

Los elementos lineales del paisaje en agroecosistemas: su rol como reservorios de biodiversidad e implicancias para la conservación de las interacciones planta-polinizador y del servicio de polinización asociado

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

Marcos Monasterolo

Biólogo - Universidad Nacional de Córdoba - 2012

Lugar de trabajo: UBA, Facultad de Agronomía- Cátedra de Botánica General



FAUBA

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



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Mariano Devoto

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor of Philosophy (Universidad de Bristol, Reino Unido)

Co-director

Santiago Poggio

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO DE TESIS

JURADO

Marcelo Adrián Aizen

Licenciado en Ciencias Biológicas (Universidad de Buenos Aires)

PhD (University of Massachusetts)

JURADO

Alicia Noemi Sérsic

Bióloga (Universidad Nacional de Córdoba)

Doctora en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de Córdoba)

JURADO

Matías Enrique Mastrangelo

Licenciado en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de Mar del Plata)

PhD en Biología de la Conservación (Victoria University of Wellington)

Fecha de defensa de la tesis: 12 de Diciembre de 2018

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mis directores Mariano Devoto y Santiago Poggio, por haberme aconsejado y guiado en el proceso de realización de la tesis.

A todos aquellos que me ayudaron en la identificación de polinizadores, ensayos de laboratorio y otras tareas relacionadas con la tesis: Diego Medan, Norberto Montaldo, Pablo Mulieri, Rocío González Vaquero, Pablo Torreta y Gabriela Zarlavsky.

A Sandra Pavia y Carina Salguero, que hicieron posible una mayor comodidad en la estancia y con las cuales viví buenos momentos de charlas y mates.

A todos los que me ayudaron con el trabajo de campo, sin los cuales no hubiera podido realizarlo: Malena Giusti, Amparo Musso, Javier Serfilippo, Nahuel Pugliese, Sara Bozzola, Diego Villalba, Carolina del Toro, Jazmín Dahe, Adelina Nashiro, Florencia Barreto, Antonio López Carretero, Sabrina Tommasiello, Lucía Mayoral, Ayelén Arrascaete, Ana Petersen, Victoria Gavelio, Ingvild Fonn Asmervik y Cristian Barrios.

A la escuela para Graduados '*Ing. Agr. Alberto Soriano*' de la FAUBA.

A mis compañeros de las cátedras de Botánica y a mis amigos presentes y pasados. Un agradecimiento especial para mi novia, Julieta García Serra, la cual me acompañó en todo el proceso de la tesis, apoyándome y aguantando mis momentos.

Por último, quiero agradecer a mi familia, ya que sin el apoyo de ellos no hubiera llegado hasta aquí. Silvana, Oscar, Melisa, Miguela y mis abuelos Negra y Pirunchi, gracias por estar siempre que los necesito.

DECLARACIÓN

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se indique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.

La identificación de las especies de plantas fue realizada en conjunto con la tesis de grado de la Lic. en Biología Barreto Florencia, titulada: “Influencia de las características locales y del paisaje circundante, sobre la riqueza de plantas exóticas y nativas, en los elementos lineales del paisaje en el partido de Carlos Casares” presentada en la universidad CAECE.

INDICE GENERAL

AGRADECIMIENTOS.....	III
DECLARACIÓN.....	IV
INDICE DE FIGURAS Y CUADROS.....	VIII
RESUMEN.....	XII
ABSTRACT.....	XIII
CAPÍTULO 1	1
Introducción general	1
1.1 Fragmentación e intensificación agrícola.....	1
1.2 Teorías y modelos utilizados en agroecosistemas fragmentados	1
1.3 Los elementos lineales del paisaje en los agroecosistemas: su estructura y función.....	3
1.4 Servicios ecosistémicos: definición e importancia	4
1.5 Polinización en los agroecosistemas: importancia y estado de conservación.....	6
1.6 Interacciones y redes de interacción	7
1.7 Escalas de medición de la biodiversidad y del servicio de polinización asociado	7
1.8 Región pampeana – transformaciones del paisaje, estado de conservación y elementos lineales	9
1.9 Objetivos y estructura de la tesis	12
CAPÍTULO 2	14
El papel de los elementos lineales del paisaje en la conservación de la diversidad de plantas y polinizadores	14
2.1 Introducción	14
2.1.1 Los elementos lineales del paisaje como sostén de la biodiversidad en los agroecosistemas	14
2.1.2 Características de los elementos lineales del paisaje que pueden afectar la diversidad de plantas y visitantes.....	15
2.1.3 Hipótesis y predicciones.....	17
2.2 Metodología	17
2.3 Resultados	22
2.3.1 Evaluación de las predicciones	24
2.4 Discusión.....	29
2.4.1 Ancho de los ELP	30
2.4.2 Ocupación del lote adyacente al ELP.....	31
2.4.3 Heterogeneidad del paisaje circundante al ELP	32
2.4.4 Conclusiones.....	33
CAPÍTULO 3	34

El rol de los elementos lineales del paisaje en la conservación de las redes planta-polinizador.....	34
3.1 Introducción	34
3.1.1 Interacciones y servicio de polinización en agroecosistemas	34
3.1.2 Interacciones planta-polinizador en los ELP	35
3.1.3 Redes de interacciones	35
3.1.4 Propiedades de las redes	36
3.1.5 ¿Cómo pueden afectar las características de los ELP a la estructura de las Redes Planta-Polinizador que albergan?	38
3.1.6 Hipótesis y predicciones	40
3.2 Metodología	41
3.3 Resultados	43
3.3.1 Puesta a prueba de las hipótesis	44
3.4 Discusión.....	49
3.4.1 Ancho del ELP.....	50
3.4.2 Ocupación del lote adyacente al ELP.....	52
3.4.3 Heterogeneidad del paisaje circundante al ELP	52
3.4.4 Conclusiones.....	53
CAPÍTULO 4	55
Los elementos lineales del paisaje como facilitadores del servicio de polinización	55
4.1 Introducción	55
4.1.1 Fragmentación del paisaje y servicio de polinización en agroecosistemas	55
4.1.2 Elementos lineales del paisaje como “corredores” o facilitadores del servicio de polinización.....	55
4.1.3 Características de los ELP que pueden afectar al servicio de polinización.....	57
4.1.4 Hipótesis y predicciones.....	59
4.2 Metodología	60
4.3 Resultados	64
4.3.1 Puesta a prueba de las hipótesis	65
4.4 Discusión.....	73
4.4.1 Servicio de polinización en las distintas especies.....	73
4.4.2 Servicio de polinización a escala puntual del ELP	74
4.4.3 Servicio de polinización a escala local.....	76
4.4.4 Servicio de polinización a escala de paisaje	77
4.4.5 Flujo de polen en los ELP	77
4.4.6 Conclusiones.....	78

