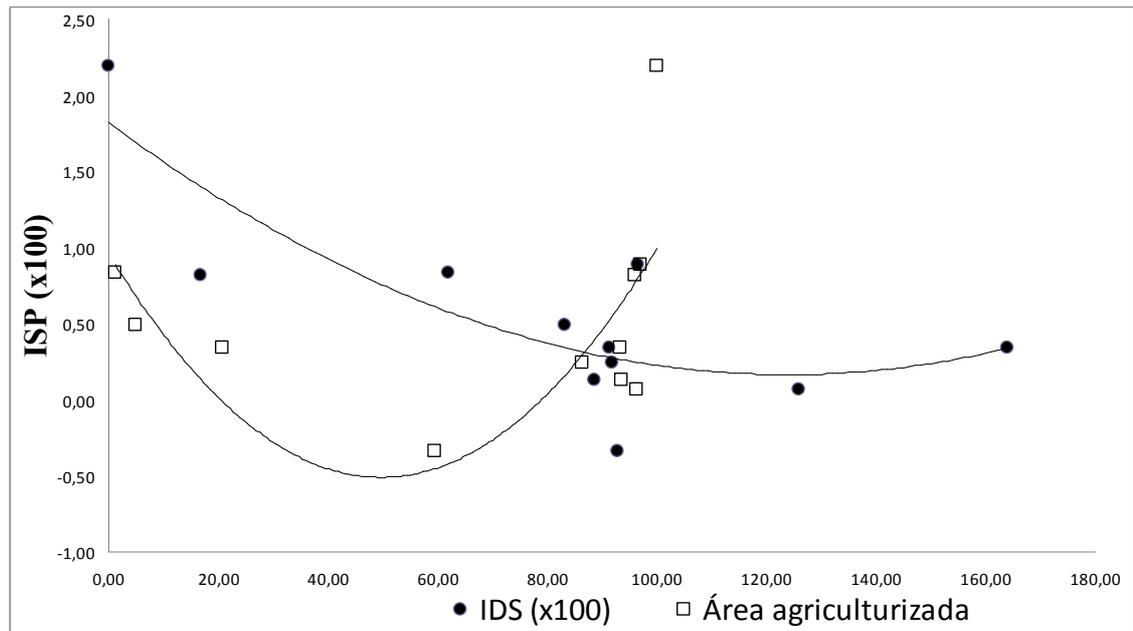


Figura 5.3. Variación de la calidad del servicio de polinización (ISP) en fragmentos recuperados y agriculturizados del pastizal pampeano, en función de dos atributos de la estructura del paisaje que circunda los fragmentos (proporción de área agriculturizada, cuadrados, y diversidad de parches, círculos). La diversidad de parches fue la variable que mejor explicó la variación en el servicio de polinización, y por eso en la gráfica se muestra de manera más conspicua.

Índice de servicio de polinización (ISP)	N	R ²	
	11	0,82	
Coeficientes de regresión y estadísticos asociados			
Coeficiente	Estimador	T	P
Área agriculturizada	-0,04	-2,19	0,0715
Área agriculturizada ^ 2	0,04	2,17	0,0736
Diversidad	-0,02	-3,44	0,0138
Diversidad ^ 2	0,01	2,63	0,0389
Cuadro de análisis de varianza (SC tipo I)			
	G.L.	F	P
Modelo	4	7,03	0,0189
Área agriculturizada	1	0,69	0,4388
Área agriculturizada ^ 2	1	14,21	0,0093
Diversidad	1	6,28	0,0461
Diversidad ^ 2	1	6,93	0,0389

Cuadro 5.4. Valores de las regresión múltiple y cuadro de análisis de varianza (y estadísticos asociados) en donde se utilizaron como variables regresoras la proporción de área agriculturizada (Área agriculturizada) y la diversidad de parches del paisaje (Diversidad), y como variable dependiente los valores de servicio de polinización calculados con los datos del último período de muestreo (2010-2011), en tres sitios representativos de la región de pastizal en Argentina. Además, se adicionaron términos cuadráticos (^2) para ambas variables regresoras. Los valores de *p* en negrita señalan las relaciones que resultaron con diferencias estadísticas significativas.

El aumento de la relación perímetro/área de los parches no se asoció significativamente con un incremento en la cantidad de polen de especies exóticas transportadas por los visitantes florales ($R^2 = 0,32$; $T = 2,06$; $p = 0,069$).

También se realizaron, por separado, regresiones múltiples entre el ISP de especies de plantas exóticas y nativas, con la proporción de área agriculturizada y el índice de diversidad de parches, las que no mostraron ninguna asociación significativa.

5.4- Discusión

En capítulos previos de esta tesis se evaluó el efecto de la agriculturización sobre el servicio de polinización, mediante el contraste entre fragmentos recuperados y agriculturizados. Si bien en esos capítulos, la heterogeneidad del paisaje estaba incluida en los análisis como factor, no se discutieron los posibles efectos sobre el servicio de polinización. Este capítulo explora la hipótesis de que el servicio de polinización es modulado por la estructura del paisaje, evaluada aquí a través de las variables: relación perímetro/área, diversidad de parches y proporción de área agriculturizada, analizadas en áreas que circundan los fragmentos de estudio. Se esperaba encontrar un gradiente de creciente estructura del paisaje en sentido Oeste-Este a lo largo de los tres sitios de estudio (ver introducción general). Sin embargo, se encontró un patrón opuesto, ya que el sitio LC, ubicado en el extremo E de la transecta de estudio, presentó relación perímetro/área de parche menor que la de los otros sitios (SC y AN). Este resultado podría deberse al tamaño relativamente pequeño de las áreas de paisaje estudiadas, y podría cambiar a otras escalas de observación.

A medida que aumentó la diversidad de tipos de parches disminuyó la riqueza de plantas del fragmento, pero más allá de cierto valor se observó una reversión de este

patrón. Mayor heterogeneidad en el área que rodea al fragmento puede implicar mayor disponibilidad de nichos diferentes para las plantas (MacDougall *et al.* 2009), y esto podría reflejarse dentro del fragmento como mayor riqueza vegetal. Con respecto a los visitantes florales, el incremento en la proporción del área agriculturizada al principio aumentó la riqueza de visitantes dentro del fragmento, pero más allá del 60% de área agriculturizada la riqueza comenzó a disminuir. Este cambio de tendencia podría explicarse por la hipótesis de disturbios intermedios, la cual sugiere que la riqueza de especies debería ser mayor frente a un moderado nivel de disturbios (Hobbs y Huenneke 1992). Se conoce que niveles moderados de agriculturización pueden maximizar la riqueza y abundancia de especies de polinizadores como mariposas (Hogsden y Hutchison 2004) y abejas (Kessler *et al.* 2009).

Paradójicamente, el incremento del grado de diversidad de parches se asoció con una disminución de la calidad del servicio de polinización en el fragmento, lo cual sólo se revirtió a muy altos valores de diversidad. Breitbach *et al.* (2012) encontraron que a escalas de paisaje pequeñas, la homogeneidad de los recursos florales (mayor abundancia de una única especie de planta) determina que disminuyan la riqueza y la tasa de visitas de las abejas.

La cantidad de polen de especies exóticas transportada por los visitantes florales creció con la relación perímetro/área de parche, pero la relación no alcanzó significancia estadística ($p= 0,069$). La abundancia de UAF de especies exóticas en los bordes de cultivo podría ser una mejor explicación de la elevada cantidad de polen exótico transportado por los visitantes florales. Éstos pueden forrajear en los ambientes de borde y al mismo tiempo utilizar los fragmentos recuperados como sitios de nidificación. Se conocen casos en que los polinizadores utilizan bosques como sitios de nidificación, pero se trasladan a los sitios agriculturizados para forrajear (Klein *et al.* 2003). Los

bordes de cultivo son sitios que pueden mantener gran riqueza de plantas, especialmente exóticas, y sus visitantes florales (Olson y Wäckers 2007, Garibaldi *et al.* 2011, Lentini *et al.* 2012, Torretta y Poggio en prensa). Además, se conoce que los bordes de cultivo son utilizados por los polinizadores como corredores que conectan áreas naturales (Van Geert *et al.* 2009). Por lo tanto, si los fragmentos recuperados son áreas seminaturales donde hay mayor riqueza de visitantes florales (debido a mejores condiciones para la nidificación, Lentini *et al.* 2012), y los bordes de los cultivos son utilizados por los visitantes para moverse entre ellos y entretanto forrajear (Van Geert *et al.* 2009), es esperable que los visitantes capturados en fragmentos recuperados posean cargas polínicas muy ricas en granos de especies exóticas.

Los resultados disponibles permiten establecer que la hipótesis de que los paisajes más heterogéneos poseen una mayor riqueza de especies y un servicio de polinización de mayor calidad que los paisajes homogéneos fue parcialmente plausible, debido a que las predicciones no se cumplieron en igual grado para plantas y visitantes florales (predicción a) y se cumplieron parcialmente para el servicio de polinización debido a que la variable mostró una respuesta cuadrática (predicción c). Por otra parte, los resultados no permiten establecer si fue plausible la hipótesis de que en los fragmentos con mayor extensión de bordes los visitantes florales presentan cargas polínicas con mayor cantidad de especies exóticas.

Futuros estudios deberían explorar de qué manera las relaciones halladas aquí entre parámetros de estructura del paisaje y calidad del servicio de polinización se encuentran influenciados por el tamaño de las áreas de paisaje que rodean los fragmentos muestreados, y qué combinación de variables es más apropiada para explicar el desempeño de cada grupo de visitantes florales (abejas, moscas, mariposas, entre otros).

CAPÍTULO 6

Conclusiones generales

Esta tesis brinda información sobre los efectos generados por la agriculturización sobre diversos atributos relacionados con el servicio de polinización y los participantes de este proceso (plantas entomófilas y visitantes florales) (Figura 6.1). Hasta la realización de este trabajo, no existían estudios que analizaran los efectos antrópicos sobre el servicio de polinización en escala de comunidad para la región pampeana. La aproximación empleada en la tesis incluyó, por una parte, la búsqueda de efectos de la agriculturización sobre a) la estructura de las redes de interacción planta-visitante floral, b) la estructura de las redes de transporte de polen, y c) la calidad del servicio de polinización, y por otra parte, el examen de la estructura del paisaje como una variable que puede modular dichos efectos.

Los resultados permitieron evaluar las hipótesis generales y responder las preguntas que fueron postuladas en la introducción general (capítulo 1 de la tesis). La hipótesis general (a) relacionada con la modificación de las redes de interacciones en sitios agriculturizados fue plausible. Sin embargo, la hipótesis general (b) relacionada con el transporte de polen, y la (c) relacionada con el servicio de polinización, fueron en parte plausibles: con relación a (b), las cargas polínicas transportadas por los visitantes florales estuvieron dominadas por especies exóticas, pero no sólo en los fragmentos agriculturizados sino también en los recuperados; y con respecto a (c), la agriculturización modificó la calidad pero no la magnitud del servicio de polinización. Finalmente, la hipótesis (d) relacionada con la estructura fue plausible.

6.1- Agriculturización y redes de interacciones plantas-visitante floral

Las redes de interacciones mostraron cambios estructurales y funcionales causados por la agriculturización. En lo estructural, se observaron diferencias entre fragmentos agriculturizados y fragmentos recuperados en la integración de los elencos de especies que participaron de las redes de interacciones, y dentro de los fragmentos agriculturizados, entre manejos agronómicos predominantes. Bajo agricultura, se observó una disminución en el número de especies de visitantes florales de los fragmentos agriculturizados respecto de los recuperados, mientras que bajo ganadería se observó un aumento en el número de especies de plantas. Los efectos diferenciales que se atribuyen a la agricultura y a la ganadería podrían no sólo deberse al tipo de manejo agrícola, sino ser efectos relacionados con los sitio de muestreo, o bien a una combinación de ambos factores. En aquellos fragmentos donde se practicó agricultura y ganadería se registró un aumento en la abundancia de unidades de atracción floral (UAF) de las plantas exóticas.

Referido a lo funcional, en los fragmentos recuperados los visitantes florales distribuyeron las interacciones de manera más heterogénea que en los fragmentos agriculturizados, generando en los segundos redes con interacciones más generalizadas. El gran número de UAF de las especies vegetales exóticas en los fragmentos agriculturizados explicaron la disminución del grado de especialización (es decir, mayor generalización) en las redes de este tipo de fragmentos.

6.2- Agriculturización y redes de transporte de polen

Considerando ambos tipos de fragmentos simultáneamente, la proporción de especies exóticas en la carga polínica total transportada por los visitantes florales fue significativamente mayor que la ocupada por polen de especies nativas, excepto en un sitio donde los fragmentos agriculturizados consistían en pasturas seminaturales. En los fragmentos agriculturizados, las plantas compartieron visitantes florales en mayor grado que en los fragmentos recuperados. Esto sugiere que en los fragmentos agriculturizados las plantas potencialmente compiten más por el recurso 'polinizadores' que en los fragmentos recuperados, y que en los fragmentos agriculturizados se ve favorecida la deposición de polen heteroespecífico sobre los estigmas de las flores.

6.3- Agriculturización y servicio de polinización

La agriculturización no alteró la cantidad de polen coespecífico depositado en los estigmas, pero aumentó la deposición de polen heteroespecífico, particularmente en las flores de plantas nativas. Dos factores presentes en ese tipo de fragmentos (altas tasas de visita de los visitantes florales exóticos -principalmente *A. mellifera*-, y gran abundancia de UAF de especies exóticas) podrían explicar la disminución de la calidad del servicio de polinización bajo agriculturización, y esto podría traducirse en la reducción del éxito reproductivo materno de las plantas con respecto a los fragmentos recuperados.

6.4- Agriculturización, estructura del paisaje y polinización

Si bien en todos los capítulos se utilizó un componente de la estructura del paisaje (heterogeneidad del paisaje) como una de las variables en los análisis, en el capítulo 5 se

exploró cómo tres diferentes variables reaccionadas con la estructura del paisaje afectan diferentes estimaciones relacionadas el servicio de polinización.

Cuando el grado de agriculturización del paisaje circundante tuvo valores intermedios (30-60%), la riqueza de visitantes florales fue máxima, mientras que la riqueza disminuyó a valores menores a medida que aumentaba el grado de agriculturización.

Tanto la riqueza de plantas como el servicio de polinización variaron en función del grado de heterogeneidad del paisaje. La riqueza de plantas fue mínima a valores intermedios de heterogeneidad, aumentando a valores extremos (mínimos y máximos), mientras que el servicio de polinización disminuyó con la heterogeneidad, excepto a valores muy altos en los que mostró un ligero aumento.

Esta tesis presenta los primeros resultados conocidos acerca del efecto de la agriculturización sobre el servicio de polinización en escala de comunidad en la región pampeana en particular, y para el bioma del pastizal en general. Además, es el primer trabajo en el que se llevaron a cabo estudios simultáneos sobre redes de interacciones, redes de transporte de polen y calidad del servicio de polinización, lo cual permitió una estimación más precisa de las relaciones causa-efecto que gobiernan la polinización en esta escala. Las redes de transporte de polen no habían sido empleadas nunca antes para analizar el efecto de la agriculturización, ni la estructura del paisaje había sido tratada como factor modulador del servicio de polinización en escala de comunidad.

Los datos obtenidos podrían ser utilizados para evaluar el efecto de la extracción de plantas exóticas sobre la comunidad de polinizadores nativos en ambientes recuperados y agriculturizados, para evaluar la importancia relativa de cada especie de visitante floral como polinizador de las plantas encontradas en la comunidad (Gibson et al. 2006), para explorar la importancia de especies como *A. mellifera* en la polinización

de especies de plantas exóticas y en la formación de los complejos invasores, y también, para determinar la importancia del polen heteroespecíficos sobre los estigmas como un mecanismo de competencia interespecífica. Futuros trabajos deberían explorar la manera en la que el efecto generado por la agriculturización influye sobre la reproducción de las plantas, y de la forma en la que el efecto fluctúa en el tiempo y el espacio. Esta información podría ser utilizada para prevenir cambios drásticos de los agroecosistemas y generar planes de manejo sostenible de la biodiversidad.

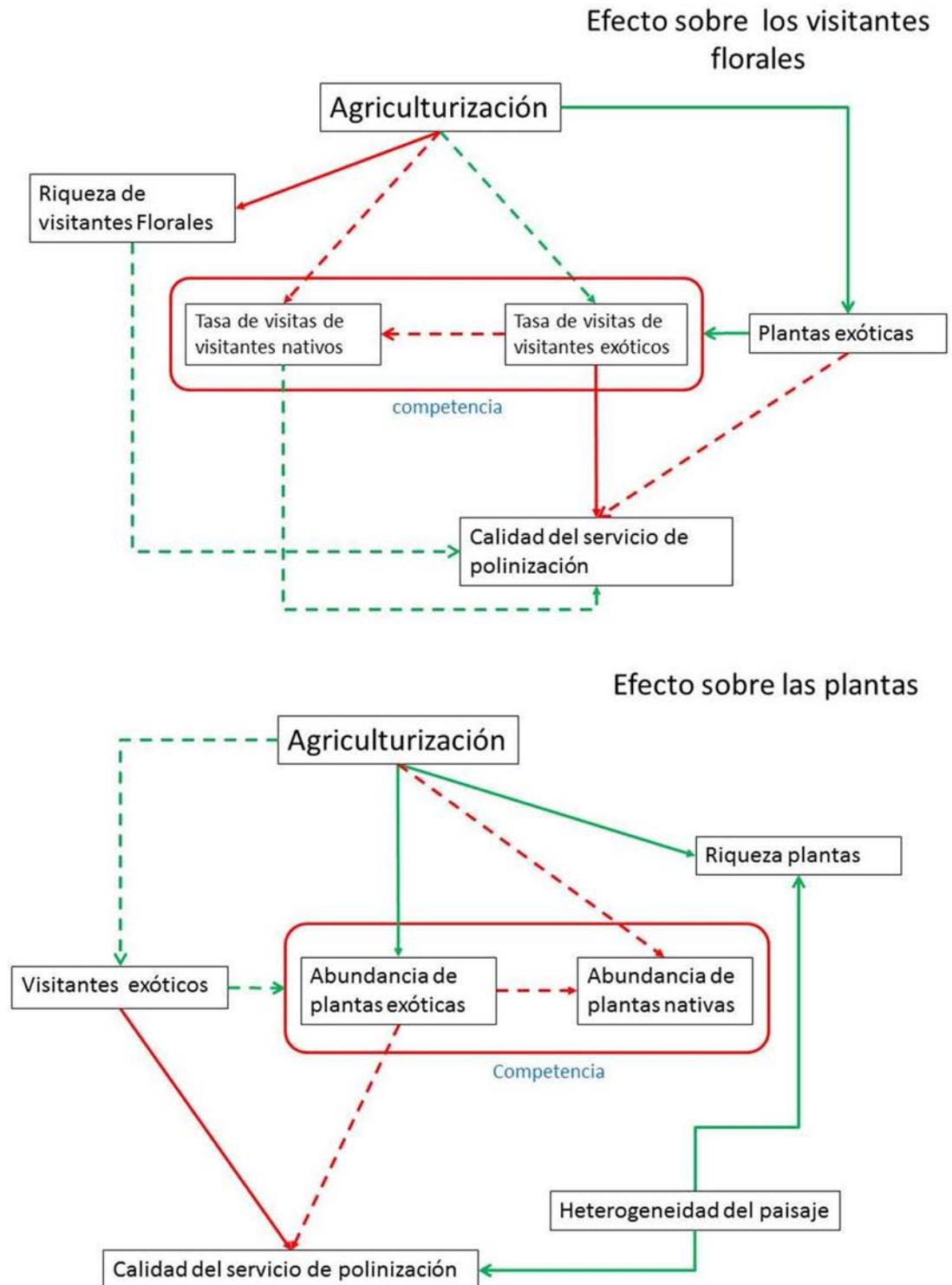


Figura 6.1. Esquema conceptual del efecto final de la agriculturización sobre el servicio de polinización, a través de los efectos inmediatos sobre plantas y visitantes florales. En rojo se muestran los efectos negativos, y en verde los positivos. Los recuadros engloban nodos afectados por variables particulares (competencia). Las líneas continuas denotan efectos detectados en esta tesis, y las líneas interrumpidas señalan efectos mencionados en la bibliografía pero que la tesis no puso a prueba.

Bibliografía

- Agresti A (2002) Categorical data analysis. John Wiley and Sons.
- Aizen MA, Morales CL, Morales JM (2008) Invasive mutualists erode native pollination webs. *PLoS Biol* **6**: e31.
- Alarcón R (2010) Congruence between visitation and pollen-transport networks in a California plant-pollinator community. *Oikos* **119**: 35-44.
- Alarcón R, Waser NM, Ollerton J (2008) Year-to-year variation in the topology of a plant-pollinator interaction network. *Oikos* **117**: 1796-1807.
- Allsopp MH, de Lange WJ, Veldtman R (2008) Valuing insect pollination services with cost of replacement. *PLoS ONE* **3**, e3128.
- Altieri MA (1999) The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agric Ecosyst Environ* **74**: 19-31.
- Arroyo MTK, Armesto JJ, Primack RB (1985) Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Plant Syst Evol* **149**: 187-203.
- Artz DA, Waddington KD (2006) The effects of neighbouring tree islands on pollinator density and diversity, and on pollination of a wet prairie species, *Asclepias* (Apocynaceae). *J Ecol* **94**: 597-608.
- Bartomeus I, Vilà M, Santamaría L (2008) Contrasting effects of invasive plants in plant-pollinator networks. *Oecologia* **155**: 761-770.

- Bartomeus I, Vilà M, Steffan-Dewenter I (2010) Combined effects of *Impatiens glandulifera* invasion and landscape structure on native plant pollination. *J Ecol* **98**: 440-450.
- Bascompte J (2009) Disentangling the web of life. *Science* **325**: 416-419.
- Bascompte J, Jordano P (2007) Plant-Animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* **38**: 567-93.
- Beekman M, Ratnieks FLW (2000) Long-range foraging by the honey-bee, *Apis mellifera* L. *Funct Ecol* **14**: 490-496
- Biesmeijer JC, Roberts SPM, Reemer M, Ohlemüller R, Edwards M, Peeters T, Schaffers AP, Potts SG, Kleukers R, Thomas CD, Settele J, Kunin WE (2006) Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science* **313**: 351-354.
- Bilenca D, Miñarro F (2004) Identificación de áreas valiosas de pastizal en las pampas y campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil (AVPs). Buenos Aires: Fundación Vida Silvestre.
- Bjerknes AL, Totland Ø, Hegland SJ, Nielsen A (2007). Do alien plant invasions really affect pollination success in native plant species? *Biol Conserv* **138**: 1-12.
- Blüthgen N (2010) Why network analysis is often disconnected from community ecology: A critique and an ecologist's guide. *Basic Appl Ecol* **11**: 185-195.
- Blüthgen N, Klein AM (2011) Functional complementarity and specialisation: the role of biodiversity in plant-pollinator interactions. *Basic Appl Ecol* **12**: 282-291.

- Blüthgen N, Menzel F, Blüthgen N (2006) Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology* **6**: 9.
- Borenstein M, Hedges LV, Higgins JPT, Rothstein HR (2009) Introduction to meta-analysis. Chichester, UK, Wiley. 421 pp.
- Bosch J, Martin AG, Anselm R, Navarro D (2009) Plant–pollinator networks: adding the pollinator’s perspective. *Ecol Lett* **12**: 409–419.
- Breitbach N, Tillmann S, Schleuning M, Grünwald C, Laube I, SteVan-Dewenter I, Böhning-Gaese K (2012) Influence of habitat complexity and landscape configuration on pollination and seed-dispersal interactions of wild cherry trees. *Oecologia* **168**:425-437.
- Brown BJ, Mitchell RJ (2001) Competition for pollination: effects of pollen of an invasive plant on seed set of a native congener. *Oecologia* **129**: 43-49.
- Buchmann SL, Nabhan GP (1996) The forgotten pollinators. Washington DC: Island Press.
- Burgos E, Ceva H, Perazzo RPJ, Devoto M, Medan D, Zimmermann M, Delbue AM (2007) Why nestedness in mutualistic networks? *J Theor Biol* **249**: 307-313.
- Burkart SE, Garbulsky MF, Ghersa CM, Guerschman JP, León RJC, Oesterheld M, Paruelo JM, Perelman SB (*ex aequo*) (2005). Las comunidades potenciales del pastizal pampeano bonaerense. En: Oesterheld M, Aguiar MR, Ghersa CM, Paruelo JM (compiladores). La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Buenos Aires: Editorial Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires.

- Card SD, Pearson MN, Clover GRG (2007) Plant pathogens transmitted by pollen. *Austr Plant Pathol* **36**: 455-461.
- Cagnolo L, Valladares G, Salvo A, Cabildo M, Zak M (2009) Habitat fragmentation and species loss across three interacting trophic levels: effects of life-history and food-web traits. *Conserv Biol* **23**: 1167-1175.
- Cano E (1998) Pastizales naturales de La Pampa, Tomo I. Descripción de las especies más importantes. Convenio AACREA. Provincia de La Pampa. Zona semiárida. 425 pp.
- Chacoff NP, Aizen MA, Aschero V (2008) Proximity to forest edge does not affect crop production despite pollen limitation. *Proc. R. Soc. London B* **275**: 907-913.
- Chacoff NP, Aizen MA (2006) Edge effects on flower-visiting insects in grapefruit plantations bordering premontane subtropical forest. *J Appl Ecol* **43**: 18-27.
- Chaneton EJ, Perelman SB, Omacini M, León RJC (2002) Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. *Biol Invasions* **4**: 7-24.
- Chittka L, Schürkens S (2001) Successful invasion of a floral market - an exotic Asian plant has moved in on Europe's river-banks by bribing pollinators. *Nature* **411**: 653.
- Constanza R, D'Arge R, Groot RD, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, O'Neill RV, Paruelo J, Raskin RG, Sutton P, van der Belt M (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* **387**: 253-260.

- Dafni A, Kevan PG, Husband BC (2005) Practical pollination ecology. Cambridge: Enviroquest Ltd.
- Devoto M, Bailey S, Memmott J (2011) The 'night shift': nocturnal pollen-transport networks in a boreal pine forest. *Ecol Entomol* **36**: 25-35.
- Devoto M, Bailey S, Craze P, Memmott J (2012) Understanding and planning ecological restoration of plant-pollinator networks. *Ecol Lett* **15**: 319-328.
- Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, Gonzalez L, Tablada M, Robledo CW (2008) InfoStat, versión 2008, Grupo InfoStat, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Dobson A, Lodge D, Alder J, Cumming GS, Keymer J, Mcglade J, Mooney H, Rusak JA, Sala O, Wolters V, Wall D, Winfree R, Xenopoulos MA (2006) Habitat loss, trophic collapse, and the decline of ecosystem services. *Ecology* **87**: 1915-1924.
- Dramstad WE (1996) Do bumblebees (Hymenoptera: Apidae) really forage close to their nests? *J Insect Behav* **9**: 163-182.
- Dunne JA, Williams RJ, Martínez ND (2002) Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecol Lett* **5**: 558-567.
- Ellis EC, Goldewijk KK, Siebert S, Lightman D, Ramankutty N (2010) Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecol Biogeogr* **19**: 589-606.
- ESRI, Environmental Systems Research Institute (2011). ArcGIS Desktop: Release10. Redlands, California.

- Estrada E (2007) Food webs robustness to biodiversity loss: the roles of connectance, expansibility and degree distribution. *J Theor Biol* **244**: 296-307.
- Ferrari M, Bjørnstad ON, Partain JL, Antonovics J (2006) A gravity model for the spread of a pollinator-borne plant pathogen. *Am Nat* **168**: 294-303.
- Ferreira PA, Boscolob D, Viana BF (en prensa) What do we know about the effects of landscape changes on plant-pollinator interaction networks? *Ecol Indic.*
- Forup ML, Henson KSE, Craze PG, Memmott J (2008) The restoration of ecological interactions: plant-pollinator networks on ancient and restored heathlands. *J Appl Ecol* **45**: 742-752.
- Forup ML, Memmott J (2005) The restoration of plant-pollinator interactions in hay meadows. *Restor Ecol* **13**: 265-274.
- Fründ J, Linsenmair KE, Blüthgen N (2010) Pollinator diversity and specialization in relation to flower diversity. *Oikos* **119**: 1581-1590.
- Garibaldi LA, Steffan-Dewenter I, Kremen C, Morales JM, Bommarco R, Cunningham SA, Carvalheiro LG, Chacoff NP, Dudenhöffer JH, Greenleaf SS, Holzschuh A, Isaacs R, Krewenka K, Mandelik Y, Mayfield MM, Morandin LA, Potts SG, Ricketts TH, Szentgyorgyi H, Viana BF, Westphal C, Winfree R, Klein A M (2011) Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecol Lett* **14**: 1062-1072.
- Gathmann A, Tschamtker T (2002) Foraging ranges of solitary bees. *J Animal Ecol* **71**: 757-764.

- van Geert A, van Rossum F, Triest L (2010) Do linear landscape elements in farmland act as biological corridors for pollen dispersal? *J Ecol* **98**: 178-187.
- Gibson RH, Nelson IL, Hopkins GW, Hamlett BJ, Memmott J (2006) Pollinator webs, plant communities and the conservation of rare plants: arable weeds as a case study. *J Appl Ecol* **43**: 246-257.
- González-Roglich M, Southworth J, Branch LC (2012) The role of private lands for conservation: land cover change analysis in the Caldenal savanna ecosystem, Argentina. *Appl Geogr* **34**: 281-288.
- Google Earth™soft Windows 5.2 Computer Program. Distributor: Google Inc. Mountain View, CA 94043, United States.
- Herrera CM (1988) Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biol J Linn Soc* **35**: 95-12.
- Hobbs RJ, Huenneke LF (1992) Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conserv Biol* **6**: 324-337.
- Hogsden KL, Hutchinson T (2004) Butterfly assemblages along a human disturbance gradient in Ontario, Canada. *Can. J. Zool.* **82**:739-48
- Ings TC, Montoya JM, Bascompte J, Blüthgen N, Brown L, Dormann CF, Edwards F, Figueroa D, Jacob U, Jones JI, Lauridsen RB, Ledger ME, Lewis HM, Olesen JM, van Veen FJF, Warren PH, Woodward G (2009) Ecological networks – beyond food webs. *J Animal Ecol* **78**: 253-269.

- Ives AR, Cardinale BJ (2004) Food-web interactions govern the resistance of communities after non-random extinctions. *Nature* **429**: 174-177.
- Jauni M, Hyvönen T (2012) Positive diversity–invasibility relationships across multiple scales in Finnish agricultural habitats. *Biol Invasions* **14**: 1379-1391.
- Jacobs JH, Clark SJ, Denholm I, Goulson D, Stoate C, Osborne JL (2010) Pollinator effectiveness and fruit set in common ivy, *Hedera helix* (Araliaceae). *Arthropod-Plant Inte* **4**: 18-28.
- Jordano P, Bascompte J, Olesen JM (2006) The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. In: Waser N, Ollerton J (eds.), *Plant-pollinator interactions. From specialization to generalization*, University of Chicago Press, Chicago, pp. 173-199.
- Kearns CA, Inouye D (1993) *Techniques for pollination biologists*. Denver: University Press of Colorado.
- Kessler M, Abrahamczyk S, Bos M, Buchori D, Putra DD, Gradstein SR, Höhn P, Kluge J, Orend F, Pitopang R, Saleh S, Schulze CH, Sporn SG, Steffan-Dewenter I, Tjitrosoedirdjo SS, Tschardt T (2009). Alpha and beta diversity of plants and animals along a tropical land-use gradient. *Ecol. Appl.* **19**:2142-56
- Klein AM, Steffan-Dewenter I, Tschardt T (2003) Pollination of *Coffea canephora* in relation to local and regional agroforestry management. *J Appl Ecol* **40**: 837-845.
- Klein AM, Vaissière BE, Cane JH, Steffan-Dewenter I, Cunningham SA, Kremen C, Tschardt T (2007) Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc R Soc London* **B** 274: 303-313.

Krauss J, Bommarco R, Guardiola M, Heikkinen RK, Helm A, Kuussaari M, Lindborg R, Öckinger E, Pärtel M, Pino J, Pöyry J, Raatikainen KM, Sang A, Stefanescu C, Teder T, Zobel M, Steffan-Dewenter I (2010) Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecol Lett* **13**: 597-605.

Kremen C (2005) Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? *Ecol Lett* **8**: 468-479.

Kremen C, Williams NM, Aizen MA, Gemmill-Herren B, LeBuhn G, Minckley R, Packer L, Potts SG, Roulston T, Steffan-Dewenter I, Vázquez DP, Winfree RL, Adams L, Crone EE, Greenleaf SS, Keitt TH, Klein AM, Regetz J, Ricketts TH (2007) Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecol Lett* **10**: 299-314.

Kremen C, Williams NM, Bugg RL, Fay JP, Thorp RW (2004) The area requirements of an ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California. *Ecol Lett* **7**: 1109-1119.

Larson DL, Royer RA, Royer MR (2006) Insect visitation and pollen deposition in an invaded prairie plant community. *Biol Conserv* **130**: 148-159.

Le Cœur D, Baudry J, Burel F, Thenail C (2002). Why and how we should study field boundary biodiversity in an agrarian landscape context. *Agric Ecosyst Environ* **89**: 23-40.

- Lentini PE, Martin TG, Gibbons P, Fischer J, Cunningham SA (2012) Supporting wild pollinators in a temperate agricultural landscape: Maintaining mosaics of natural features and production. *Biol Conserv* **149**: 84-92.
- León RJC, Burkart SE (1998) El pastizal de la Pampa deprimida: estados alternativos. *Ecotropicos* **11**: 121-130.
- Lopezaraiza-Mikel ME, Hayes RB, Whalley MR, Memmott J (2007) The impact of an alien plant on a native plant–pollinator network: an experimental approach. *Ecol Lett* **10**: 539-550.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, J. Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle DA (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* **294**: 804-808.
- MacDougall AS, Gilbert B, Levine JM (2009) Plant invasions and the niche. *J Ecol* **97**: 609-615.
- Mace GM, Norris K, Fitter AH (2012) Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends Ecol Evol* **27**: 19-26.
- Macfadyen S, Gibson R, Polaszek A, Morris RJ, Craze PG, Planqué R, Symondson WOC, Memmott J (2009) Do differences in food web structure between organic and conventional farms affect the ecosystem service of pest control? *Ecol Lett* **12**: 229-238.