CAPÍTULO 5	80
Discusión general.....	80
5.1 Escala puntual de observación.....	83
5.2 Escala de observación local.....	85
5.3 Escala de observación de paisaje	85
5.4 Conclusiones finales.....	86
5.5 Líneas de investigación a futuro	87
Bibliografía	89
Anexos.....	112

INDICE DE FIGURAS Y CUADROS

CAPÍTULO 1.....	1
<p>Figura 1.1. Esquema simplificado de la tesis que incluye el paisaje con sus diferentes configuraciones (a), y la región de estudio con el lote agrícola (b), junto con sus entidades ecológicas (especies, poblaciones de plantas y polinizadores y comunidades). Además, se presenta la relación con las diferentes escalas de observación (puntual, local y de paisaje), algunas de las características de los componentes de esas escalas (área, disturbios, recursos, heterogeneidad) y algunos de los procesos ecológicos que influyen en la biodiversidad (flujo de especies y diásporas, forrajeo, “efecto de borde”, “efecto de masa”, “derrame”). Modificado de Poggio (2012)</p>	9
<p>Figura 1.2. Representación de algunas características del mosaico agrícola: Camino-Banquina-Lote agrícola. *En las banquinas con una relación perímetro-área muy elevada, las características de los bordes no son diferenciables del interior de la banquina, y en general se presentan como “bordes” en sí mismas.</p>	11
CAPÍTULO 2.....	14
<p>Figura 2.3. Esquema que ejemplifica el método utilizado para calcular los índices de heterogeneidad del paisaje. El punto negro representa el centro del sitio (ELP), mientras que los distintos colores indican las diferentes coberturas (amarillo=suelo cultivado, verde= suelo pastoreado, rojo=lagunas, gris= camino, azul=ELP, violeta claro=zona urbana).</p>	21
<p>Figura 2.4. Especies de plantas con unidades florales más abundantes registradas en los 20 ELP seleccionados: <i>Melilotus albus</i> e <i>Hydrocotyle bonariensis</i>.</p>	23
<p>Figura 2.5. Morfo-especies de visitantes florales más abundantes observados en los 20 ELP seleccionados: <i>A. mellifera</i>, <i>Palpada</i> spp., <i>Toxomerus</i> sp., <i>Allograpta</i> sp. y <i>Dialictus</i> spp.</p>	24
<p>Cuadro 2.1 Detalle de los modelos seleccionados para cada una de las variables de la estructura de la comunidad planta-polinizador, con los factores fijos (solo se incluyen los factores que quedaron seleccionados en el modelo final). Además, se muestra la estructura del error, el estimador, el error estándar (ES), el valor t o Z y el valor P.</p>	24
<p>Figura 2.6. Riqueza de plantas en relación al ancho de los ELP en los sitios seleccionados. Los puntos verdes y azules corresponden a los sitios muestreados del gradiente de anchos (2-11 m) en la primera y segunda temporada de muestreo, respectivamente. Los puntos negros son los sitios de referencia (40 m). La línea punteada indica el promedio de la riqueza de plantas de estos últimos sitios, y la línea roja indica el ajuste del modelo entre las variables.</p>	26
<p>Figura 2.7. Abundancia de visitantes florales en relación al ancho de los ELP en los sitios seleccionados. Los puntos verdes y azules corresponden a los sitios muestreados del gradiente de anchos (2-11 m) en la primera y segunda temporada de muestreo, respectivamente. Los puntos negros representan los sitios de referencia (40 m). La línea punteada indica el promedio de la riqueza de visitantes de estos últimos sitios, y la línea roja indica el ajuste del modelo entre las variables.</p>	26

Figura 2.8. Riqueza de visitantes florales en relación al ancho de los ELP en los sitios seleccionados. Los puntos verdes y azules corresponden a los sitios del gradiente de anchos (2-11 m) muestreados en la primera y segunda temporada, respectivamente. Los puntos negros son los sitios de referencia (40 m); la línea punteada indica el promedio de la riqueza de visitantes de estos sitios. La línea roja indica el ajuste del modelo entre las variables. 27

b)..... 28

Figura 2.9. (a) Abundancia de unidades florales en relación al ancho de los ELP en los sitios seleccionados. Los puntos verdes y azules corresponden a los sitios del gradiente de anchos (2-11 m) muestreados en la primera y segunda temporada, respectivamente. Los puntos negros son los sitios de referencia de 40 m; la línea punteada indica el promedio de la abundancia de unidades florales de estos sitios. (b) Abundancia de unidades florales por m² en relación a cuatro categorías de ancho en los ELP (0-4 m, 5-8 m, 10-10,5 m y 40 m), seleccionadas a partir de un histograma, solo como método de visualización gráfica (ver anexo II.C). 28

Figura 2.10. Matriz donde se muestran los 20 ELP en columnas ordenadas por el ancho, y la abundancia de flores de cada sitio en filas, donde cada punto en una misma fila es una especie. Las cuatro últimas columnas corresponden a los sitios de referencia de 40 m. El tamaño de cada punto representa el logaritmo de la abundancia de flores de las especies en ese sitio. En este gráfico no se muestran las especies con abundancias menores a 50 unidades florales. 29