- Marco PD, Coelho FM (2004) Services performed by the ecosystem: forest remnants influence agricultural cultures' pollination and production. *Biodivers Conserv* **13**: 1245-1255.
- Marshall EJP, Brown VK, Boatman ND, Lutman PJW, Squire GR, Ward LK (2003) The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields. *Weed Res* **43**: 77-89.
- Marshall EJP, Moonen AC (2002) Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. *Agric Ecosyst Environ* **89**: 5-21.
- May RM (2005) Threats to tomorrow' s world. London, Royal Society Press.
- Mayer C (2004) Pollination services under different grazing intensities. *Int J Trop Insect Sciences* **24**: 95-103.
- McLaughlin A, Mineau, P (1995) The impact of agricultural practices on biodiversity. *Agric Ecosyst Environ* **55**: 201-212.
- Medan D, Torretta JP, Hodara K, de la Fuente EB, Montaldo NH (2011) Effects of agriculture expansion and intensification on the vertebrate and invertebrate diversity in the Pampas of Argentina. *Biodivers Conserv* **20**: 3077-3100.
- Medan D, Basilio AM, Devoto M, Bartoloni NJ, Torretta JP, Petanidou T (2006) Measuring generalization and connectance in temperate, long-lasting systems. En: Waser N, Ollerton J (eds.), Plant-pollinator interactions. From specialization to generalization, University of Chicago Press, Chicago, pp. 245-259.
- Memmott J (1999) The Structure of a plant-pollinator food web. *Ecol Lett* **2**: 276-280.

- Memmott J, Alonso D, Berlow EL, Dobson A, Dunne JA, Solé R, Weitz J (2005) Biodiversity loss and ecological network structure. En: Pascual M, Dunne JA (eds.), *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs*. Oxford: Oxford University Press. pp. 325-347
- Memmott J, Waser NM (2002) Integration of alien plants into a native flower–pollinator visitation web. *Proc R Soc London B* **269**: 2395-2399.
- Memmott J, Waser NM, Price MV (2004) Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proc R Soc London B* **271**: 2605-2611.
- Montero-Castaño A, Vilà M (2012) Impact of landscape alteration and invasions on pollinators: a meta-analysis. *J Ecol* **100**: 884-893.
- Moragues E, Traveset A (2005) Effect of *Carpobrotus* spp. on the pollination success of native plant species of the Balearic Islands. *Biol Conserv* **122**: 611-619.
- Morales CL, Traveset A (2009) A meta-analysis of impacts of alien vs. native plants on pollinator visitation and reproductive success of co-flowering native plants. *Ecol Lett* **12**: 716-728.
- Morales CL, Traveset A (2008) Interspecific pollen transfer: magnitude, prevalence and consequences for plant fitness. *Crit Rev Plant Sci* **27**: 221-238.
- Morandin LA, Winston ML (2006) Pollinators provide economic incentive to preserve natural land in agroecosystems. *Agric Ecosyst Environ* **116**: 289-292.

- Muñoz AA, Cavieres LA (2008) The presence of a showy invasive plant disrupts pollinator service and reproductive output in native alpine species only at high densities. *J Ecol* **96**: 459-467.
- Oesterheld M, Aguiar MR, Ghersa CM, Paruelo JM (compiladores) (2005). La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Buenos Aires: Editorial Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires.
- Ollerton J, Stott A, Allnutt E, Shove S, Taylor C, Lamborn E (2007) Pollination niche overlap between a parasitic plant and its host. *Oecologia* **151**: 473-485.
- Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Elberling H, Rasmussen C, Jordano P (2011) Missing and forbidden links in mutualistic networks. *Proc. R. Soc. London B* **278**: 725-732.
- Olesen JM, Eskildsen LI, Venkatasamy S (2002) Invasion of pollination networks on oceanic islands: importance of invader complexes and endemic super generalists. *Divers Distrib* **8**: 181-192.
- Olson DM, Wäckers FL (2007) Management of field margins to maximize multiple ecological services. *J Appl Ecol* **44**: 13-21.
- Padrón B, Traveset A, Biedenweg T, Díaz D, Nogales M, Olesen JM (2009) Impact of alien plant invaders on pollination networks in two archipelagos. *PLoS ONE* **4**: e6275.
- Perelman SB, León RJC, Oesterheld M (2001) Cross-scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands. *J Ecol* **89**: 562-577.

- Petanidou T, Kallimanis AS, Tzanopoulos J, Sgardelis SP, Pantis JD (2008) Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. *Ecol Lett* **11**: 564-575.
- Poggio SL, Chaneton EJ, Ghersa CM (2010) Landscape complexity differentially affects alpha, beta, and gamma diversities of plants occurring in fencerows and crop fields. *Biol Conserv* **143**: 2477-2486.
- Popic TJ, Wardle GM, Dávila YC (en prensa) Flower-visitor networks only predict the function of pollen transport by bees. *Austral Ecology*.
- Power EF, Kelly DL, Stout JC (2012) Organic farming and landscape structure: effects on insect-pollinated plant diversity in intensively managed grasslands. *PLoS ONE* **7**: e38073.
- Quintero C, Morales CL, Aizen MA (2010) Effects of anthropogenic habitat disturbance on local pollinator diversity and species turnover across a precipitation gradient. *Biodivers Conserv* **19**: 257-274.
- R Development Core Team (2007) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for statistical computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>
- Ramírez N (2005) Temporal overlap of flowering species with the same pollinating agent class: the importance of habitats and life forms. *Int J Bot* **1**: 27-33.

- Rands MRW, Adams WM, Bennun L, Butchart SHM, Clements A, Coomes D, Entwistle A, Hodge I, Kapos V, Scharlemann JPW, Sutherland WJ, Vira B (2010) Biodiversity Conservation: Challenges Beyond 2010. *Science* **329**: 1298-1303.
- Rathcke B (1983) Competition and facilitation among plants for pollination. En: Real L (Ed.) *Pollination Biology*. Academic Press, Inc., Orlando, Florida. pp. 305–325.
- Rosenberg MS, Adams DC, Gurevitch J (2000) *MetaWin: Statistical software for meta-analysis*. Version 2.0. Sinauer Associated, Sunderland, MA.
- Sala OE Chapin SF III, Armesto JJ, Eric Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NL, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH(2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774.
- Santos GMM, Aguiar CML, Genini J, Martins CF, Zanella FCV, Mello MAR (en prensa) Invasive africanized honeybees change the structure of native pollination networks in Brazil. *Biol Invasions*.
- Schaffer WM, Zeh DW, Buchmann SL, Kleinhans S, Schaffer MV, Antrim J (1983) Competition for nectar between introduced honey bees and native North American bees and ants. *Ecology* **64**: 564-577.
- Schaffer WM, Jensen DB, Hobbs DE, Gurevitch J, Todd JR, Schaffer MV (1979) Competition, foraging energetics and the cost of sociality in three species of bees. *Ecology* **60** 976-987.

- Solé RV, Montoya JM (2001) Complexity and fragility in ecological networks. *Proc R Soc London B* **268**: 2039-2045.
- Stang M, Klinkhamer PGL, van der Meijden E (2006) Size constraints and flower abundance determine the number of interactions in a plant-flower visitor web. *Oikos* **112**: 111-121.
- Steffan-Dewenter I, Westphal C (2008) The interplay of pollinator diversity, pollination services and landscape change. *J Appl Ecol* **45**: 737-741.
- Steffan-Dewenter I, Potts SG, Packer L (2005) Pollinator diversity and crop pollination services are at risk. *Trends Ecol Evol* **20**: 651-652.
- Steffan-Dewenter I, Münzenberg U, Bürger C, Thies C, Tschardt T (2002) Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* **83**: 1421-1432.
- Stout JC, Morales CL (2009) Ecological impacts of invasive alien species on bees. *Apidologie* **40**: 388-409.
- Takakura KI, Nishida T, Matsumoto T, Nishida S (2009) Alien dandelion reduces the seed-set of a native congener through frequency-dependent and one-sided effects. *Biol Invasions* **11**: 973-981.
- Thomas JA, Telfer MG, Roy DB, Preston CD, Greenwood JJD, Asher J, Fox R, Clarke RT, Lawton JH (2004) Comparative losses of British butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis. *Science* **303**: 1879-1881.

- Tognetti PM, Chaneton EJ, Omacini M, Trebino HJ, León RJC (2010) Exotic vs. native plant dominance over 20 years of old-field succession on set-aside farmland in Argentina. *Biol Conserv* **143**: 2494-2503
- Torretta JP, Poggio SL (en prensa) Species diversity of entomophilous plants and flower-visiting insects is sustained in the field margins of sunflower crops. *J Nat Hist*.
- Tscharntke T, Klein AM, Kruess A, Steffan-Dewenter I, Thies C (2005) Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecol Lett* **8**: 857-874.
- Tylianakis JM, Laliberté E, Nielsen A, Bascompte J (2010) Conservation of species interaction networks. *Biol Conserv* **143**: 2270-2279.
- Tylianakis JM (2009) Understanding the web of life: the birds, the bees, and sex with aliens. *PLoS Biol* **6**: e47.
- Tylianakis JM, Didham RK, Bascompte J, Wardle DA (2008) Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* **11**: 1351-1363.
- Tylianakis JM, Tscharntke T, Lewis OT (2007) Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature* **445**: 202-205.
- UNEP. United Nations Environmental Programme (2005) Millennium ecosystem assessment synthesis report. Pre-publication final draft approved by MA Board on March 23.

- Valladares G, Salvo A, Cagnolo L (2006) Habitat fragmentation effects on trophic processes of insect-plant food webs. *Conserv Biol* **20**: 212-217.
- Vamosi JC, Knight TM, Steets JA, Mazer SJ, Burd M, Ashman TL (2006) Pollination decays in biodiversity hotspots. *Proc Natl Acad Sci* **103**: 956-961.
- Vázquez DP, Aizen MA (2004) Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology* **85**: 1251-1257.
- Vázquez DP, Aizen MA (2006) Community-wide patterns of specialization in plant-pollinator interactions revealed by null models. En: Waser N, Ollerton J (eds.), *Plant-pollinator interactions. From specialization to generalization*, University of Chicago Press, Chicago, pp. pp. 200-219.
- Vázquez DP, Blüthgen N, Cagnolo L, Chacoff NP (2009) Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. *Ann Bot* **103**: 1445-1457.
- Vázquez DP, Simberloff D (2002) Ecological specialization and susceptibility to disturbance: conjectures and refutations. *Am Nat* **159**: 606-623.
- Vázquez DP, Simberloff D (2003) Changes in interaction biodiversity induced by an introduced ungulate. *Ecol Lett* **6**: 1077-1083.
- Vidal MC, Ramírez N (2005) Especificidad y nicho de polinización de especies de plantas de un bosque deciduo secundario. *Ecotropicos* **18**: 73-88.
- Viglizzo EF, Pordomingo AJ, Castro MG, Lertora FA (2003) Environmental assessment of agriculture at a regional scale in the Pampas of Argentina. *Environ Monit Assess* **87**: 169-195.

- Weiner CN, Werner M, Linsenmair KE, Blüthgen N (2011) Land use intensity in grasslands: changes in biodiversity, species composition and specialisation in flower visitor networks. *Basic App Ecol* **12**: 292-299
- Westphal C, Steffan-Dewenter I, Tschardt T (2006) Bumblebees experience landscapes at different spatial scales: possible implications for coexistence. *Oecologia* **149**: 289-300.
- Winfree R, Williams NM, Gaines H, Ascher JS, Kremen C (2008) Wild bee pollinators provide the majority of crop visitation across land-use gradients in New Jersey and Pennsylvania, USA. *J Appl Ecol* **45**: 794-803.
- Winfree R, Bartomeus I, Cariveau DP (2011) Native pollinators in anthropogenic habitats. *Annu Rev Ecol Evol Syst* **42**: 1-22.
- Woods TM, Jonas JL, Ferguson CJ (2012) The invasive *Lespedeza cuneata* attracts more insect pollinators than native congeners in tallgrass prairie with variable impacts. *Biol Invasions* **14**: 1045-1059.
- Wratten SD, Bowie MH, Hickman JM, Evans AM, Sedcole JR, Tylianakis JM (2003) Field boundaries as barriers to movement of hover flies (Diptera: Syrphidae) in cultivated land. *Oecologia* **134**: 605-611.

APÉNDICES

Apéndice 1. Imágenes de la distribución de los fragmentos de muestreos en cada sitio.

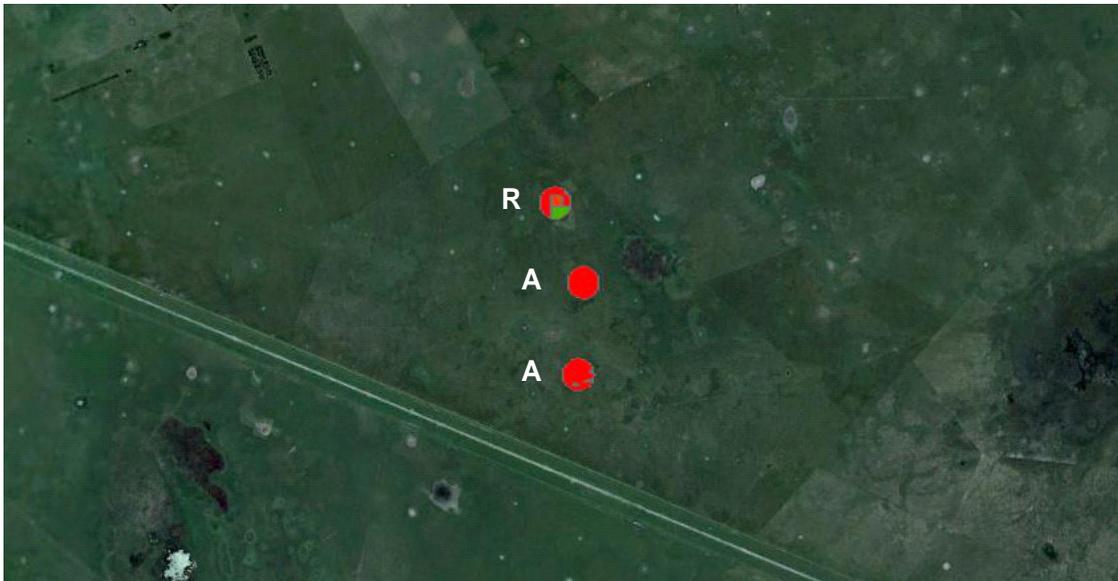


Imagen del sitio Las Chilcas (LC) en donde se representan los dos fragmentos agriculturizados (A) y el fragmento recuperado (R). Imagen extraída con programa Google Earth (versión 5.2, servidor: kh.google.com).



Imagen del sitio San Claudio (SC) en donde se representan los dos fragmentos agriculturizados (A) y los dos recuperados (R). Imagen extraída con programa Google Earth (versión 5.2, servidor: kh.google.com).

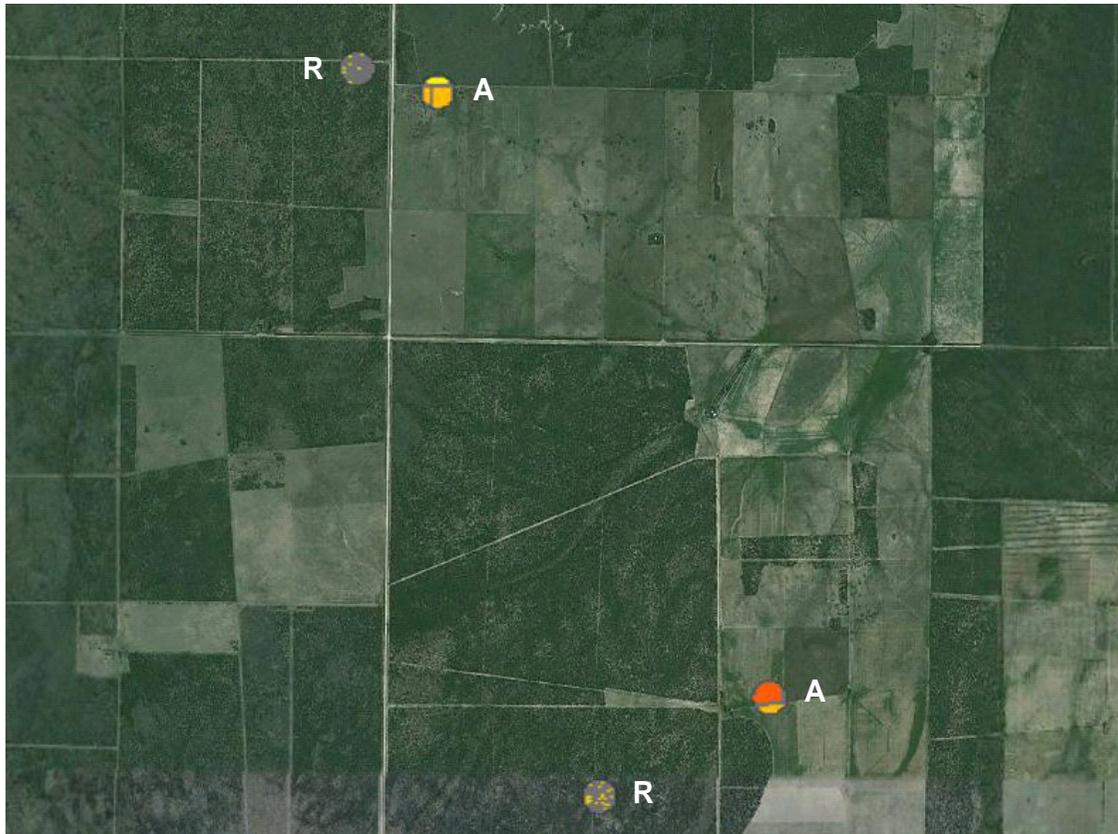


Imagen del sitio Anquilò (AN) en donde se representan los dos fragmentos agriculturizados (A) y los dos recuperados (R). Imagen extraída con programa Google Earth (versión 5.2, servidor: kh.google.com).