CAPÍTULO 3..... 34

Figura 3.1. Ejemplo de una red planta-polinizador cuantitativa. En este caso se representan las interacciones entre especies de plantas (rectángulos inferiores) y sus visitantes florales (rectángulos superiores) en una comunidad particular. El ancho de los rectángulos representa la abundancia relativa de cada especie. El grosor de las líneas grises representa la frecuencia (o intensidad) de la interacción entre pares de especies. Con las herramientas de análisis apropiadas se puede extraer una enorme cantidad de información sobre la estructura y el funcionamiento de la comunidad de organismos que la red representa (Dormann *et al.* 2009). 36

Cuadro 3.1. Detalle de los GLMM seleccionados para cada una de las propiedades de las RPP, con los factores fijos (solo se incluyen los factores que quedaron seleccionados en el modelo final). Además, se muestra la estructura del error, el estimador, el error estándar (ES), el valor Z o t, y el valor P. 45

Figura 3.3. Riqueza de interacciones (RI) en relación al ancho de los ELP. Los puntos verdes y azules corresponden a los sitios muestreados del gradiente de anchos (2-11 m) en la primera y segunda temporada de muestreo, respectivamente. Los puntos negros son los sitios de referencia (40 m); la línea punteada indica el promedio de la riqueza de interacciones de estos sitios, y la línea roja indica el ajuste del modelo entre las variables. 47

Figura 3.4. Generalidad de visitantes florales corregida por el tamaño de la red (G^R) en relación al ancho de los ELP. Los puntos verdes y azules corresponden a los sitios del gradiente de anchos (2-11 m) muestreados en la primera y segunda temporada, respectivamente. Los puntos negros son los sitios de referencia (40 m); la

línea punteada indica el promedio de la generalidad de estos sitios, y la línea roja indica el ajuste del modelo entre las variables. 48

Figura 3.5. Uniformidad de interacciones (UI) de la red en relación al índice de diversidad de hábitat a 500 m de radio del ELP. Los puntos verdes y azules corresponden a los sitios muestreados del gradiente de anchos (2-11 m) en la primera y segunda temporada de muestreo, respectivamente. La línea roja indica el ajuste del modelo entre las variables. 49

CAPÍTULO 4..... 55

Figura 4.1 Diseño de una unidad experimental consistente en un elemento lineal del paisaje (banquina) y cinco jardines, formado por 2 especies: *H. incana* y *L. maritima*. El jardín “F” es la fuente de polvo fluorescente. Los demás jardines (receptores de polvo fluorescente) de la matriz difieren en su distancia a la población fuente y por su ubicación, dentro o fuera del ELP. Las distancias están en metros. ... 61

Figura 4.2 (a) Estigmas de *H. incana* y *L. maritima* en plastilina dentro de cajas de plástico. (b) Preparados vistos en microscopio óptico donde se observan el polen y (c) el polvo fluorescente en los estigmas. 63

Cuadro 4.1 Detalle de los GLMM seleccionados para cada una de las variables del servicio de polinización, con los factores fijos (solo se incluyen los factores que quedaron seleccionados en el modelo final). Además, se muestra la estructura del error, el estimador, el error estándar (ES), el valor Z y el valor P. 65

Figura 4.3 Valores residuales parciales del modelo con el número de visitantes florales (por flor y por tiempo) en relación al ancho de los ELP. La línea continua indica el ajuste del modelo entre las variables. Las líneas grises a cada lado representan el intervalo de confianza del 95%. 68

Figura 4.4 Valores residuales parciales del modelo con el número de visitantes florales (por flor y por tiempo) en los jardines del ELP (izquierda, no significativo) y del lote agrícola adyacente (derecha) en relación a la riqueza de plantas. Las líneas continuas indican el ajuste del modelo entre las variables. Las líneas grises a cada lado representan el intervalo de confianza del 95%. 68

Figura 4.5 Valores residuales parciales del modelo con el número de visitantes florales (por flor y por tiempo) en los jardines de *H. incana* (izquierda) y *L. maritima* (derecha) en relación a la abundancia de unidades florales. Las líneas continuas indican el ajuste del modelo entre las variables. Las líneas grises a cada lado representan el intervalo de confianza del 95%. 69

Figura 4.6 Valores residuales parciales del modelo con el número de granos de polen conespecíficos depositados por estigmas con relación a la abundancia de unidades florales. La línea continua indica el ajuste del modelo entre las variables. Las líneas grises a cada lado representan el intervalo de confianza del 95%. 69

Figura 4.7 Valores residuales parciales del modelo con la proporción de jardines con polvo fluorescente dentro del ELP (izquierda) y del lote agrícola adyacente (derecha) en relación a la abundancia de unidades florales. Las líneas continuas indican el ajuste del modelo entre las variables. Las líneas grises a cada lado representan el intervalo de confianza del 95%. 70

Figura 4.8 Valores residuales parciales del modelo con el número de granos de polen conespecíficos depositados por estigmas en función de la riqueza de plantas

en los ELP. Izquierda: *Hirschfeldia incana*. Derecha: *L. maritima*. Las líneas continuas indican el ajuste del modelo entre las variables. Las líneas grises a cada lado representan el intervalo de confianza del 95% 70

Figura 4.9 Valores residuales parciales del modelo con el número de granos de polen conespecífico por estigma en *H. incana* (izquierda) y *L. maritima* (derecha) con relación a la ocupación del lote adyacente a los ELP (lotes cultivados o no cultivados). Las líneas continuas indican el ajuste del modelo entre las variables. Las líneas grises a cada lado representan el intervalo de confianza del 95%. 72

Figura 4.10 Valores residuales parciales del modelo con el número de granos de polen conespecífico por estigma en relación a la riqueza de plantas en los ELP. Izquierda: ELP adyacentes a lotes cultivados. Derecha: ELP aledaños a lotes no cultivados. Las líneas continuas indican el ajuste del modelo entre las variables. Las líneas grises a cada lado representan el intervalo de confianza del 95%. 72

CAPÍTULO 5..... 80

Figura 5.1. Esquema simplificado de la tesis (Capítulo 1, pág. 9), junto los principales resultados obtenidos en las diferentes escalas de observación (puntual, local y de paisaje)..... 82

RESUMEN

Los elementos lineales del paisaje en agroecosistemas: su rol como reservorios de biodiversidad e implicancias para la conservación de las interacciones planta-polinizador y del servicio de polinización asociado

La fragmentación del paisaje y las prácticas agrícolas pueden afectar la diversidad de plantas y polinizadores e interacciones que los elementos lineales del paisaje (ELP) sostienen en los agroecosistemas. Para comprobarlo, se estudiaron veinte tramos de ELP (banquinas de caminos rurales), en la Pampa Interior (Partido de Carlos Casares, Buenos Aires, Argentina). En este trabajo, se consideraron tres características y contextos de los ELP a diferentes escalas de observación: ancho de los ELP (escala puntual), la ocupación del lote adyacente (escala local) y la heterogeneidad de hábitat (escala de paisaje). Durante dos temporadas consecutivas se examinó la influencia de esas características y contextos en la riqueza de plantas con flores entomófilas, la abundancia de unidades florales y la riqueza y abundancia de sus visitantes en los ELP (enfoque estructural). También se evaluó el efecto de las características y contextos en las redes de interacciones planta-polinizador (RPP) de los ELP y la provisión del servicio de polinización (enfoque funcional). La escala puntual fue la más importante, ya que los ELP más anchos tuvieron mayor riqueza de plantas, abundancia de visitantes florales y riqueza de interacciones en las RPP. Además, el número de visitas en plantas individuales aumentó en ELP más anchos y la cantidad de granos de polen conespecíficos disminuyó en los ELP con mayor abundancia de flores. A escala local, con el incremento de la riqueza de plantas en los ELP, aumentó la cantidad de granos de polen conespecíficos en ELP adyacentes a lotes sin cultivar. A escala de paisaje, sólo la uniformidad de las interacciones en las RPP disminuyó cuando la diversidad de paisaje fue mayor. Concluimos que la conservación y el manejo de los ELP en agroecosistemas manejados intensamente son prioritarios para mantener alta diversidad, RPP más complejas y funcionales y la provisión del servicio de polinización de mayor calidad y cantidad.

Palabras clave: Elementos lineales del paisaje (ELP) – Agroecosistemas - Biodiversidad - Redes planta-polinizador (RPP) – Servicio de polinización

ABSTRACT

Landscape linear elements in agroecosystems: its role as reservoir of biodiversity and implications for the conservation of plant-pollinator interaction and the associated pollination service

Landscape fragmentation and agricultural practices can affect the plants and pollinators diversity and their interactions that landscape linear elements (LLE) host in agroecosystems. To prove this, twenty portions of LLE (road verges) were studied in the Argentine Pampas (Carlos Casares, Buenos Aires). In this study, three LLE contexts were selected in different scales of observation: width of that linear element (site scale), occupation of the adjacent fields (local scale) and habitat heterogeneity (landscape scale). During two consecutive seasons the influence of these contexts on the entomophilous flowering plants, the abundance of floral units and the richness and abundance of their visitors in the LLE (structural approach) were examined. Plant-pollination interaction networks (PPN) and pollination service they provide (functional approach) were also evaluated. The site scale was the most important, since the widest LLE had higher plant richness, higher flower visitor abundance and interaction richness in PPN. In addition, the number of visits in individual plants increased in widest LLE and the number of conspecific pollen grains decreased in LLE with higher abundance of flowers. At local scale, the increase in plant richness in the LLE increased the number of conspecific pollen grains in the LLE adjacent to uncultivated fields. At landscape scale, the evenness of interactions in the PPN decreased when landscape diversity was higher. We conclude that, the conservation and management of LLE in agroecosystems intensely managed should be a priority to maintain high species diversity, more complex and functional interaction networks and a pollination service provision of high quality and quantity.

Highlights: Landscape linear elements (LLE) - Agroecosystems - Biodiversity - Plant-pollinator interaction networks (PPN) - Pollination service

CAPÍTULO 1

Introducción general

1.1 Fragmentación e intensificación agrícola

Desde hace siglos los seres humanos han transformado el paisaje y han provocado cambios en la cantidad y calidad de hábitats y en los ciclos biogeoquímicos. Con la expansión de la agricultura, modificaron aún más los ecosistemas y la estructura del paisaje, provocando y facilitando extinciones, invasiones de especies exóticas, erosión del suelo, cambios en el régimen de disturbios (Foley *et al.* 2005; Dearing *et al.* 2006; Ellis y Ramankutty 2008; Hansen y Galetti 2009). La proporción de la superficie terrestre con uso antrópico (i.e. pasturas para el ganado, tierras de cultivo, infraestructura, pueblos y ciudades), que aumentó principalmente en los últimos 150 a 200 años, ocupa actualmente el 55% (Ellis *et al.* 2010) y las tierras agrícolas en particular cubren el 37% de toda la superficie terrestre (Banco Mundial, 2017).

La gran disminución de los bosques y de las tierras con coberturas semi-naturales es el resultado de la combinación de la expansión del uso de la tierra y de su intensificación. La expansión en el uso de la tierra derivó en la fragmentación de hábitats extensos y continuos de bosques o pastizales naturales, los que se redujeron y se subdividieron en fragmentos cada vez más pequeños y aislados, inmersos en una matriz de hábitat distinto al original (Ranta *et al.* 1998; Ewers y Didham 2006; Didham 2010). La intensificación del uso de la tierra se caracteriza, a escala local, por la mecanización de la agricultura y el aumento del uso de insumos industriales para proveer recursos a los cultivos (fertilizantes) y protegerlos contra adversidades bióticas (pesticidas). A escalas del paisaje, la intensificación agrícola tuvo como consecuencias el aumento del tamaño de las unidades de manejo (lotes), la reducción de las áreas con hábitats naturales y semi-naturales, y la especialización de la agricultura en pocos usos de la tierra (Tscharrntke *et al.* 2005; Steffan-Dewenter y Westphal 2008). Estos procesos promovieron la pérdida de hábitats y provocaron cambios en la estructura del paisaje, lo que afectó negativamente la biodiversidad de los sistemas agrícolas (Foley *et al.* 2005; Tscharrntke *et al.* 2005).