Apéndice 2. Especies de plantas entomófilas (A) y de visitantes florales (B) encontrados en el sitio de estudio “Las Chilcas” durante los tres períodos de muestreo (2008-2009, 2009-2010 y 2010-2011). Las especies de plantas subrayadas son las utilizadas en el período 2010-2011 para la estimación del servicio de polinización (en negrita se muestran las especies que se consideran especialistas). Las especies de visitantes florales subrayadas son las utilizadas en el período 2010-2011 para el análisis del transporte de polen.

Apéndice 2.A

Espece	Familia	Origen	2008-2009	2009-2010	2010-2011
<i>Acmella decumbens</i> (Sm.) R.K. Jansen	Asteraceae	n	x	x	x
<i>Adesmia bicolor</i> (Poir.) DC	Fabaceae	n		x	
<i>Agalinis communis</i> (Cham. & Schltld.) D'Arcy	Orobanchaceae	n	x	x	
<i>Asclepia mellodora</i> A. St.-Hil.	Apocynaceae	n	x		x
<i>Aster squamatus</i> (Spreng.) Hiron.	Asteraceae	n	x	x	x
<i>Baccharis pingraea</i> DC.	Asteraceae	n	x	x	x
<i>Centaurium pulchellum</i> (Sw.) Druce	Gentianaceae	e	x		
<u><i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.</u>	Asteraceae	e	x	x	x
<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist	Asteraceae	n	x	x	x
<i>Cuphea glutinosa</i> Cham. & Schltld.	Lythraceae	n	x	x	x
<i>Cynara cardunculus</i> L.	Asteraceae	n	x		
<u><i>Cypella herbertii</i> (Lind.) Herb.</u>	Iridaceae	n	x	x	x
<i>Eryngium coronatum</i> Hook. & Arn.	Apiaceae	n		x	x
<i>Eryngium ebracteatum</i> Lam.	Apiaceae	n	x	x	x
<i>Eryngium horridum</i> Malme	Apiaceae	n		x	x
<i>Foeniculum vulgare</i> Mill.	Apiaceae	e	x		
<i>Herbertia lahue</i> (Molina) Goldblatt	Iridaceae	n		x	x
<i>Hirschfeldia incana</i> (L.) Lagr.-Foss.	Brassicaceae	e	x		
<i>Hypochaeris radicata</i> L.	Asteraceae	e	x	x	x
<i>Jaegeria hirta</i> (Lag.) Less.	Asteraceae	n		x	
<i>Linum usitatissimum</i> L.	Linaceae	e	x	x	x
<i>Lotus tenuis</i> Waldst. & Kit ex Willd.	Fabaceae	e	x	x	x
<i>Lythrum hyssopifolia</i> L.	Lythraceae	e			x

<i>Malvella leprosa</i> (Ortega) Krapov.	Malvaceae	n	x	x	x
<i>Matricaria recutita</i> L.	Asteraceae	e	x		
<u><i>Mentha pulegium</i> L.</u>	Lamiaceae	e		x	x
<u><i>Nothoscordum nudicaule</i> (Lehm.) Guagl.</u>	Alliaceae	n	x	x	x
<i>Noticastrum</i> cf. <i>acuminatum</i> (DC.) Cuatrec.	Asteraceae	n	x	x	x
<i>Oxalis</i> sp.	Oxalidaceae	n			x
<i>Pamphalea bupleurifolia</i> Less.	Asteraceae	n	x		
<i>Phyla canescens</i> (Kunth) Greene	Verbenaceae	n	x	x	x
<i>Picrosia longifolia</i> D. Don	Asteraceae	n			x
<i>Pluchea sagittalis</i> (Lam.) Cabrera	Asteraceae	n			x
<i>Polygala linoides</i> Poir.	Polygalaceae	n			x
<i>Senecio bonariensis</i> Hook. & Arn.	Asteraceae	n		x	
<u><i>Senecio pulcher</i> Hook. & Arn.</u>	Asteraceae	n	x	x	x
<i>Senecio selloi</i> (Spreng.) DC.	Asteraceae	n		x	
<u><i>Sisyrinchium platense</i> I.M. Johnst.</u>	Iridaceae	n	x	x	x
<i>Solanum elaeagnifolium</i> Cav.	Solanaceae	n	x		
<i>Solidago chilensis</i> Meyen	Asteraceae	n		x	
<u><i>Stemodia lanceolata</i> Benth.</u>	Plantaginaceae	n	x	x	x
<i>Vernonia</i> cf. <i>rubricaulis</i> Humb. & Bonpl.	Asteraceae	n	x	x	
<i>Vernonia mollissima</i> D. Don ex Hook. & Arn.	Asteraceae	n			x

Apéndice 2.B

Especie	Orden	Familia	Origen	2008-2009	2009-2010	2010-2011
<u><i>Allograpta exotica</i> Wiedemann</u>	Diptera	Syrphidae	n	x	x	x
<i>Apis mellifera</i> L.	Hymenoptera	Apidae	e	x	x	x
<u><i>Aristosyrphus</i> sp.</u>	Diptera	Syrphidae	n			x
<i>Augochloropsis</i> sp. 1	Hymenoptera	Halictidae	n	x		
<i>Augochloropsis</i> sp. 2	Hymenoptera	Halictidae	n	x	x	x
<i>Augochloropsis</i> sp. 5	Hymenoptera	Halictidae	n	x		

<i>Blaesoxipha</i> sp.	Diptera	Sarcophagidae	n			
<i>Bombus bellicosus</i> Smith	Hymenoptera	Apidae	n			x
Bombyliidae sp. 3	Diptera	Bombyliidae	n	x		
<i>Campsomeris</i> sp. 2	Hymenoptera	Scoliidae	n		x	
Carabidae sp. 1	Coleoptera	Carabidae	n		x	
<i>Ceratina</i> cf. <i>montana</i> Holmberg	Hymenoptera	Apidae	n	x		x
Chalcididae sp. 2	Hymenoptera	Chalcididae	n		x	
<u><i>Chalepogenus roitmani</i> Roig Alsina</u>	Hymenoptera	Apidae	n	x	x	x
<u><i>Chauliognatus scriptus</i> (Germ.)</u>	Coleoptera	Cantharidae	n	x	x	x
<i>Pleurochrysis lynchi</i> (Brèthes)	Hymenoptera	Chrysididae	n			x
<i>Cochliomyia macellaria</i> (Fabricius)	Diptera	Calliphoridae	n	x	x	
<i>Colias lesbia</i> (Hübner)	Lepidoptera	Pieridae	n	x	x	x
Coleoptera sp. 3	Coleoptera	no determinada	n		x	
<u>Coleoptera sp. 4</u>	Coleoptera	no determinada	n	x	x	x
Coleoptera sp. 5	Coleoptera	no determinada	n		x	
<u>Coleoptera sp. 6</u>	Coleoptera	no determinada	n	x	x	x
<i>Compsomyiops fulvicrura</i> (Robineau-Desvoidy)	Diptera	Calliphoridae	n		x	
<i>Conura</i> sp. 1	Hymenoptera	Chalcididae	n	x	x	
Culicidae sp. 1	Diptera	Culicidae	n		x	
Culicidae sp. 2	Diptera	Culicidae	n		x	
Curculionidae sp. 5	Coleoptera	Curculionidae	n		x	
Curculionidae sp. 6	Coleoptera	Curculionidae	n	x	x	
Curculionidae sp. 7	Coleoptera	Curculionidae	n	x		
Curculionidae sp. 8	Coleoptera	Curculionidae	n	x		
Curculionidae sp. 9	Coleoptera	Curculionidae	n		x	
Curculionidae sp. 10	Coleoptera	Curculionidae	n	x		x
Curculionidae sp. 12	Coleoptera	Curculionidae	n		x	
<i>Danaus</i> sp.	Lepidoptera	Nymphalidae	n			x
<u><i>Dialictus</i> sp. 1</u>	Hymenoptera	Halictidae	n	x	x	x
<i>Dilophus</i> cf. <i>similis</i> R.V.	Diptera	Bibionidae	n	x	x	
Diptera sp. 1	Diptera	no determinada	n	x		
<i>Entypus ferrugipennis</i> (Haliday)	Hymenoptera	Pompilidae	n	x	x	x
<i>Euptoieta claudia</i> (Blanchard)	Lepidoptera	Nymphalidae	n		x	x

<i>Exoprosopa</i> sp. 1	Diptera	Bombyliidae	n	x	x	
Heteroptera sp. 2	Heteroptera	no determinada	n		x	
Heteroptera sp. 3	Heteroptera	no determinada	n		x	
<i>Hylephila phyleus</i> (Drury)	Lepidoptera	Hesperiidae	n	x	x	x
<i>Junonia genoveva</i> C. & R. Felder	Lepidoptera	Nymphalidae	n		x	
<u>Lampyridae</u> sp. 1	Coleoptera	Lampyridae	n	x	x	
Lampyridae sp. 2	Coleoptera	Lampyridae	n		x	x
<i>Lanthanomelissa discrepans</i> Holmberg	Hymenoptera	Apidae	n		x	
<i>Lanthanomelissa magaliae</i> Urban	Hymenoptera	Apidae	n		x	
<i>Larra burmeisterii</i> (Holmberg)	Hymenoptera	Crabronidae	n	x		
<i>Lerodea eufala</i> (Edwards)	Lepidoptera	Hesperiidae	n	x	x	x
<i>Limnophora</i> sp.	Diptera	Muscidae	n		x	
<i>Megachile (Acentron)</i> sp. 1	Hymenoptera	Megachilidae	n		x	
<i>Megachile (Archimiegachile)</i> sp. 1	Hymenoptera	Megachilidae	n	x		
<i>Megachile (Dactylomegachile)</i> sp. 1	Hymenoptera	Megachilidae	n	x		
<i>Megachile (Dactylomegachile)</i> sp. 3	Hymenoptera	Megachilidae	n		x	
<i>Megachile (Dactylomegachile)</i> sp. 4	Hymenoptera	Megachilidae	n	x		
<i>Megachile (Dactylomegachile) suspecta</i> Vachal	Hymenoptera	Megachilidae	n	x		
<i>Megachile (Leptorachis)</i> sp. 1	Hymenoptera	Megachilidae	n	x	x	
<i>Megachile (Pseudocentron) gomphrenae</i> Holmberg	Hymenoptera	Megachilidae	n	x	x	
<i>Megachile (Pseudocentron) gomphrenoides</i> Vachal	Hymenoptera	Megachilidae	n			x
<i>Melissodes rufithorax</i> Brèthes	Hymenoptera	Apidae	n		x	
<i>Melissoptila</i> sp. 1	Hymenoptera	Apidae	n	x	x	
<i>Microcerella asimetrica</i> Mulieri, Mariluis & Patitucci	Diptera	Sarcophagidae	n		x	
<i>Microcerella muehni</i> (Blanchard)	Diptera	Sarcophagidae	n		x	
<i>Microcerella</i> sp. 1	Diptera	Sarcophagidae	n	x		
Miridae sp. 1	Heteroptera	Miridae	n	x		
<i>Myzinum</i> sp. 1	Hymenoptera	Tiphiidae	n	x	x	x
<u><i>Myzinum</i> sp. 5</u>	Hymenoptera	Tiphiidae	n	x	x	x
<i>Neorhynchocephalus</i> sp. 1	Diptera	Nemestrinidae	n		x	x
Noctuidae sp. 5	Lepidoptera	Noctuidae	n		x	
Orthoptera sp. 1	Orthoptera	no determinada	n	x		
<i>Oxysarcodexia marina</i> (Hall)	Diptera	Sarcophagidae	n	x	x	

<u><i>Oxysarcodexia varia</i></u> (Walker)	Diptera	Sarcophagidae	n	x	x	x
<i>Pachodynerus argentinus</i> Saussure	Hymenoptera	Vespidae	n	x		x
<i>Palpada distinguenda</i> Wiedemann	Diptera	Syrphidae	n	x	x	
<i>Palpada elegans</i> Blanchard	Diptera	Syrphidae	n	x	x	
<i>Palpada meigenii</i> Wiedemann	Diptera	Syrphidae	n	x		
<i>Palpada rufiventris</i> (Macquart)	Diptera	Syrphidae	n		x	
<i>Pampasatyrus periphias</i> (Godart)	Lepidoptera	Nymphalidae	n	x	x	
Plutallidae sp. 1	Lepidoptera	Plutallidae	n		x	x
<i>Poecilognathus</i> sp. 2	Diptera	Bombyliidae	n	x	x	x
<i>Poecilognathus</i> sp. 3	Diptera	Bombyliidae	n	x		
<i>Polistes cinerascens</i> Saussure	Hymenoptera	Vespidae	n		x	x
Pompilidae sp. 1	Hymenoptera	Pompilidae	n			x
<i>Pseudomops neglecta</i> Shelford	Blattaria	Blattellidae	n		x	x
<i>Psorophora</i> sp. 1	Diptera	Culicidae	n		x	
<i>Pyrgus communis</i> (Grote)	Lepidoptera	Hesperiidae	n			x
<i>Rachiplusia nu</i> (Guenée)	Lepidoptera	Noctuidae	n	x		
<i>Sarconesia chlorogaster</i> (Wiedemann)	Diptera	Calliphoridae	n		x	
Stratiomyiidae sp. 1	Diptera	Stratiomyiidae	n		x	
<i>Strymon eurytulus</i> (Hübner)	Lepidoptera	Lycaenidae	n	x		
<i>Syritta flaviventris</i> Macquart	Diptera	Syrphidae	e	x		
Tabanidae sp. 1	Diptera	Tabanidae	n	x	x	x
Tachinidae (subfamilia: Dexiinae)	Diptera	Tachinidae	n	x		
Tachinidae (subfamilia: Phasiinae)	Diptera	Tachinidae	n	x		
<u>Tachinidae sp. 2</u>	Diptera	Tachinidae	n	x	x	x
Tachinidae sp. 3	Diptera	Tachinidae	n		x	
Tachinidae sp. 5	Diptera	Tachinidae	n		x	
Tachinidae sp. 9	Diptera	Tachinidae	n		x	
Tachinidae sp. 10	Diptera	Tachinidae	n		x	x
Tachinidae sp. 12	Diptera	Tachinidae	n		x	
Tachinidae sp. 43	Diptera	Tachinidae	n	x		
Tachinidae sp. 47	Diptera	Tachinidae	n		x	
<i>Tatochila</i> sp.	Lepidoptera	Pieridae	n	x		
Tephritidae sp. 2	Diptera	Tephritidae	n			x

Tettigoniidae sp. 1	Orthoptera	Tettigoniidae	n	x		
<u>Tiphia sp. 1</u>	Hymenoptera	Tiphiidae	n		x	
<u>Toxomerus sp. 1</u>	Diptera	Syrphidae	n		x	x
<u>Tricharaea occidua</u> (Fabricius)	Diptera	Sarcophagidae	n	x	x	x
<i>Vanessa braziliensis</i> Moore	Lepidoptera	Nymphalidae	n		x	
<i>Villa</i> sp. 1	Diptera	Bombyliidae	n		x	
<i>Villa</i> sp. 4	Diptera	Bombyliidae	n	x		
<i>Xylocopa augusti</i> Lepeletier	Hymenoptera	Apidae	n	x		
<i>Xylocopa ciliata</i> Burmeister	Hymenoptera	Apidae	n		x	
<i>Xylocopa splendidula</i> Lepeletier	Hymenoptera	Apidae	n	x		

Apéndice 3. Especies de plantas entomófilas (A) y de visitantes florales (B) encontrados en el sitio de estudio “San Claudio” durante los tres períodos de muestreo (2008-2009, 2009-2010 y 2010-2011). Las especies de plantas subrayadas son las utilizadas en el período 2010-2011 para la estimación del servicio de polinización (en negrita se muestran las especies que se consideran especialistas). Las especies de visitantes florales subrayadas son las utilizadas en el período 2010-2011 para el análisis del transporte de polen.