1.2 Teorías y modelos utilizados en agroecosistemas fragmentados

Desde hace varias décadas, los efectos de la fragmentación y la pérdida de hábitats sobre la biodiversidad son abordados teniendo en cuenta un conjunto teorías y modelos. Una de ellas, la teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson, 1967), significó un paso importante en la comprensión de los mecanismos que determinan la biodiversidad de las islas oceánicas, y luego de otros ambientes a los cuales fue aplicada. Esta teoría propone que el número de especies en una isla se encuentra en un equilibrio dinámico mantenido por dos procesos, la extinción y la inmigración de especies (Simberloff 1974). Este equilibrio se debe a que, si las poblaciones de una especie tienden a extinguirse en una isla, la riqueza de especies se mantiene

relativamente constante a causa de la colonización de otras especies, aunque la composición y la diversidad pueden cambiar.

Las tasas de extinción e inmigración de especies dependen de dos parámetros principales, el tamaño de la isla y la distancia al continente (MacArthur y Wilson (1967). Las islas de mayor tamaño tendrán más diversidad de hábitat permitiendo una mayor persistencia de especies, debido a la menor tasa de extinción. Además, la cercanía de las islas a la población fuente (continente) aumentará la probabilidad de inmigración. En cambio, en islas más pequeñas y aisladas, el número de especies disminuirá por una mayor tasa de extinción, y una menor inmigración. Esta teoría ha sido aplicada en muchas otras disciplinas de la ecología, entre ellas en la ecología del paisaje. En ella los parches de hábitat son entendidos como “islas” que contienen vegetación original, y que como producto de la fragmentación están rodeadas por áreas hostiles para las especies y situados a una determinada distancia de dispersión de parches más grandes (los “continentes”) que funcionan como fuentes de individuos (Whittaker 1998; Fahrig 2003).

A partir de algunos elementos tomados del equilibrio dinámico de la biogeografía de islas surgió la teoría de metapoblaciones (Levins 1969; Levins 1970). La teoría partió del concepto de metapoblaciones definidas como un “conjunto de poblaciones locales que interactúan a través del movimiento de individuos entre las poblaciones” (Hanski y Gilpin 1991). Según esta teoría, el tamaño de una población depende de los balances entre natalidad y mortalidad, y entre inmigración y emigración. Esta teoría alternativa surgió debido a que muchos de los ecosistemas fragmentados, en general, no poseen fragmentos tan grandes que funcionen como fuente de individuos, sino más bien presentan fragmentos de diferentes tamaños aislados unos de otros, a través de los cuales se dispersan los individuos (Hanski 1999). Dentro de esta red de parches, la persistencia de una población en el tiempo dependerá del balance entre la extinción local de especies en un parche determinado y la colonización desde otros parches, lo que además es función de su área y aislamiento (Hanski y Ovaskainen 2003).

Más recientemente, la ecología del paisaje desarrolló el modelo *parche-matriz-corredor* (Forman y Godron 1986), tomando elementos de la teoría de biogeografía de islas y de la teoría de metapoblaciones y añadiendo los conceptos de corredor y matriz. Este modelo plantea que los parches pueden estar compuestos por diferentes tipos de vegetación, como así también diferir en sus tamaños, formas y distribución espacial. Un corredor es definido como un parche lineal que tiene una composición diferente a la matriz que lo rodea, y que puede facilitar el movimiento de individuos y propágulos entre parches (Forman 1995). El grado de aislamiento de los parches, al igual que en las teorías de biogeografía de islas y de metapoblaciones, depende de la cercanía de un parche con características similares. Aunque el modelo *parche-matriz-corredor* reconoce también la importancia del contexto espacial, ya que la matriz que rodea los parches y corredores la constituye el tipo de vegetación dominante y más extensa en el paisaje.

A partir de la aplicación de las teorías y modelos mencionados surgió el concepto de corredores aplicados a la conservación en ecosistemas fragmentados (Wilson y Willis 1975; Simberloff y Cox 1987; Hanski y Gilpin 1991; Hobbs 1992). Los corredores han sido objeto de estudio desde que se propuso por primera vez que

podían contribuir a disminuir la extinción en paisajes fragmentados (Wilson y Willis 1975)

Si bien la principal función de los corredores es la de conducción, movimiento o dispersión a lo largo de ellos, son también capaces de cumplir otras funciones también importantes, como la de proveer de recursos necesarios para la supervivencia y reproducción de manera tal de constituir hábitats en sí mismos (Rosenberg *et al.* 1995; Hess y Fischer 2001). Dependiendo de su tamaño, los corredores también pueden funcionar como fuentes o receptores de especies (Hess y Fischer 2001) y ser percibidos como islas o parches de acuerdo con las teorías anteriores. Además de estas funciones, los corredores pueden estar separados y diferenciados de las áreas adyacentes formando barreras o filtros para las especies de acuerdo a la permeabilidad del corredor, impidiendo totalmente (barreras) o de manera diferencial (filtros) la movilidad de esas especies (Forman 1995). Sin embargo, la complejidad que representan y la dependencia del contexto hacen difícil una definición única de los corredores, siendo sustancial la visión de la totalidad de las funciones que pueden cumplir o que se espera que cumplan conforme a los objetivos (Hess and Fischer 2001). De acuerdo a estas funciones, los corredores pueden contribuir a la conservación de la biodiversidad en ecosistemas fragmentados, aumentando la tasa de inmigración y el flujo genético, disminuyendo la aleatoriedad demográfica y la endogamia (Simberloff y Cox 1987; Hess y Fischer 2001; Tewksbury *et al.* 2002).