Apéndice 3.A

Especie	Familia	Origen	2008-2009	2009-2010	2010-2011
<i>Adesmia bicolor</i> (Poir.) DC	Fabaceae	n	x	X	x
<i>Ammi majus</i> L.	Apiaceae	e	x	X	x
<i>Ammi visnaga</i> (L.) Lam.	Apiaceae	e	x	X	x
<i>Anoda cristata</i> (L.) Schltl.	Malvaceae	n		X	
<i>Araujia angustifolia</i> (Hook. & Arn.) Decne.	Apocynaceae	n	x	x	
<i>Asclepias mellodora</i> A. St.-Hil.	Apocynaceae	n		x	
<i>Aster squamatus</i> (Spreng.) Hieron.	Asteraceae	n			x
<u><i>Baccharis pingraea</i> DC.</u>	Asteraceae	n	x	x	x
<i>Bidens subalternans</i> DC.	Asteraceae	n	x		
<i>Capsella bursa-patoris</i> (L.) Crantz	Brassicaceae	e		x	

<u>Carduus acanthoides</u> L.	Asteraceae	e	x	x	x
<u>Cirsium vulgare</u> (Savi) Ten.	Asteraceae	e	x	x	x
<u>Conium maculatum</u> L.	Apiaceae	e	x	x	x
<u>Convolvulus hermanniae</u> L'Hér.	Convolvulaceae	n	x	x	x
<u>Conyza bonariensis</u> (L.) Cronquist	Asteraceae	n			x
<u>Crepis setosa</u> Hallier f.	Asteraceae	e	x	x	x
<u>Cucurbita maxima</u> Duchesne	Cucurbitaceae	n	x	x	x
<u>Diplotaxis tenuifolia</u> (L.) DC	Brassicaceae	e	x	x	x
<u>Dipsacus sativus</u> (L.) Honck.	Dipsacaceae	e	x	x	x
<u>Erodium</u> sp.	Geraniaceae	n	x		
<u>Eryngium elegans</u> Cham. & Schltld	Apiaceae	n	x	x	x
<u>Eryngium horridum</u> Malme	Apiaceae	n	x	x	x
<u>Eryngium pandanifolium</u> Cham. & Schltld.	Apiaceae	n	x	x	x
<u>Eryngium ebracteatum</u> Lam.	Apiaceae	n			x
<u>Foeniculum vulgare</u> Mill.	Apiaceae	e	x	x	x
<u>Galactia marginalis</u> Benth.	Fabaceae	n		x	
<u>Gamochaeta</u> sp.	Asteraceae	n			x
<u>Geranium</u> sp.	Geraniaceae	n		x	x
<u>Agalinis communis</u> (Cham. & Schltld.) D'Arcy	Orobanchaceae	n	x		
<u>Glandularia peruviana</u> (L.) Small	Verbenaceae	n	x	x	x
<u>Helianthus annuus</u> L.	Asteraceae	e	x		
<u>Hirschfeldia incana</u> (L.) Lagr.-Foss.	Brassicaceae	e	x	x	x
<u>Hypochaeris microcephala</u> (Sch. Bip.) Cabrera	Asteraceae	n			x
<u>Hypochaeris pampasica</u> Cabrera	Asteraceae	n	x	x	x
<u>Hypochaeris radicata</u> L.	Asteraceae	e	x		x
<u>Lactuca serriola</u> L.	Asteraceae	e		x	x
<u>Lamium amplexicaule</u> L.	Lamiaceae	e		x	
<u>Matricaria recutita</u> L.	Asteraceae	e	x		
<u>Medicago lupulina</u> L.	Fabaceae	e	x	x	
<u>Medicago sativa</u> L.	Fabaceae	e	x	x	x
<u>Melilotus albus</u> Desr.	Fabaceae	e	x	x	
<u>Melilotus officinalis</u> (L.) Lam.	Fabaceae	e	x		x
<u>Oxalis</u> sp. 1	Oxalidaceae	n	x		

<i>Oxalis</i> sp. 2	Oxalidaceae	n		x	x
<i>Oxypetalum solanoides</i> Hook. & Arn.	Apocynaceae	n		x	x
<i>Phyla canescens</i> (Kunth) Greene	Verbenaceae	n		x	
<i>Physalis viscosa</i> L.	Solanaceae	n	x	x	x
<i>Plantago</i> sp.	Plantaginaceae	n			x
<i>Polygala linoides</i> Poir.	Polygalaceae	n		x	
<i>Portulaca oleracea</i> L.	Portulacaceae	e	x	x	
<i>Raphanus sativus</i> L.	Brassicaceae	e		x	
<i>Senecio pinnatus</i> DC.	Asteraceae	n		x	x
<i>Sisyrinchium megapotamicum</i> Malme	Iridaceae	n			x
<i>Glycine max</i> L.	Fabaceae	e			x
<i>Solanum nitidibaccatum</i> Bitter	Solanaceae	n	x	x	
<i>Solanum pilcomayense</i> Morong.	Solanaceae	n	x	x	
<u><i>Solanum sisymbriifolium</i> Lam.</u>	Solanaceae	n	x	x	x
<i>Solidago chilensis</i> Meyen	Asteraceae	n	x	x	x
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	Asteraceae	e		x	x
<i>Tagetes minuta</i> L.	Asteraceae	n			x
<i>Taraxacum officinale</i> Weber ex F. H. Wigg.	Asteraceae	e			
<i>Trifolium pratense</i> L.	Fabaceae	e			x
<i>Trifolium repens</i> L.	Fabaceae	e	x		x
<i>Turnera sidoides</i> L.	Turneraceae	n	x	x	
<i>Verbascum thapsus</i> L.	Scrophulariaceae	n		x	x
<i>Verbena bonariensis</i> L.	Verbenaceae	n	x	x	x
<i>Verbena gracilescens</i> (Cham.) Herter	Verbenaceae	n	x		
<u><i>Verbena intermedia</i> Gillies & Hook. ex Hook.</u>	Verbenaceae	n	x	x	x
<i>Vicia</i> sp.	Fabaceae	n			x
<i>Viola arvensis</i> Murray	Violaceae	n		x	
<i>Wahlenbergia linarioides</i> (Lam.) A. DC.	Campanulaceae	n			x

Espece	Orden	Familia	Origen	2008-2009	2009-2010	2010-2011
<i>Acamptopoeum prinii</i> (Holmberg)	Hymenoptera	Andrenidae	n	x	x	
<i>Agraulis vanillae</i> Stichel	Lepidoptera	Nymphalidae	n			X
<u><i>Allograpta exotica</i> Wiedemann</u>	Diptera	Syrphidae	n	x	x	X
<i>Ancistroceroides alastoroides</i> (Saussure)	Hymenoptera	Vespidae	n		x	
<i>Ancyloxypha nitidula</i> (Burmeister)	Lepidoptera	Hesperiidae	n	x	x	X
<i>Anoplius</i> sp. 1	Hymenoptera	Pompilidae	n		x	
<i>Anoplius</i> sp. 2	Hymenoptera	Pompilidae	n		x	
<i>Anoplius</i> sp. 3	Hymenoptera	Pompilidae	n	x		
<i>Anoplius</i> sp. 4	Hymenoptera	Pompilidae	n	x	x	X
<i>Anoplius</i> sp. 5	Hymenoptera	Pompilidae	n		x	
<i>Anoplius</i> sp. 8	Hymenoptera	Pompilidae	n	x		
<i>Anoplius</i> sp. 12	Hymenoptera	Pompilidae	n			X
<i>Anoplius</i> sp. 13	Hymenoptera	Pompilidae	n			X
<u>Anthomyiidae sp. 1</u>	Diptera	Anthomyiidae	n	x	x	X
Anthomyiidae sp. 2	Diptera	Anthomyiidae	n		x	
Anthomyiidae sp. 3	Diptera	Anthomyiidae	n	x		
Anthomyiidae sp. 4	Diptera	Anthomyiidae	n	x		
<u>Anthomyiidae sp. 5</u>	Diptera	Anthomyiidae	n	x	x	X
Anthomyiidae sp. 6	Diptera	Anthomyiidae	n	x	x	
<i>Anthrenoides</i> sp.	Hymenoptera	Andrenidae	n	x	x	X
<u><i>Apis mellifera</i> L.</u>	Hymenoptera	Apidae	e		x	X
<i>Astata</i> sp.	Hymenoptera	Crabronidae	n		x	
<i>Astylus atromaculatus</i> Blanchard	Coleoptera	Melyridae	n	x	x	X
<u><i>Astylus quadrilineatus</i> (Germ.)</u>	Coleoptera	Melyridae	n	x	x	X
Asilidae sp. 1	Diptera	Asilidae	n			X
Asilidae sp. 2	Diptera	Asilidae	n			X
<i>Audre cosquinia</i> (Giacomelli)	Lepidoptera	Riodinidae	n			X
<i>Augochlora</i> (<i>Augochlora</i>) sp.	Hymenoptera	Halictidae	n	x		
<i>Augochlora</i> (<i>Oxystoglossella</i>) <i>iphigenia</i> Holmberg	Hymenoptera	Halictidae	n	x	x	X
<i>Augochlorella ephyra</i> (Schrottky)	Hymenoptera	Halictidae	n	x	x	X
<i>Augochloropsis</i> sp. 1	Hymenoptera	Halictidae	n	x		

<i>Augochloropsis</i> sp. 3	Hymenoptera	Halictidae	n	x		
<i>Augochloropsis</i> sp. 4	Hymenoptera	Halictidae	n	x		
<i>Augochloropsis</i> sp. 7	Hymenoptera	Halictidae	n			X
<i>Augochloropsis</i> sp. 10	Hymenoptera	Halictidae	n		x	
<i>Bembix</i> sp.	Hymenoptera	Crabronidae	n		x	
<u><i>Blaesoxipha (Acanthodotheca)</i> sp. 1</u>	Diptera	Sarcophagidae	n		x	
<i>Blaesoxipha (Acanthodotheca)</i> sp. 2	Diptera	Sarcophagidae	n	x		
<u><i>Blaesoxipha (Tephromyia)</i> sp. 1</u>	Diptera	Sarcophagidae	n	x		X
<i>Blaesoxipha (Tephromyia)</i> sp. 2	Diptera	Sarcophagidae	n			X
<u><i>Blaesoxipha (Tephromyia)</i> sp. 3</u>	Diptera	Sarcophagidae	n		x	X
<i>Blaesoxipha</i> sp.	Diptera	Sarcophagidae	n	x	x	
<u><i>Bombus bellicosus</i> Smith</u>	Hymenoptera	Apidae	n	x	x	X
<i>Brachygastra</i> sp.	Hymenoptera	Vespidae	n			X
<i>Brachygastra lecheguana</i> (Latrielle)	Hymenoptera	Vespidae	n	x	x	
<i>Brachynomada</i> sp. 1	Hymenoptera	Apidae	n		x	X
<i>Brachynomada</i> sp. 2	Hymenoptera	Apidae	n		x	
Braconidae sp. 1	Hymenoptera	Braconidae	n		x	
Braconidae sp. 2	Hymenoptera	Braconidae	n	x	x	
Braconidae sp. 3	Hymenoptera	Braconidae	n		x	
Braconidae sp. 4	Hymenoptera	Braconidae	n	x		
<u>Braconidae sp. 5</u>	Hymenoptera	Braconidae	n			X
Braconidae sp. 6	Hymenoptera	Braconidae	n			X
Braconidae sp. 7	Hymenoptera	Braconidae	n			X
<u><i>Bruchidius endotubercularis</i> Arora</u>	Coleoptera	Chrysomelidae	e	x	x	X
<i>Calpodes ethlius</i> (Stoll)	Lepidoptera	Hesperiidae	n		x	
<i>Campsomeris</i> sp. 1	Hymenoptera	Scoliidae	n	x		X
<i>Campsomeris</i> sp. 2	Hymenoptera	Scoliidae	n	x	x	X
<u><i>Ceratina montana</i> Holmberg</u>	Hymenoptera	Apidae	n	x	x	X
<i>Cerceris</i> sp. 1	Hymenoptera	Crabronidae	n	x	x	
<i>Cerceris</i> sp. 2	Hymenoptera	Crabronidae	n			X
<i>Cerceris</i> sp. 3	Hymenoptera	Crabronidae	n			X
<i>Cerceris</i> sp. 4	Hymenoptera	Crabronidae	n		x	
<i>Cerceris</i> sp. 5	Hymenoptera	Crabronidae	n	x		

<i>Cerceris</i> sp. 6	Hymenoptera	Crabronidae	n	x		X
<i>Cerceris</i> sp. 7	Hymenoptera	Crabronidae	n		x	
<i>Cerceris</i> sp. 8	Hymenoptera	Crabronidae	n	x		
Chalcididae sp. 1	Hymenoptera	Crabronidae	n		x	X
<u><i>Chauliognatus scriptus</i> (Germ.)</u>	Coleoptera	Cantharidae	n	x	x	X
<i>Chelonus</i> sp.	Hymenoptera	Braconidae	n	x		X
<i>Chilicola</i> sp. 1	Hymenoptera	Colletidae	n		x	X
<i>Chlorion hemipyrrhum</i> (Sichel)	Hymenoptera	Sphecidae	n	x	x	X
<u><i>Chlorion</i> sp.</u>	Hymenoptera	Sphecidae	n			X
<i>Pleurochysis lynchi</i> (Brèthes)	Hymenoptera	Chrysididae	n	x		
<i>Chrysis</i> sp. 1	Hymenoptera	Chrysididae	n		x	
<i>Chrysis</i> sp. 2	Hymenoptera	Chrysididae	n		x	
Chrysomelidae sp. 1	Coleoptera	Chrysomelidae	n			X
<u>Chrysomelidae sp. 2</u>	Coleoptera	Chrysomelidae	n	x	x	X
Chrysomelidae sp. 3	Coleoptera	Chrysomelidae	n	x		X
Chrysomelidae sp. 4	Coleoptera	Chrysomelidae	n		x	
<i>Chrysomya albiceps</i> (Wiedemann)	Diptera	Calliphoridae	e	x	x	X
Coccinellidae sp. 1	Coleoptera	Coccinellidae			x	
Coccinellidae sp. 2	Coleoptera	Coccinellidae				X
<i>Cochliomyia hominivorax</i> (Coquerel)	Diptera	Calliphoridae	n	x		
<u><i>Cochliomyia macellaria</i> (Fabricius)</u>	Diptera	Calliphoridae	n	x	x	X
<i>Coelioxys</i> sp. 1	Hymenoptera	Megachilidae	n	x	x	X
<u><i>Colias lesbia</i> (Hübner)</u>	Lepidoptera	Pieridae	n	x	x	X
Coleoptera sp. 3	Coleoptera	no determinada	n			X
<u>Coleoptera sp. 4</u>	Coleoptera	no determinada	n	x	x	X
Coleoptera sp. 6	Coleoptera	no determinada	n		x	
Coleoptera sp. 7	Coleoptera	no determinada	n	x		
<u>Coleoptera sp. 8</u>	Coleoptera	no determinada	n			X
<i>Colletes</i> sp. 1	Hymenoptera	Colletidae	n	x	x	
<u><i>Colletes</i> sp. 4</u>	Hymenoptera	Colletidae	n		x	X
<i>Compsomyiops fulvicrura</i> Robineau-Desvoidy	Diptera	Calliphoridae	n			X
Conopidae sp. 1	Diptera	Conopidae	n	x	x	X
Conopidae sp. 2	Diptera	Conopidae	n		x	

Conopidae sp. 5	Diptera	Conopidae	n			X
<i>Conura</i> sp. 3	Hymenoptera	Chalcididae	n			X
<i>Copestylum</i> sp.	Diptera	Syrphidae	n			X
Coreidae sp. 2	Heteroptera	Coreidae	n		x	
<i>Pyrgus communis</i> (Grote)	Lepidoptera	Hesperiidae	n	x	x	X
Culicidae sp. 1	Diptera	Culicidae	n		x	
Culicidae sp. 2	Diptera	Culicidae	n	x	x	
Curculionidae sp. 1	Coleoptera	Curculionidae	n	x	x	
Curculionidae sp. 2	Coleoptera	Curculionidae	n		x	
Curculionidae sp. 3	Coleoptera	Curculionidae	n			X
<u>Curculionidae sp. 5</u>	Coleoptera	Curculionidae	n	x	x	X
<u>Curculionidae sp. 11</u>	Coleoptera	Curculionidae	n	x	x	X
<u>Curculionidae sp. 12</u>	Coleoptera	Curculionidae	n			X
<i>Cylindromyia</i> sp.	Diptera	Tachinidae	n		x	X
<i>Danaus</i> sp.	Lepidoptera	Nymphalidae	n		x	X
<i>Diabrotica speciosa</i> (Germ.)	Coleoptera	Chrysomelidae	n	x	x	X
<u><i>Dialictus</i> sp. 11</u>	Hymenoptera	Halictidae	n	x	x	X
<i>Dialictus</i> sp. 12	Hymenoptera	Halictidae	n	x	x	
<u><i>Dialictus</i> sp. 13</u>	Hymenoptera	Halictidae	n	x	x	X
<u><i>Dialictus</i> sp. 14</u>	Hymenoptera	Halictidae	n	x	x	X
<u><i>Dialictus</i> sp. 15</u>	Hymenoptera	Halictidae	n	x	x	X
<i>Dialictus</i> sp. 16	Hymenoptera	Halictidae	n			X
<u><i>Dialictus</i> sp. 17</u>	Hymenoptera	Halictidae	n	x	x	X
<i>Dialictus</i> sp. 18	Hymenoptera	Halictidae	n	x		X
<i>Dialictus</i> sp. 19	Hymenoptera	Halictidae	n	x	x	X
<u><i>Dialictus</i> sp. 20</u>	Hymenoptera	Halictidae	n	x	x	X
<u><i>Dialictus</i> sp. 21</u>	Hymenoptera	Halictidae	n	x	x	X
<i>Dicranoplius</i> sp.	Hymenoptera	Pompilidae	n			X
<u><i>Dilophus</i> cf. <i>similis</i> R.V.</u>	Diptera	Bibionidae	n	x	x	X
Diptera sp. 1	Diptera	no determinada	n		x	
<i>Ectemnius</i> sp.	Hymenoptera	Crabronidae	n	x	x	
Elateridae sp. 2	Coleoptera	Elateridae	n		x	
<i>Emesis russula</i> (Stichel)	Lepidoptera	Riodinidae	n	x	x	

<u>Entypus ferrugipennis</u> (Haliday)	Hymenoptera	Pompilidae	n	x		X
<i>Epargyreus tmolis</i> (Burmeister)	Lepidoptera	Hesperiidae	n	x	x	
<i>Eriopsis connexa</i> (Germ.)	Coleoptera	Coccinellidae	n		x	
<i>Eristalis tenax</i> L.	Diptera	Syrphidae	e	x		
<i>Eucyrtothynnus</i> sp.	Hymenoptera	Tiphidae	n	x	x	X
<i>Euptoieta claudia</i> (Blanchard)	Lepidoptera	Nymphalidae	n	x	x	X
Evaniidae sp.	Hymenoptera	Evaniidae	n	x		X
<i>Exoprosopa</i> sp. 1	Diptera	Bombyliidae	n	x		
Fanniidae sp.	Diptera	Fannidae	n			X
Formicidae sp. 1	Hymenoptera	Formicidae	n	x	x	
<i>Gasteruption parvum</i> Schrottky	Hymenoptera	Gasteruptionidae	n	x		
<i>Graphomya auriceps</i> Malloch	Diptera	Muscidae	n		x	X
Heteroptera sp. 3	Heteroptera	no determinada	n		x	X
Homoptera sp. 1	Homoptera	no determinada	n	x		
<i>Hylephila phyleus</i> (Drury)	Lepidoptera	Hesperiidae	n	x	x	X
Ichneumonidae sp. 7	Hymenoptera	Ichneumonidae	n	x		
Ichneumonidae sp. 8	Hymenoptera	Ichneumonidae	n	x		
Ichneumonidae sp. 9	Hymenoptera	Ichneumonidae	n	x		
<i>Isodontia</i> sp.	Hymenoptera	Sphecidae	n		x	
<i>Junonia genoveva</i> C. & R. Felder	Lepidoptera	Nymphalidae	n		x	
Lampyridae sp. 1	Coleoptera	Lampyridae	n	x	x	X
<u>Lampyridae sp. 2</u>	Coleoptera	Lampyridae	n	x	x	X
<i>Larra bicolor</i> Fabricius / <i>L. predatrix</i> (Strang)	Hymenoptera	Crabronidae	n	x	x	X
<i>Lepidomyia ortalina</i> Wulp.	Diptera	Syrphidae				X
<u><i>Lerodea eufala</i></u> (Edwards)	Lepidoptera	Hesperiidae	n	x	x	X
<i>Lerodea incompta</i> Hayward	Lepidoptera	Hesperiidae	n	x	x	
<i>Leucopodella</i> sp.	Diptera	Syrphidae	n			X
<i>Libytheana carinenta</i> (Cramer)	Lepidoptera	Nymphalidae	n		x	
<u>Lygaeidae sp. 1</u>	Hemiptera	Lygaeidae	n			
<i>Ligyra klugii</i> (Wiedemann)	Diptera	Bombyliidae	n	x		X
<u><i>Limnophora</i> sp.</u>	Diptera	Muscidae	n	x	x	X
<i>Lispe</i> sp.	Diptera	Muscidae	n			X
<i>Megachile</i> (<i>Acentron</i>)	Hymenoptera	Megachilidae	n			X

<i>Megachile (Acentron) sp. 2</i>	Hymenoptera	Megachilidae	n	x		
<i>Megachile (Archimegachile)</i>	Hymenoptera	Megachilidae	n	x		
<i>Megachile (Chrysosarus) sp.</i>	Hymenoptera	Megachilidae	n	x		X
<i>Megachile (Dactylomegachile)</i>	Hymenoptera	Megachilidae	n			X
<i>Megachile (Dactylomegachile) sp. 5</i>	Hymenoptera	Megachilidae	n		x	
<i>Megachile (Dactylomegachile) suspecta</i> Vachal	Hymenoptera	Megachilidae	n	x		
<i>Megachile (Leptorachis)</i>	Hymenoptera	Megachilidae	n	x		
<i>Megachile (Leptorachis) sp. 2</i>	Hymenoptera	Megachilidae	n	x		
<i>Megachile (Pseudocentron) gomphrenae</i> Holmberg	Hymenoptera	Megachilidae	n	x	x	
<i>Megachile (Pseudocentron) gomphrenoides</i> Vachal	Hymenoptera	Megachilidae	n			
<i>Megachile (Pseudocentron) sp. 1</i>	Hymenoptera	Megachilidae	n			X
<i>Megachile (Pseudocentron) sp. 2</i>	Hymenoptera	Megachilidae	n			X
<u><i>Megachile (Pseudocentron) sp. 3</i></u>	Hymenoptera	Megachilidae	n			X
<i>Megachile sp.</i>		campaña 2			x	
<i>Melissodes rufithorax</i> Brèthes	Hymenoptera	Apidae	n		x	
<u><i>Melissodes tintinnans</i> (Holmberg)</u>	Hymenoptera	Apidae	n	x	x	X
<i>Melissoptila sp. 1</i>	Hymenoptera	Apidae	n	x		
<i>Melissoptila sp. 2</i>	Hymenoptera	Apidae	n		x	
<i>Melissoptila tandilensis</i> Holmberg	Hymenoptera	Apidae	n	x	x	X
<i>Meromacrus nectarinoides</i> Lynch Arribálzaga	Diptera	Syrphidae	n		x	
<i>Microcerella sp.</i>	Diptera	Sarcophagidae	n			
<i>Microcerella muehni</i> (Blanchard)	Diptera	Sarcophagidae	n			
Miridae sp. 2	Hemiptera	Miridae	n		x	
Miridae sp. 3	Hemiptera	Miridae	n		x	
<i>Mischocyttarus drewseni</i> Saussure	Hymenoptera	Vespidae	n	x	x	X
Mordellidae sp. 1	Coleoptera	Mordellidae	n	x	x	X
Mutillidae sp. 2	Hymenoptera	Mutillidae	n	x		X
Myzinum sp. 1	Hymenoptera	Tiphidae	n	x	x	X
Myzinum sp. 5	Hymenoptera	Tiphidae	n		x	X
Myzinum sp. 8	Hymenoptera	Tiphidae	n		x	
<i>Neorhynchocephalus sp. 1</i>	Diptera	Nemestrinidae	n			X
Noctuidae sp. 1	Lepidoptera	Noctuidae	n	x	x	
Noctuidae sp. 2	Lepidoptera	Noctuidae	n	x	x	

Noctuidae sp. 3	Lepidoptera	Noctuidae	n	x	x	
<u>Noctuidae sp. 4</u>	Lepidoptera	Noctuidae	n			X
Noctuidae sp. 5	Lepidoptera	Noctuidae	n		x	
<i>Ophyra aenescens</i> (Wiedemann)	Diptera	Muscidae	n	x	x	
Orthopterera sp. 1	Orthoptera	no determinada	n		x	
<i>Oxybelus</i> sp. 4	Hymenoptera	Crabronidae	n	x		
<i>Oxybelus</i> sp. 5	Hymenoptera	Crabronidae	n		x	
<i>Oxybelus</i> sp. 6	Hymenoptera	Crabronidae	n			X
<i>Oxybelus</i> sp. 8	Hymenoptera	Crabronidae	n	x	x	X
<i>Oxybelus</i> sp. 9	Hymenoptera	Crabronidae	n		x	
<u><i>Oxysarcodexia paulistanensis</i> (Mattos)</u>	Diptera	Sarcophagidae	n		x	X
<i>Oxysarcodexia terminalis</i> (Wiedemann)	Diptera	Sarcophagidae	n	x	x	
<u><i>Oxysarcodexia varia</i> (Walker)</u>	Diptera	Sarcophagidae	n	x	x	X
<i>Pachodynerus argentinus</i> Saussure	Hymenoptera	Vespidae	n	x		
<i>Palpada distinguenda</i> Wiedemann	Diptera	Syrphidae	n	x	x	X
<u><i>Palpada elegans</i> Blanchard</u>	Diptera	Syrphidae	n	x	x	X
<i>Palpada meigenii</i> Wiedemann	Diptera	Syrphidae	n		x	X
<i>Palpada rufiventris</i> (Macquart)	Diptera	Syrphidae	n	x	x	X
<i>Palpada</i> sp. 1	Diptera	Syrphidae	n		x	
<i>Palpada</i> sp. 2	Diptera	Syrphidae	n	x	x	
<i>Palpada</i> sp. 3	Diptera	Syrphidae	n			X
<i>Palpada</i> sp. 4	Diptera	Syrphidae	n			X
<i>Pampasatyurus periphias</i> (Godart)	Lepidoptera	Nymphalidae	n	x	x	X
<i>Parapsaenythia serripes</i> (Ducke)	Hymenoptera	Andrenidae	n	x	x	
<i>Parasystoechus</i> sp.	Diptera	Bombyliidae	n	x	x	X
Pentatomidae sp. 1	Heteroptera	Penatomidae	n		x	
Pentatomidae sp. 2	Heteroptera	Penatomidae	n		x	
<i>Peponapis fervens</i> (Smith)	Hymenoptera	Apidae	n	x	x	X
<i>Pepsis</i> sp. 1	Hymenoptera	Pompilidae			x	
<i>Perilampus</i> sp.	Hymenoptera	Perilampidae				X
<u><i>Phaenicia cluvia</i> (Walker)</u>	Diptera	Calliphoridae	n	x	x	X
<i>Phaonia trispila</i> Bigot	Diptera	Muscidae	n		x	
<i>Photinus fuscus</i> Germ.	Coleoptera	Lampyridae	n	x	x	X

Plutallidae sp. 1	Lepidoptera	Plutallidae	n	x		X
<i>Poecilognathus</i> sp. 1	Diptera	Bombyliidae	n		x	X
<i>Poecilopompilus mixtus</i> (Fabricius)	Hymenoptera	Pompilidae	n		x	
<i>Polistes cinerascens</i> Saussure	Hymenoptera	Vespidae	n	x	x	X
<u><i>Polybia scutellaris</i> (White)</u>	Hymenoptera	Vespidae	n	x	x	X
Pompilidae sp. 2	Hymenoptera	Pompilidae	n	x		
Pompilidae sp. 3	Hymenoptera	Pompilidae	n	x		
Pompilidae sp. 4	Hymenoptera	Pompilidae	n		x	
<i>Prionyx</i> sp. 6	Hymenoptera	Sphecidae	n		x	X
<i>Protandrena</i> sp.	Hymenoptera	Andrenidae	n	x	x	
<i>Psaenythia</i> sp. 1	Hymenoptera	Andrenidae	n	x	x	X
<i>Psaenythia</i> sp. 2	Hymenoptera	Andrenidae	n		x	
<i>Pseudosphex noverca</i> Schaus	Lepidoptera	Arctiidae	n	x		
<u><i>Pseudagapostemon pampeanus</i> (Holmberg)</u>	Hymenoptera	Halictidae	n	x	x	X
<i>Pseudagapostemon puelchanus</i> (Holmberg)	Hymenoptera	Halictidae	n		x	X
<i>Pseudodoros clavatus</i> Fabricius	Diptera	Syrphidae	n	x		X
<u><i>Pseudomops neglecta</i> Shelford</u>	Blattaria	Blattellidae	n	x	x	X
<i>Rachiplusia nu</i> (Guenée)	Lepidoptera	Noctuidae	n	x	x	X
<i>Ravinia</i> sp.	Diptera	Sarcophagidae	n		x	
<i>Rophitulus</i> sp.	Hymenoptera	Andrenidae	n	x		
<i>Sarconesia chlorogaster</i> (Wiedemann)	Diptera	Calliphoridae	n	x		
<i>Sarcophaga</i> sp.	Diptera	Sarcophagidae	n			X
cf. <i>Lepidodexia</i> sp.	Diptera	Sarcophagidae	n			
Sarcophagidae sp. 1	Diptera	Sarcophagidae	n	x		
Sarcophagidae sp. 2	Diptera	Sarcophagidae	n		x	
<i>Sphecodes</i> sp.	Hymenoptera	Halictidae	n		x	X
<u><i>Sphiximorpha</i> sp. 1</u>	Diptera	Syrphidae	n		x	
<i>Stenodynerus</i> sp. 2	Hymenoptera	Vespidae	n	x		
Stratiomyiidae sp. 1	Diptera	Stratiomyiidae	n	x	x	X
<u>Stratiomyiidae sp. 2</u>	Diptera	Stratiomyiidae	n	x	x	X
<i>Strymon eurytulus</i> (Hübner)	Lepidoptera	Lycaenidae	n	x	x	X
<i>Syllimnophora</i> sp.	Diptera	Muscidae	n			X
<i>Syritta flaviventris</i>	Diptera	Syrphidae	e		x	

<u>Syrphus sp.</u>	Diptera	Syrphidae	n	x		X
Tabanidae sp.	Diptera	Tabanidae	n		x	X
Tachinidae sp. 1	Diptera	Tachinidae	n		x	
Tachinidae sp. 2	Diptera	Tachinidae	n		x	
Tachinidae sp. 5	Diptera	Tachinidae	n	x		
Tachinidae sp. 9	Diptera	Tachinidae	n	x	x	
Tachinidae sp. 10	Diptera	Tachinidae	n	x	x	X
Tachinidae sp. 11	Diptera	Tachinidae	n	x		
Tachinidae sp. 14	Diptera	Tachinidae	n	x		X
Tachinidae sp. 15	Diptera	Tachinidae	n	x	x	
Tachinidae sp. 18	Diptera	Tachinidae	n	x		
Tachinidae sp. 19	Diptera	Tachinidae	n	x	x	
Tachinidae sp. 20	Diptera	Tachinidae	n		x	
Tachinidae sp. 21	Diptera	Tachinidae	n		x	
Tachinidae sp. 22	Diptera	Tachinidae	n		x	
Tachinidae sp. 23	Diptera	Tachinidae	n		x	
Tachinidae sp. 24	Diptera	Tachinidae	n		x	
Tachinidae sp. 25	Diptera	Tachinidae	n		x	
Tachinidae sp. 26	Diptera	Tachinidae	n		x	
Tachinidae sp. 27	Diptera	Tachinidae	n		x	
Tachinidae sp. 28	Diptera	Tachinidae	n	x		
Tachinidae sp. 37	Diptera	Tachinidae	n			X
Tachinidae sp. 38	Diptera	Tachinidae	n			X
Tachinidae sp. 42	Diptera	Tachinidae	n			X
<u>Tachinidae sp. 43</u>	Diptera	Tachinidae	n		x	X
Tachinidae sp. 44	Diptera	Tachinidae	n			X
Tachinidae sp. 46	Diptera	Tachinidae	n			X
<u>Tachinidae sp. 47</u>	Diptera	Tachinidae	n		x	X
Tachinidae sp. 48	Diptera	Tachinidae	n			X
<u>Tachytes amazonus F. Smith</u>	Hymenoptera	Crabronidae	n	x	x	X
<u>Tachytes fraternus Taschenberg</u>	Hymenoptera	Crabronidae	n	x		
<u>Tachytes pubescens Bohart</u>	Hymenoptera	Crabronidae	n			X
<u>Tatochila sp.</u>	Lepidoptera	Pieridae	n	x	x	X

Tephritidae sp. 1	Diptera	Tephritidae		x		
Tephritidae sp. 2	Diptera	Tephritidae		x	x	X
Tephritidae sp. 3	Diptera	Tephritidae		x		
Tettigoniidae sp. 1	Orthoptera	Tettigoniidae	n			X
<i>Tetraonyx maudhuyi</i> Pic	Coleoptera	Meloidae	n			X
<i>Thespieus catochra</i> (Plötz)	Lepidoptera	Hesperiidae	n	x		X
<i>Tiphia</i> sp.	Hymenoptera	Tiphidae	n	x	x	X
<u><i>Toxomerus</i> sp. 1</u>	Diptera	Syrphidae	n	x	x	X
<u><i>Tricharaea occidua</i> (Fabricius)</u>	Diptera	Sarcophagidae	n	x	x	X
<i>Trichopoda</i> sp.1	Diptera	Tachinidae	n	x	x	X
<i>Vanessa braziliensis</i> Moore	Lepidoptera	Nymphalidae	n	x	x	X
<i>Villa</i> sp. 1	Diptera	Bombyliidae	n	x	x	X
<i>Vinius pulcherrimus</i> Hayward	Lepidoptera	Hesperiidae	n	x	x	
<i>Wallengrenia premnas</i> (Wallengren)	Lepidoptera	Hesperiidae	n	x		
<i>Xylocopa ciliata</i> Burmeister	Hymenoptera	Apidae	n	x	x	X
<i>Xylocopa splendidula</i> Lepeletier	Hymenoptera	Apidae	n	x		
<i>Ypthimoides celmis</i> (Godart)	Lepidoptera	Nymphalidae	n		x	
<i>Zanysson</i> sp.	Hymenoptera	Crabronidae	n	x		

Apéndice 4. Especies de plantas entomófilas (A) y de visitantes florales (B) encontrados en el sitio de estudio “Anquilóo” durante los tres períodos de muestreo (2008-2009, 2009-2010 y 2010-2011). Las especies de plantas subrayadas son las utilizadas en el período 2010-2011 para la estimación del servicio de polinización (en negrita se muestran las especies que se consideran especialistas). Las especies de visitantes florales subrayadas son las utilizadas en el período 2010-2011 para el análisis del transporte de polen.