1.3 Los elementos lineales del paisaje en los agroecosistemas: su estructura y función

A pesar de su efecto negativo en la poblaciones silvestres (McLaughlin y Mineau 1995; Sala *et al.* 2000; Tschardtke *et al.* 2005), los agroecosistemas pueden albergar vestigios de la biodiversidad original dentro de parches de vegetación natural y semi-natural dispersos entre los lotes agrícolas. Estos parches muchas veces conforman lo que se denominan Elementos Lineales del Paisaje (ELP), los que son estructuralmente de aspecto alargado y con un ancho variable pero siempre proporcionalmente mucho menor que su longitud.

El rol de los ELP en los agroecosistemas es importante, ya que favorecen la retención de agua, disminuyen la erosión del suelo, funcionan como barreras contra el viento y pesticidas, favorecen el control de malezas y plagas de los cultivos, además de poseer valor recreativo, cultural y estético (Marshall y Moonen 2002). Para muchos tipos de organismos, los ELP son capaces de cumplir algunas de las funciones atribuibles a los corredores y funcionar como verdaderos reservorios de biodiversidad (Le Cœur *et al.* 2002; Olson y Wäckers 2006; Lentini *et al.* 2012).

El tamaño y las características de los ELP dependen, además de los factores que le dieron origen (p. ej., banquinas y zanjas se originaron a causa de la construcción de rutas y caminos), del manejo al que son sometidos y de las prácticas utilizadas en los lotes adyacentes (Gibson *et al.* 2007; Aavik y Liira 2010). Todos los ELP presentan áreas de contacto, o bordes, con los elementos adyacentes (lote agrícola, camino, ruta u otro ELP) creando una zona de transición, algunas veces muy acotada, formada por una combinación de características estructurales y funcionales entre ambos elementos que

pueden diferir en composición de especies en ambas áreas (Marshall y Moonen 2002). El contraste entre estas áreas determina el denominado “efecto de borde”, un proceso que se caracteriza por cambios en las zonas de contacto entre el fragmento natural y el área adyacente, causado por una variedad de factores ambientales bióticos y abióticos (Murcia 1995). El “efecto de borde” es más importante a medida que se pierde mayor cantidad de hábitat natural y aumenta la relación entre el perímetro del borde y el interior, resultando en fragmentos cada vez más angostos (Rand *et al.* 2006), donde dominan los hábitats de borde. Esto determina que un parche alargado sea menos eficaz para la conservación de los recursos y las especies de su interior que un parche más circular (Forman 1981).

El “efecto de borde” tiene consecuencias en el movimiento de los individuos entre los fragmentos y los hábitats de la matriz, pudiendo afectar al funcionamiento del ecosistema a través de los efectos de masa (del inglés “mass effects”) y derrame (del inglés “spillover effects”) (Tscharrntke *et al.* 2005; Rand *et al.* 2006). El efecto de masa representa el flujo de individuos de distintas especies desde parches denominados fuentes (donde la natalidad excede la mortalidad), hacia aquellos que no pueden mantener poblaciones viables, denominados sumideros (con mortalidad muy alta) (Shmida y Whittaker, 1981; Shmida y Wilson 1985). El efecto de masa se centra en la dinámica entre inmigración y emigración en la comunidad local, asumiendo que las especies se dispersan por diferencias en el tamaño de la población (o densidad), lo que genera un aumento en la riqueza de especies de una comunidad local. El “derrame” se define como el movimiento de un organismo hacia un hábitat donde realiza una determinada función (por ejemplo, polinización, depredación, herbivoría) que no puede cumplir en el hábitat de donde proviene (Blitzer *et al.* 2012). Estos movimientos difieren con la heterogeneidad del hábitat, la capacidad de dispersión y los rasgos de las especies, ya que una mayor cantidad y tamaño de fragmentos naturales puede aumentar el flujo de individuos entre los ELP y las áreas adyacentes, como es el caso de los polinizadores (Blitzer *et al.* 2012; González *et al.* 2016).

Los agroecosistemas se caracterizan por tener un alto grado de disturbio, generando ambientes que usualmente se mantienen en etapas tempranas de sucesión ecológica. Por ello, es que estos ecosistemas son dominados principalmente por especies de plantas de ciclo anual, adaptadas a ambientes disturbados y asociadas a una alta disponibilidad de recursos (Daehler 2003; Blumenthal 2006). En las regiones agrícolas, la mayor parte del hábitat natural o semi-natural se encuentra adyacente o muy próximo a bordes potencialmente afectados por disturbios, por lo que los hábitats circundantes pueden ejercer fuertes efectos negativos en las especies silvestres (Suarez *et al.* 1998; Rand *et al.* 2006). Los disturbios representan la destrucción parcial o total de la biomasa de plantas, siendo tanto naturales (p. ej. daños del viento, erosión, fuego, herbivoría) como antrópicos (p. ej. corte, arado, pisoteo; Grime 1977). La biodiversidad de los agroecosistemas puede estar determinada por estos disturbios a escalas locales (cambios en la disponibilidad de recursos y en la composición de especies), como de paisaje (heterogeneidad del paisaje, dinámica de hábitats fuente-sumidero; Chaneton *et al.* 2001).

1.4 Servicios ecosistémicos: definición e importancia

Los ecosistemas naturales y las comunidades de especies que los forman proveen un conjunto valioso de procesos biológicos, físicos y geoquímicos denominados funciones ecosistémicas (i.e. regulación del clima, formación de suelos, provisión de alimentos, hábitats para poblaciones silvestres, polinización, entre otros). Cuando estas funciones contribuyen al beneficio de las sociedades humanas, se denominan *servicios ecosistémicos*. Los servicios ecosistémicos, son definidos como “*la capacidad de los procesos y componentes naturales para proveer bienes y servicios que satisfagan las necesidades humanas, directa o indirectamente*” (De Groot 1992). Los servicios ecosistémicos se pueden clasificar en base a los sistemas ecológicos (Jørgensen 2012) como: biomasa (p. ej. provisión de alimentos, de agua, plantas y animales para uso agrícola), interacciones (p. ej. bio-remediación, control de enfermedades y plagas, dispersión de semillas y polinización) e información que los seres humanos reciben y procesan (p. ej. entretenimiento, valor educativo, estético y cultural) (La Notte *et al.* 2017). Esta clasificación propone que a mayor diversidad (y complejidad) de los sistemas ecológicos, mayor será la complejidad de los servicios ecosistémicos. Además, debido a que actúan en diferentes sistemas jerárquicos, las variaciones de los niveles superiores pueden afectar a los niveles inferiores (la diversidad de especies puede afectar el funcionamiento de los ecosistemas; Jørgensen 2012).