Apéndice 4.A

Especie	Familia	Origen	2008-2009	2009-2010	2010-2011
<i>Adesmia</i> sp.	Fabaceae	n			X
<u><i>Aloysia gratissima</i> (Gillies & Hook. Ex Hook.) Tronc.</u>	Verbenaceae	n	x		X

<i>Ammi visnaga</i> (L.) Lam.	Apiaceae	e	x		
<i>Anoda cristata</i> (L.) Schltl.	Malvaceae	n	x	x	
<i>Baccharis crispa</i> Spreng.	Asteraceae	n		x	X
<i>Baccharis gilliesii</i> A. Gray	Asteraceae	n		x	X
<i>Baccharis rufescens</i> Spreng.	Asteraceae	n		x	
<i>Baccharis ulicina</i> Hook. & Arn.	Asteraceae	n	x	x	X
<i>Baccharis vulneraria</i> Baker	Asteraceae	n		x	
<i>Bidens pilosa</i> Phil.	Asteraceae	n		x	X
<u><i>Carduus acanthoides</i> L.</u>	Asteraceae	e	x	x	X
<i>Carduus thoermeri</i> Weinm.	Asteraceae	e			X
<i>Centaurea solstitialis</i> L.	Asteraceae	e	x	x	X
<i>Chenopodium</i> sp. 1	Chenopodiaceae	n		x	
<i>Chenopodium</i> sp. 2	Chenopodiaceae	n	x		
<i>Chuquiraga erinacea</i> D. Don	Asteraceae	n	x	x	X
<u><i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.</u>	Asteraceae	e	x		X
<i>Clematis montevidensis</i> Spreng.	Ranunculaceae	n	x	x	X
<u><i>Condalia microphylla</i> Cav.</u>	Rhamnaceae	n	x	x	X
<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist	Asteraceae	n		x	X
<i>Cuscuta</i> sp.	Convolvulaceae	n		x	X
<u><i>Descuraina argentina</i> O.E. Schulz</u>	Brassicaceae	n			X
<u><i>Diplotaxis tenuifolia</i> (L.) DC.</u>	Brassicaceae	e	x	x	X
<i>Eupatorium patens</i> D. Don ex Hook. & Arn.	Asteraceae	n	x		
<u><i>Gaillardia megapotamica</i> (Spreng.) Baker</u>	Asteraceae	n	x	x	X
<i>Gamochoeta</i> sp. 1	Asteraceae	n			X
<u><i>Glandularia hookeriana</i> Covas & Schnack</u>	Verbenaceae	n	x		
<u><i>Hirschfeldia incana</i> (L.) Lagr.-Foss.</u>	Brassicaceae	e	x	x	X
<i>Hysterionica jasionoides</i> Wild.	Asteraceae	n			X
<u><i>Lycium chilense</i> Miers ex Bertero</u>	Solanaceae	n		x	X
<i>Marrubium vulgare</i> L.	Lamiaceae	e			X
<i>Medicago sativa</i> L.	Fabaceae	e	x	x	X
<i>Morrenia odorata</i> (Hook. & Arn.) Lindl.	Apocynaceae	n	x	x	X
<u><i>Nierembergia aristata</i> D. Don</u>	Solanaceae	n	x	x	X
<i>Pfaffia gnaphaloides</i> (L. f.) Mart.	Amaranthaceae	n		x	

<i>Philibertia gilliesii</i> Hook. & Arn.	Apocynaceae	n			X
<u>Physalis viscosa L.</u>	Solanaceae	n	x	x	X
<u><i>Prosopidastrum angusticarpum</i></u> R.A. Palacios & Hoc	Fabaceae	n	x	x	X
<i>Prosopis caldenia</i> Burkart	Fabaceae	n	x	x	X
<i>Rapistrum rugosum</i> (L.) All.	Brassicaceae	e	X		
<i>Rhynchosia senna</i> Gillies ex Hook.	Fabaceae	n	x	x	X
Rubiaceae sp.	Rubiaceae	n		x	X
<i>Salsola kali</i> L.	Chenopodiaceae	e	x	x	X
<i>Schkuhria pinnata</i> (Lam.) Kuntze ex Thell.	Asteraceae	n		x	X
<i>Senecio</i> sp.	Asteraceae	n			X
<i>Senna aphylla</i> (Cav.) H.S. Irwin & Barneby	Fabaceae	n	x		
<i>Solanum elaeagnifolium</i> Cav.	Solanaceae	n	x	x	X
<i>Solanum juvenale</i> Thell.	Solanaceae	n	x	x	X
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	Asteraceae	e	x		
<u><i>Sphaeralcea crispa</i></u> Baker f.	Malvaceae	n		x	X
<u><i>Thelesperma megapotamicum</i></u> (Spreng.) Kuntze	Asteraceae	n			X
<i>Tragopogon</i> sp.	Asteraceae	e			X
<i>Trixis cacalioides</i> (Kunth) D. Don	Asteraceae	n			X
<u>Turnera sidoides L.</u>	Turneraceae	n	x	x	X
<u>Verbena intermedia</u> Gillies & Hook. ex Hook.	Verbenaceae	n		x	X
<i>Verbesina encelioides</i> (Cav.) Benth. & Hook. F. ex A. Gray	Asteraceae	n		x	
<i>Viguiera anchusaefolia</i> (DC.) Baker	Asteraceae	n	x	x	X

Apéndice 4.B

Especie	Orden	Familia	Origen	2008-2009	2009-2010	2010-2011
<i>Acamptopoeum argentinum</i> (Friese)	Hymenoptera	Andrenidae	n	x	x	x
<i>Actinoplusia koehleri</i> Blanchard	Diptera	Tachinidae	n	x		
<i>Allograpta exotica</i> Wiedemann	Diptera	Syrphidae	n	x	x	x
<u><i>Ammophila</i> sp. 1</u>	Hymenoptera	Sphecidae	n	x	x	x
<i>Ancistroceroides alastoroides</i> (Saussure)	Hymenoptera	Vespidae	n	x		x
Andrenidae sp. 1	Hymenoptera	Andrenidae	n			x
<u>Andrenidae sp. 2</u>	Hymenoptera	Andrenidae	n			x
<u>Andrenidae sp. 3</u>	Hymenoptera	Andrenidae	n			x
<i>Anoplius</i> sp. 6	Hymenoptera	Pompilidae	n		x	
<i>Anoplius</i> sp. 7	Hymenoptera	Pompilidae	n	x		
<i>Anoplius</i> sp. 9	Hymenoptera	Pompilidae	n			x
<i>Anoplius</i> sp. 10	Hymenoptera	Pompilidae	n			x
<i>Anoplius</i> sp. 11	Hymenoptera	Pompilidae	n			x
<i>Anthidium vigintipunctatum</i> Friese	Hymenoptera	Megachilidae	n		x	x
Anthomyiidae sp. 1	Diptera	Anthomyiidae	n			x
<i>Anthrax</i> sp.	Diptera	Bombyliidae	n			x
<u><i>Apis mellifera</i> L.</u>	Hymenoptera	Apidae	e	x	x	x
Argidae	Hymenoptera	Argidae	n		x	
<u><i>Astylus quadrilineatus</i> (Germ.)</u>	Coleoptera	Melyridae	n	x	x	x
<u><i>Astylus</i> sp. 1</u>	Coleoptera	Melyridae	n			x
<i>Audre cosquinia</i> (Giacomelli)	Lepidoptera	Riodinidae	n	x	x	x
<i>Augochloropsis</i> sp. 1	Hymenoptera	Halictidae	n	x		x
<i>Augochloropsis</i> sp. 2	Hymenoptera	Halictidae	n			x
<i>Augochloropsis</i> sp. 6	Hymenoptera	Halictidae	n	x		
<u><i>Augochloropsis</i> sp. 7</u>	Hymenoptera	Halictidae	n		x	x
<i>Augochloropsis</i> sp. 8	Hymenoptera	Halictidae	n			
<u><i>Augochloropsis</i> sp. 9</u>	Hymenoptera	Halictidae	n	x	x	x
<i>Augochloropsis</i> sp. 11	Hymenoptera	Halictidae	n			x
<i>Augochloropsis</i> sp. 12	Hymenoptera	Halictidae	n			x

<i>Augochloropsis</i> sp.	Hymenoptera	Halictidae	n		x	
<i>Austrochares gastricus</i> (Spinola)	Hymenoptera	Pompilidae	n			x
<i>Bicyrtes</i> sp. 1	Hymenoptera	Crabronidae	n		x	x
<i>Blaesoxipha</i> (<i>Tephromyia</i>) sp. 1	Diptera	Sarcophagidae	n	x		
<i>Blaesoxipha</i> sp. 1	Diptera	Sarcophagidae	n		x	
<i>Bombus bellicosus</i> Smith	Hymenoptera	Apidae	n	x	x	
Bombyliidae sp. 1	Diptera	Bombyliidae	n		x	
<u>Bombyliidae sp. 2</u>	Diptera	Bombyliidae	n		x	x
Bombyliidae sp. 4	Diptera	Bombyliidae	n		x	
<u>Bombyliidae sp. 5</u>	Diptera	Bombyliidae	n	x	x	x
Bombyliidae sp. 6	Diptera	Bombyliidae	n	x	x	x
Bombyliidae sp. 7	Diptera	Bombyliidae	n			x
<u>Bombyliidae sp. 8</u>	Diptera	Bombyliidae	n			x
<i>Brachynomada</i> sp. 3	Hymenoptera	Apidae	n		x	x
Braconidae sp. 8	Hymenoptera	Braconidae	n			x
Braconidae sp. 9	Hymenoptera	Braconidae	n			x
<u><i>Bruchidius endotubercularis</i> Arora</u>	Coleoptera	Chrysomelidae	e	x	x	x
<i>Caenohalictus</i> sp. 1	Hymenoptera	Halictidae	n	x	x	x
<i>Caenohalictus</i> sp. 2	Hymenoptera	Halictidae	n		x	
<i>Caenohalictus</i> sp. 3	Hymenoptera	Halictidae	n		x	
<i>Calliopsis</i> sp. 1	Hymenoptera	Andrenidae	n			x
<u><i>Callonychium</i> sp. 1</u>	Hymenoptera	Andrenidae	n	x	x	x
<i>Callonychium</i> sp. 2	Hymenoptera	Andrenidae	n			x
<i>Callonychium</i> sp. 3	Hymenoptera	Andrenidae	n			x
<i>Campsomeris</i> sp. 1	Hymenoptera	Scoliidae	n			x
<i>Campsomeris</i> sp. 2	Hymenoptera	Scoliidae	n	x	x	
<i>Campsomeris</i> sp. 3	Hymenoptera	Scoliidae	n			x
<i>Caupolicana lugubris</i> Smith	Hymenoptera	Colletidae	n	x	x	x
<i>Centris brethesi</i> Schrottky	Hymenoptera	Apidae	n		x	x
<u><i>Centris tricolor</i> (Friese)</u>	Hymenoptera	Apidae	n			x
<i>Cerceris</i> sp. 1	Hymenoptera	Crabronidae	n			x
<i>Cerceris</i> sp. 9	Hymenoptera	Crabronidae	n	x		
<i>Cerceris</i> sp. 10	Hymenoptera	Crabronidae	n			x

<i>Cerceris</i> sp. 11	Hymenoptera	Crabronidae	n		x	
<i>Cerceris</i> sp. 12	Hymenoptera	Crabronidae	n		x	x
<u><i>Cerceris</i> sp. 13</u>	Hymenoptera	Crabronidae	n		x	x
<u><i>Cerceris</i> sp. 14</u>	Hymenoptera	Crabronidae	n			x
<i>Cerceris</i> sp. 15	Hymenoptera	Crabronidae	n		x	
<i>Cerceris</i> sp. 16	Hymenoptera	Crabronidae	n		x	
<i>Cerceris</i> sp. 17	Hymenoptera	Crabronidae	n			x
<i>Ceropales brethesi</i> Banks	Hymenoptera	Pompilidae	n			x
<i>Chalepogenus luciane</i> (Urban)	Hymenoptera	Apidae	n		x	x
<u><i>Chauliognathus scriptus</i> (Germ.)</u>	Coleoptera	Cantharidae	n	x	x	x
<i>Chilicola</i> sp. 2	Hymenoptera	Colletidae	n			x
<i>Chlorion</i> sp. 1	Hymenoptera	Sphecidae	n	x	x	
Chrysomelidae sp. 1	Coleoptera	Chrysomelidae	n			x
Chrysomelidae sp. 2	Coleoptera	Chrysomelidae	n		x	
Chrysomelidae sp. 5	Coleoptera	Chrysomelidae	n	x		
<i>Chrysomya albiceps</i> (Wiedemann)	Diptera	Calliphoridae	e	x		
<u>Chrysopidae sp. 1</u>	Nueroptera	Chrysopidae	n	x	x	x
<i>Cochliomyia macellaria</i> (Fabricius)	Diptera	Calliphoridae	n	x		
<u><i>Coelioxys</i> sp.</u>	Hymenoptera	Megachilidae	n		x	x
<u>Coleoptera sp. 1</u>	Coleoptera	no determinada	n		x	x
Coleoptera sp. 2	Coleoptera	no determinada	n		x	
Coleoptera sp. 7	Coleoptera	no determinada	n		x	
Coleoptera sp. 9	Coleoptera	no determinada	n			x
<i>Colias lesbia</i> (Hübner)	Lepidoptera	Pieridae	n	x	x	x
<u><i>Colletes bicolor</i> Smith</u>	Hymenoptera	Colletidae	n	x	x	x
<i>Colletes</i> sp. 1	Hymenoptera	Colletidae	n		x	x
<u><i>Colletes</i> sp. 4</u>	Hymenoptera	Colletidae	n	x	x	x
Conopidae sp. 1	Diptera	Conopidae	n		x	x
Conopidae sp. 3	Diptera	Conopidae	n		x	
Conopidae sp. 5	Diptera	Conopidae	n			x
<i>Conura</i> sp. 1	Hymenoptera	Chalcididae	n	x	x	
<i>Conura</i> sp. 2	Hymenoptera	Chalcididae	n		x	
Curculionidae sp. 3	Coleoptera	Curculionidae	n	x		

Curculionidae sp. 4	Coleoptera	Curculionidae	n		x	x
<u>Curculionidae sp. 11</u>	Coleoptera	Curculionidae	n	x	x	x
<u>Cylindromyia sp. 1</u>	Diptera	Tachinidae	n		x	x
<u>Dactylozodes sp. 1</u>	Coleoptera	Buprestidae	n	x	x	x
<i>Danaus</i> sp.	Lepidoptera	Nymphalidae	n	x	x	x
<i>Dialictus</i> sp. 2	Hymenoptera	Halictidae	n	x	x	x
<i>Dialictus</i> sp. 3	Hymenoptera	Halictidae	n		x	x
<u><i>Dialictus</i> sp. 4</u>	Hymenoptera	Halictidae	n	x	x	x
<u><i>Dialictus</i> sp. 5</u>	Hymenoptera	Halictidae	n	x	x	x
<i>Dialictus</i> sp. 6	Hymenoptera	Halictidae	n	x	x	
<u><i>Dialictus</i> sp. 7</u>	Hymenoptera	Halictidae	n		x	x
<u><i>Dialictus</i> sp. 8</u>	Hymenoptera	Halictidae	n	x	x	x
<i>Dialictus</i> sp. 9	Hymenoptera	Halictidae	n	x		
<i>Dialictus</i> sp. 10	Hymenoptera	Halictidae	n	x	x	x
<i>Dialictus</i> sp. 11	Hymenoptera	Halictidae	n		x	
<i>Dialictus</i> sp. 13	Hymenoptera	Halictidae	n	x	x	
<i>Dicranoplius</i> sp.	Hymenoptera	Pompilidae	n		x	x
<i>Doeringiella arechavaletai</i> (Brèthes)	Hymenoptera	Apidae	n		x	
<i>Doeringiella crassicornis</i> (Friese)	Hymenoptera	Apidae	n		x	
<i>Doeringiella holmbergi</i> (Schrottky)	Hymenoptera	Apidae	n	x	x	x
<i>Doeringiella</i> sp.	Hymenoptera	Apidae	n	x		
<i>Editha</i> sp.	Hymenoptera	Crabronidae	n			x
Emphorini sp. 1	Hymenoptera	Apidae	n	x		
Emphorini sp. 2	Hymenoptera	Apidae	n	x		
Emphorini sp. 3	Hymenoptera	Apidae	n		x	
<i>Entypus ferruginipennis</i> (Haliday)	Hymenoptera	Pompilidae	n	x	x	
<i>Epanthidium bicoloratum</i> (Smith)	Hymenoptera	Megachilidae		x	x	x
<i>Epicauta</i> sp.	Coleoptera	Meloidae	n			x
<i>Episyron</i> sp.	Hymenoptera	Pompilidae	n			x
<i>Eriopis connexa</i> (Germ.)	Coleoptera	Coccinellidae	n	x		
<i>Etcheverrius chilensis</i> (Guérin)	Lepidoptera	Nymphalidae	n	x	x	
Eucerini sp. 1	Hymenoptera	Apidae	n		x	
Eucerini sp. 3	Hymenoptera	Apidae	n	x		