Aunque los servicios ecosistémicos son complejos y varían considerablemente en diferentes tipos de ecosistemas, en general, un incremento en la biodiversidad se asocia con niveles más altos de servicios ecosistémicos dentro de un ecosistema determinado (Balvanera *et al.* 2006; Cardinale *et al.* 2012). Esto ocurre, debido al aumento de las posibilidades de que una o más especies puedan realizar funciones críticas, sobre todo en el caso de una pérdida de especies por alguna perturbación (p. ej., desastres naturales, disturbios, cambio en el uso de la tierra; Naeem y Li 1997). La buena gestión de los paisajes agrícolas, incluidos los ELP, puede mantener y mejorar los servicios ecosistémicos (p. ej. la polinización), como parte de agroecosistemas productivos (Power 2010).

La acción de los polinizadores puede incrementar el rendimiento y el valor nutricional de muchos cultivos (Brittain *et al.* 2014) y la calidad de sus frutos (Klatt *et al.* 2013). Debido a estos beneficios directos que proveen los polinizadores, la polinización animal puede ser considerada como un “servicio ecosistémico” (Perfectti *et al.* 2009). Alrededor del 35% de la producción mundial de alimentos cultivados depende en cierta medida de la polinización animal (Klein *et al.* 2007; Ollerton *et al.* 2011).

Los polinizadores facilitan el movimiento y dispersión del polen entre individuos, además de incrementar la cantidad total de granos de polen depositados en los estigmas de las flores, aumentando la calidad y cantidad del servicio de polinización. Manteniendo una buena calidad y cantidad del servicio de polinización, la producción de cultivos puede beneficiarse (Ricketts *et al.* 2008). La calidad del servicio de polinización para un sistema complejo se puede determinar por ciertas variables, medidas en un conjunto particular de especies, como el número de visitas que recibe un individuo durante cierto tiempo, el número de granos de polen conoespecífico depositados por estigma, el éxito reproductivo (i.e., proporción de frutos maduros respecto del número de flores o proporción de semillas formadas respecto del número de óvulos disponibles en el ovario) y la abundancia de polen de la especie focal en las

cargas polínicas corporales de sus polinizadores (Dafni *et al.* 2005). La mayoría de las investigaciones sobre servicios ecosistémicos, incluido el de polinización, se basan en estudios descriptivos, e incluyen sólo un grupo de especies de polinizadores, principalmente abejas. En cambio, son escasos los estudios que cuantifiquen los servicios ecosistémicos experimentalmente (a través de ensayos y manipulaciones del ambiente) y contemplen varios grupos taxonómicos de visitantes florales (Noriega *et al.* 2017).

1.5 Polinización en los agroecosistemas: importancia y estado de conservación

En décadas recientes, las investigaciones se han centrado en destacar el valor de la polinización y evaluar su estado de conservación. La mayor parte de los polinizadores silvestres que se encuentran en agroecosistemas necesitan de ambientes naturales y semi-naturales para la nidificación y la alimentación en forma de néctar y/o polen (Ricketts *et al.* 2004). Las abejas (Apidae) son los polinizadores más importantes de las plantas con flores, ya que todas las especies se alimentan de productos florales, tanto la larva como el adulto (Winfree *et al.* 2011). Las abejas adultas, en particular, recogen activamente néctar y polen con el que alimentan a la crías (Martin 2015).

De todas las abejas, las poblaciones de abeja melífera (*A. mellifera* L.), tanto las manejadas como las asilvestradas, son las que proveen la mayor proporción del servicio de polinización en agroecosistemas debido principalmente a su mayor abundancia, facilidad de manejo (mayor versatilidad) y factibilidad (más baratas) en comparación con las abejas nativas (Klein *et al.* 2007). A pesar de esto, los polinizadores silvestres, aunque se presentan en menores densidades, cumplen un rol aún más importante en la formación de semillas y frutos de muchas especies cultivadas (Garibaldi *et al.* 2013). Entre los polinizadores silvestres presentes en los agroecosistemas podemos encontrar, además de otros Himenópteros (abejas solitarias, avispas y hormigas), especies de Coleópteros, Dípteros, Lepidópteros (Wojcik y Buchmann 2012), y algunos vertebrados como aves y murciélagos (Winfree *et al.* 2011).

En los últimos años, muchos estudios alertan sobre la existencia de una crisis de la polinización en agroecosistemas (Holden 2006; Oldroyd 2007; Steffan-Dewenter y Westphal 2008; Garibaldi *et al.* 2011b). Sin embargo, ésta afirmación es muy discutida e incluso algunas veces exagerada (Aizen y Harder 2009; Martin 2015), debido entre otras cosas a la falta de datos de largo plazo. Además, la mayoría de la bibliografía referida al tema está basada en pocas especies, sobre todo las manejadas, como *A. mellifera* o *Bombus* spp. Asimismo, la mayor parte de la información procede de estudios en Europa (fundamentalmente del Reino Unido, Alemania y los Países Bajos) y Norteamérica (Potts *et al.* 2003; Weiner *et al.* 2011). En algunos de estos países existe considerable evidencia de la disminución y extinción local de poblaciones de polinizadores en los ambientes agrícolas a causa de factores antrópicos (FAO, 2013; Vanbergen y the Insect Pollinators Initiative 2013), pero no de todos los taxones. Entre las causas principales de la disminución de las poblaciones de polinizadores silvestres en los agroecosistemas se encuentran la menor diversidad de recursos florales (Biesmeijer *et al.* 2006), el uso excesivo o incorrecto de agroquímicos, el cambio climático y la introducción de especies exóticas (Winfree *et al.* 2009; Potts *et al.* 2010).