<u>Eucerini sp. 4</u>	Hymenoptera	Apidae	n	x	x	x
<u>Eucerini sp. 5</u>	Hymenoptera	Apidae	n	x	x	x
Eucerini sp. 6	Hymenoptera	Apidae	n	x	x	
Eucerini sp. 7	Hymenoptera	Apidae	n			x
Eucerini sp. 8	Hymenoptera	Apidae	n			x
Eucerini sp. 9	Hymenoptera	Apidae	n			x
Eucerini sp. 10	Hymenoptera	Apidae	n			x
Eucerini sp. 11	Hymenoptera	Apidae	n			x
<u>Euptoieta claudia</u> (Blanchard)	Lepidoptera	Nymphalidae	n	x	x	x
<u>Eurema deva</u> (Doubleday)	Lepidoptera	Pieridae	n			x
<u>Exomalopsis sp.</u>	Hymenoptera	Apidae	n	x		
<u>Exomalopsis sp. 1</u>	Hymenoptera	Apidae	n	x	x	x
<u>Exomalopsis sp. 2</u>	Hymenoptera	Apidae	n		x	
<u>Exoprosopa sp. 1</u>	Diptera	Bombyliidae	n	x		
<u>Exoprosopa sp. 2</u>	Diptera	Bombyliidae	n	x	x	x
<u>Formicidae sp. 2</u>	Hymenoptera	Formicidae	n	x		
<u>Hemipenthes sp. 1</u>	Diptera	Bombyliidae	n		x	
<u>Hemipenthes sp. 2</u>	Diptera	Bombyliidae	n		x	
<u>Hemipenthes sp. 3</u>	Diptera	Bombyliidae	n			x
<u>Hemipenthes sp. 4</u>	Diptera	Bombyliidae	n			x
<u>Heteroptera sp. 1</u>	Heteroptera	no determinada	n	x	x	x
<u>Hirmoneura sp. 1</u>	Diptera	Nemestrinidae	n		x	
<u>Holopyga sp. 1</u>	Hymenoptera	Chrysididae	n			x
<u>Homoptera sp. 2</u>	Homoptera	no determinada	n		x	
<u>Hylephila phyleus</u> (Drury)	Lepidoptera	Hesperiidae	n	x	x	x
<u>Hyles sp.</u>	Lepidoptera	Sphingidae	n			x
<u>Hymenoptera sp. 1</u>	Hymenoptera	no determinada	n			x
<u>Hypalastoroides sp. 1</u>	Hymenoptera	Vespidae	n			x
<u>Ichneumonidae sp. 2</u>	Hymenoptera	Ichneumonidae	n	x		
<u>Ichneumonidae sp. 3</u>	Hymenoptera	Ichneumonidae	n	x	x	
<u>Ichneumonidae sp. 4</u>	Hymenoptera	Ichneumonidae	n		x	
<u>Ichneumonidae sp. 5</u>	Hymenoptera	Ichneumonidae	n		x	
<u>Ichneumonidae sp. 6</u>	Hymenoptera	Ichneumonidae	n	x		

<i>Isepeolus</i> sp.	Hymenoptera	Apidae	n		x	
<i>Isepeolus viperinus</i> (Holmberg)	Hymenoptera	Apidae	n			x
<i>Leioproctus</i> (<i>Nomiocolletes</i>) <i>joergenseni</i> (Friese)	Hymenoptera	Colletidae	n	x	x	x
<i>Lepidoptera</i> sp. 1	Lepidoptera	no determinada	n		x	x
<i>Lerodea eufala</i> (Edwards)	Lepidoptera	Hesperiidae	n		x	x
<i>Ligyra klugii</i> (Wiedemann)	Diptera	Bombyliidae	n			x
Lygaeidae sp. 1	Hemiptera	Lygaeidae	n		x	x
<i>Megachile</i> (<i>Acentron</i>) sp. 3	Hymenoptera	Megachilidae	n			x
<i>Megachile</i> (<i>Cressoniella</i>) sp. 1	Hymenoptera	Megachilidae	n			x
<i>Megachile</i> (<i>Dactylomegachile</i>) <i>albopunctata</i> Jörgensen	Hymenoptera	Megachilidae	n	x		
<i>Megachile</i> (<i>Dactylomegachile</i>) sp.	Hymenoptera	Megachilidae	n			x
<i>Megachile</i> (<i>Dactylomegachile</i>) sp. 1	Hymenoptera	Megachilidae	n	x		
<i>Megachile</i> (<i>Dactylomegachile</i>) sp. 2	Hymenoptera	Megachilidae	n	x		
<i>Megachile</i> (<i>Dactylomegachile</i>) sp. 6	Hymenoptera	Megachilidae	n		x	
<i>Megachile</i> (<i>Dactylomegachile</i>) sp. 7	Hymenoptera	Megachilidae	n			x
<i>Megachile</i> (<i>Dasymegachile</i>) <i>joergenseni</i> Friese	Hymenoptera	Megachilidae	n			x
<i>Megachile</i> (<i>Pseudocentron</i>) <i>gomphrenae</i> Holmberg	Hymenoptera	Megachilidae	n		x	
<i>Megachile</i> (<i>Pseudocentron</i>) <i>gomphrenoides</i> Vachal	Hymenoptera	Megachilidae	n	x	x	x
<i>Megachile</i> (<i>Pseudocentron</i>) sp. 1	Hymenoptera	Megachilidae	n		x	
<i>Megachile</i> (<i>Pseudocentron</i>) sp. 4	Hymenoptera	Megachilidae	n			x
<i>Megachile</i> (<i>Sayapis</i>) <i>dentipes</i> Vachal	Hymenoptera	Megachilidae	n			x
<i>Megachile</i> (<i>Sayapis</i>) <i>mendozana</i> Cockerell	Hymenoptera	Megachilidae	n	x		x
<i>Megachile</i> sp.	Hymenoptera	Megachilidae	n		x	x
<i>Megachile</i> sp. 1	Hymenoptera	Megachilidae	n	x		
<i>Megacyllene</i> sp.	Coleoptera	Cerambycidae	n			x
<i>Melissodes rufithorax</i> Brèthes	Hymenoptera	Apidae	n	x	x	x
<i>Melissoptila</i> sp. 1	Hymenoptera	Apidae	n	x		
<i>Melissoptila</i> sp. 2	Hymenoptera	Apidae	n	x	x	x
<i>Melissoptila</i> sp. 3	Hymenoptera	Apidae	n			x
<i>Melissoptila tandilensis</i> Holmberg	Hymenoptera	Apidae	n	x	x	x
<i>Microcerella</i> sp.2	Diptera	Sarcophagidae	n	x		
<i>Microdon</i> sp.	Diptera	Syrphidae	n		x	
Miltogramminae sp.	Diptera	Sarcophagidae	n		x	x

<i>Monobia caridei</i> Brèthes	Hymenoptera	Vespidae	n			x
<i>Monobia cingulata</i> Brèthes	Hymenoptera	Vespidae	n			x
<i>Monobia</i> sp.	Hymenoptera	Vespidae	n		x	
Mutillidae sp. 3	Hymenoptera	Mutillidae	n			x
Mutillidae sp. 5	Hymenoptera	Mutillidae	n		x	
<i>Myzinum</i> sp. 1	Hymenoptera	Tiphiidae	n	x		
<u><i>Myzinum</i> sp. 2</u>	Hymenoptera	Tiphiidae	n			x
<i>Myzinum</i> sp. 3	Hymenoptera	Tiphiidae	n		x	
<i>Myzinum</i> sp. 4	Hymenoptera	Tiphiidae	n		x	
<i>Myzinum</i> sp. 5	Hymenoptera	Tiphiidae	n		x	
<u><i>Myzinum</i> sp. 6</u>	Hymenoptera	Tiphiidae	n		x	x
<i>Myzinum</i> sp. 7	Hymenoptera	Tiphiidae	n		x	x
<i>Myzinum</i> sp. 9	Hymenoptera	Tiphiidae	n		x	
<i>Nemognatha</i> sp. 1	Coleoptera	Meloidae	n	x	x	x
<i>Neorhynchocephalus</i> sp. 2	Diptera	Nemestrinidae	n		x	x
Noctuidae sp. 3	Lepidoptera	Noctuidae	n		x	
Noctuidae sp. 4	Lepidoptera	Noctuidae	n		x	
<i>Nomada pampicola</i> Holmberg	Hymenoptera	Apidae	n			x
Orthoptera sp. 1	Orthoptera	no determinada	n	x		x
<i>Oxybelus</i> sp. 1	Hymenoptera	Crabronidae	n			x
<i>Oxybelus</i> sp. 2	Hymenoptera	Crabronidae	n		x	
<u><i>Oxybelus</i> sp. 7</u>	Hymenoptera	Crabronidae	n			x
<i>Oxysarcodexia terminalis</i> (Wiedemann)	Diptera	Sarcophagidae	n	x	x	
<i>Oxysarcodexia varia</i> (Walker)	Diptera	Sarcophagidae	n	x	x	x
<i>Pachodynerus guadelupensis</i> (Saussure)	Hymenoptera	Vespidae	n		x	
<u><i>Pachyminixi</i> sp. 1</u>	Hymenoptera	Vespidae	n		x	x
<i>Pachyminixi</i> sp. 2	Hymenoptera	Vespidae	n			x
<u><i>Pachyminixi</i> sp. 3</u>	Hymenoptera	Vespidae	n			x
<i>Parepeolus aterrinus</i> (Friese)	Hymenoptera	Apidae	n		x	
<i>Peleteria sordida</i> Aldrich	Diptera	Tachinidae	n		x	
Pentatomidae sp. 1	Hemiptera	Pentatomidae	n		x	
Pentatomidae sp. 3	Hemiptera	Pentatomidae	n		x	
<i>Pepsis</i> sp. 2	Hymenoptera	Pompilidae	n	x	x	

<i>Perilampus</i> sp. 1	Hymenoptera	Perilampidae	n			x
<i>Poecilognathus</i> sp. 4	Diptera	Bombyliidae	n	x	x	x
<i>Poecilopompilus algidus fervidus</i> (Taschenberg)	Hymenoptera	Pompilidae	n		x	x
<i>Polistes buyssoni</i> Brèthes	Hymenoptera	Vespidae	n	x	x	x
<i>Prionyx</i> sp. 1	Hymenoptera	Sphecidae	n	x	x	x
<i>Prionyx</i> sp. 2	Hymenoptera	Sphecidae	n		x	
<i>Prionyx</i> sp. 3	Hymenoptera	Sphecidae	n	x	x	x
<i>Prionyx</i> sp. 4	Hymenoptera	Sphecidae	n	x		x
<i>Prionyx</i> sp. 5	Hymenoptera	Sphecidae	n			x
<i>Prosenactia liebermanni</i> Blanchard	Diptera	Tachinidae	n	x	x	x
<i>Psaenythia</i> sp. 2	Hymenoptera	Andrenidae	n	x		
<u><i>Psaenythia</i> sp. 3</u>	Hymenoptera	Andrenidae	n	x	x	x
<i>Psaenythia</i> sp. 4	Hymenoptera	Andrenidae	n	x	x	
<i>Psaenythia</i> sp. 5	Hymenoptera	Andrenidae	n			x
<u><i>Pseudagapostemon</i> sp. 1</u>	Hymenoptera	Halictidae	n		x	x
<i>Pseudagapostemon</i> sp. 2	Hymenoptera	Halictidae	n	x	x	x
<u><i>Pseudodoros clavatus</i> Fabricius</u>	Diptera	Syrphidae	n		x	x
<i>Pyrgus americanus</i> (Plötz)	Lepidoptera	Hesperiidae	n	x	x	
<u><i>Pyrgus communis</i> (Grote)</u>	Lepidoptera	Hesperiidae	n		x	x
<i>Rachiplusia nu</i> (Guenée)	Lepidoptera	Noctuidae	n	x	x	x
<i>Rhinepeolus rufiventris</i> (Friese)	Hymenoptera	Apidae	n		x	x
Riodinae (Lemoniini) sp.	Lepidoptera	Riodinidae	n		x	
Riodinae (Lemoniini) sp. 1	Lepidoptera	Riodinidae	n			x
Riodinae (Lemoniini) sp. 2	Lepidoptera	Riodinidae	n			x
<u><i>Rophitulus</i> sp.</u>	Hymenoptera	Andrenidae	n	x	x	x
<i>Sarconesia chlorogaster</i> (Wiedemann)	Diptera	Sarcophagidae	n	x		
Sarcophagidae sp. A	Diptera	Sarcophagidae	n	x		
<i>Sphex</i> sp. 1	Hymenoptera	Sphecidae	n	x		
<i>Sphex</i> sp. 2	Hymenoptera	Sphecidae	n		x	x
<i>Stangeella cyaniventris</i> (Guerin)	Hymenoptera	Sphecidae	n			
<i>Stenodynerus</i> sp. 1	Hymenoptera	Vespidae	n		x	
<i>Stenodynerus</i> sp. 2	Hymenoptera	Vespidae	n	x		
<i>Stenodynerus</i> sp. 3	Hymenoptera	Vespidae	n			x

<i>Stenodynerus</i> sp. 4	Hymenoptera	Vespidae	n			x
<i>Strymon eurytulus</i> (Hübner)	Lepidoptera	Lycaenidae	n	x	x	x
<i>Svastra bombylans</i> (Holmberg)	Hymenoptera	Apidae	n	x		x
Tachinidae sp. 4	Diptera	Tachinidae	n	x	x	x
Tachinidae sp. 6	Diptera	Tachinidae	n		x	
Tachinidae sp. 7	Diptera	Tachinidae	n		x	
Tachinidae sp. 8	Diptera	Tachinidae	n	x		
Tachinidae sp. 9	Diptera	Tachinidae	n		x	
Tachinidae sp. 13	Diptera	Tachinidae	n	x		
Tachinidae sp. 15	Diptera	Tachinidae	n	x	x	
Tachinidae sp. 16	Diptera	Tachinidae	n		x	
Tachinidae sp. 17	Diptera	Tachinidae	n		x	
Tachinidae sp. 18	Diptera	Tachinidae	n	x		
Tachinidae sp. 29	Diptera	Tachinidae	n	x	x	x
Tachinidae sp. 30	Diptera	Tachinidae	n		x	
Tachinidae sp. 31	Diptera	Tachinidae	n		x	
Tachinidae sp. 32	Diptera	Tachinidae	n	x	x	
Tachinidae sp. 33	Diptera	Tachinidae	n	x		
Tachinidae sp. 35	Diptera	Tachinidae	n	x		
Tachinidae sp. 36	Diptera	Tachinidae	n	x	x	
Tachinidae sp. 39	Diptera	Tachinidae	n			x
Tachinidae sp. 40	Diptera	Tachinidae	n			x
<u>Tachinidae sp. 41</u>	Diptera	Tachinidae	n			x
Tachinidae sp. 45	Diptera	Tachinidae	n			x
Tachinidae sp. A	Diptera	Tachinidae	n	x		
<u>Tachysphex</u> sp.	Hymenoptera	Crabronidae	n	x	x	x
<i>Tachytes amazonus</i> F. Smith	Hymenoptera	Crabronidae	n			x
<i>Tachytes chilensis</i> (Spinola)	Hymenoptera	Crabronidae	n			x
<i>Tachytes pubescens</i> Bohart	Hymenoptera	Crabronidae	n		x	
<i>Tachytes stangei</i> Bohart	Hymenoptera	Crabronidae	n	x	x	
<u>Tatochila</u> sp.	Lepidoptera	Pieridae	n	x	x	x
Tephritidae sp. 3	Diptera	Tephritidae	n		x	
<i>Tetragonoschema</i> sp. 1	Coleoptera	Buprestidae	n	x	x	x

Thynninae sp. 1	Hymenoptera	Tiphiidae	n	x		
Thynninae sp. 2	Hymenoptera	Tiphiidae	n			x
<u>Tiguiipa sp.</u>	Hymenoptera	Crabronidae	n			x
<i>Toxomerus</i> sp.	Diptera	Syrphidae	n		x	
<i>Trachypus patagonensis</i> (Saussure)	Hymenoptera	Crabronidae	n			x
<u><i>Trachypus petiolatus</i> (Spinola)</u>	Hymenoptera	Crabronidae	n			x
<i>Trachypus spegazzini</i> Brèthes	Hymenoptera	Crabronidae	n			x
<i>Tricharaea occidua</i> (Fabricius)	Diptera	Sarcophagidae	n	x	x	x
<i>Trichopoda</i> sp. 1	Diptera	Tachinidae	n		x	x
<i>Trichostictia</i> sp. 1	Hymenoptera	Crabronidae	n			x
<u><i>Trimeria</i> sp. 1</u>	Hymenoptera	Vespidae	n	x	x	x
<i>Vanessa braziliensis</i> (Moore)	Lepidoptera	Nymphalidae	n	x		
<u><i>Vanessa carye</i> (Hübner)</u>	Lepidoptera	Nymphalidae	n			x
<u><i>Villa</i> sp. 1</u>	Diptera	Bombyliidae	n		x	x
<u><i>Xylocopa ordinaria</i> Smith</u>	Hymenoptera	Apidae	n	x	x	x
<u><i>Xylocopa splendidula</i> Lepeletier</u>	Hymenoptera	Apidae	n	x	x	x
<u><i>Zethus</i> sp.</u>	Hymenoptera	Vespidae	n		x	x