1.6 Interacciones y redes de interacción

Las especies de una comunidad determinada no están aisladas unas de otras, sino que interactúan entre ellas en un sistema complejo y a distintas escalas espaciales y temporales. Dentro de las comunidades existe gran variedad de interacciones tanto antagónicas (p. ej., competencia y depredación) como mutualistas (como polinización y dispersión). La conservación de esas interacciones puede contribuir a preservar la diversidad en las comunidades (Forup y Memmott 2005; Aizen *et al.* 2012).

En el caso particular de la polinización, el análisis de las interacciones implica registrar con qué especies de plantas interactúa cada polinizador en una comunidad local, y viceversa (Jordano *et al.* 2009), y con esta información construir un modelo o representación matemática de la red de interacciones entre ellas. Las redes de interacciones planta-polinizador, al igual que otros tipos de redes ecológicas, pueden ser representadas en forma gráfica o matricial. En su forma gráfica, la red está compuesta de dos tipos de elementos, los nodos (que representan las especies del sistema) y los enlaces (que representan las interacciones entre especies). En su forma matricial, la red es una matriz donde las filas representan las plantas y los polinizadores las columnas. En las redes cualitativas, las celdas de la matriz muestran la presencia o ausencia (con un 1 o un 0, respectivamente) de cada interacción particular, mientras que en las redes cuantitativas las celdas de la matriz contienen información sobre la intensidad de cada interacción entre dos especies determinadas (Jordano *et al.* 2009). Esta intensidad puede ser representada con el número de visitas de los individuos de una especie de polinizador a una especie de planta, el número de granos de polen acarreados, etc. El estudio de las redes de interacciones planta-polinizador permite describir la estructura y funcionalidad de una comunidad, el análisis de los flujos de materia, energía e información entre las especies que interactúan (Olesen *et al.* 2012) y predecir efectos en esa comunidad a causa de cambios en el manejo del ambiente (Bohan *et al.* 2013)

1.7 Escalas de medición de la biodiversidad y del servicio de polinización asociado

Para comprender la compleja influencia de los ELP en la conservación de la diversidad en los paisajes agrícolas es necesario analizar varios procesos en distintas escalas. El nivel de estudio más común (*enfoque tradicional*) implica un análisis de la estructura de las comunidades, relevando su diversidad de especies. En esta tesis se propone complementar esto con un análisis a nivel funcional de la comunidad, estudiando su dinámica ecológica (*enfoque funcional*). Para ello, se observa y evalúa las interacciones entre las especies, su flujo y movimiento dentro y entre los ELP, y en el paisaje circundante. Todos estos factores son críticos para evaluar los impactos de la pérdida y fragmentación del hábitat en las poblaciones y comunidades naturales y semi-naturales de los ELP, tanto para la ecología del paisaje como para la conservación y las decisiones de gestión.

Esta tesis presenta un estudio de un sistema jerárquico anidado, teniendo en cuenta diferentes escalas de observación, donde los niveles ecológicos superiores (p. ej.,

ecosistema) son el contexto, de los niveles inferiores (comunidades, organismos). Los criterios para definir los niveles de jerarquía biológica son diversos, y en general, dependen del objetivo del estudio. Una población es definida como el conjunto de individuos de la misma especie que coexisten en un sitio (Begon *et al.* 2006). Una comunidad es un conjunto de poblaciones que coexisten en un mismo sitio e interactúan con el ambiente y entre ellas (Begon *et al.* 2006). Sin embargo, cada organismo en una comunidad puede percibir el paisaje de manera diferente (Allen y Hoekstra 1992). Las banquinas pueden funcionar como corredores para algunos organismos, como mamíferos e insectos voladores, o barreras para otros, como insectos caminadores o anfibios. Debido a esto, es que en la mayoría de las investigaciones en comunidades, el efecto de la escala es principalmente una función de la movilidad de la especie (Jackson y Fahrig 2012).

Los polinizadores tienen un rango diferenciado de forrajeo, particular de cada especie, que establece un escala espacial de acción (Greenleaf *et al.* 2007), y que comúnmente está asociado con el tamaño corporal y su capacidad de vuelo. Por esta razón, los estudios de especies aladas tienden a utilizar escalas más grandes que los estudios de especies caminadoras del mismo tamaño (Jackson y Fahrig 2014). En general, las abejas solitarias pequeñas suelen tener un rango de forrajeo restringido comparado con las abejas más grandes y con mayor grado de sociabilidad como *A. mellifera* y algunas especies de *Bombus* spp. (Steffan-Dewenter *et al.* 2002). Sin embargo, la mayor proporción de individuos se ven restringidos a distancias cortas y pocos pueden alcanzar recursos lejanos (Zurbuchen *et al.* 2010).

A causa de lo dicho anteriormente, esta tesis combina cambios de escala con cambios en el criterio de observación, donde se estudia la comunidad de plantas y polinizadores dentro de los ELP que serán los puntos de muestreo (denominada de aquí en adelante como escala puntual) y en los lotes adyacentes (escala local). Además, se incluye una escala mayor, para determinar las consecuencias de la estructura del paisaje (escala de paisaje). La descripción estructural de la comunidad de plantas y polinizadores a través de su diversidad de especies (*enfoque tradicional* de estudios en comunidades), es complementada con un *enfoque funcional*. Para ello, se propone el estudio de la red de interacciones en la comunidad y del movimiento de individuos y de polen dentro de los ELP y hacia el paisaje que los rodea.

En este estudio se plantea un esquema anidado jerárquico, adaptado del estudio del ensamble de las comunidades de malezas (Poggio 2012), con tres escalas de observación (puntual, local y paisaje). Cada una de estas escalas presenta determinados aspectos estructurales, entidades ecológicas y procesos que influyen en la biodiversidad de plantas y polinizadores (Fig.1.1).

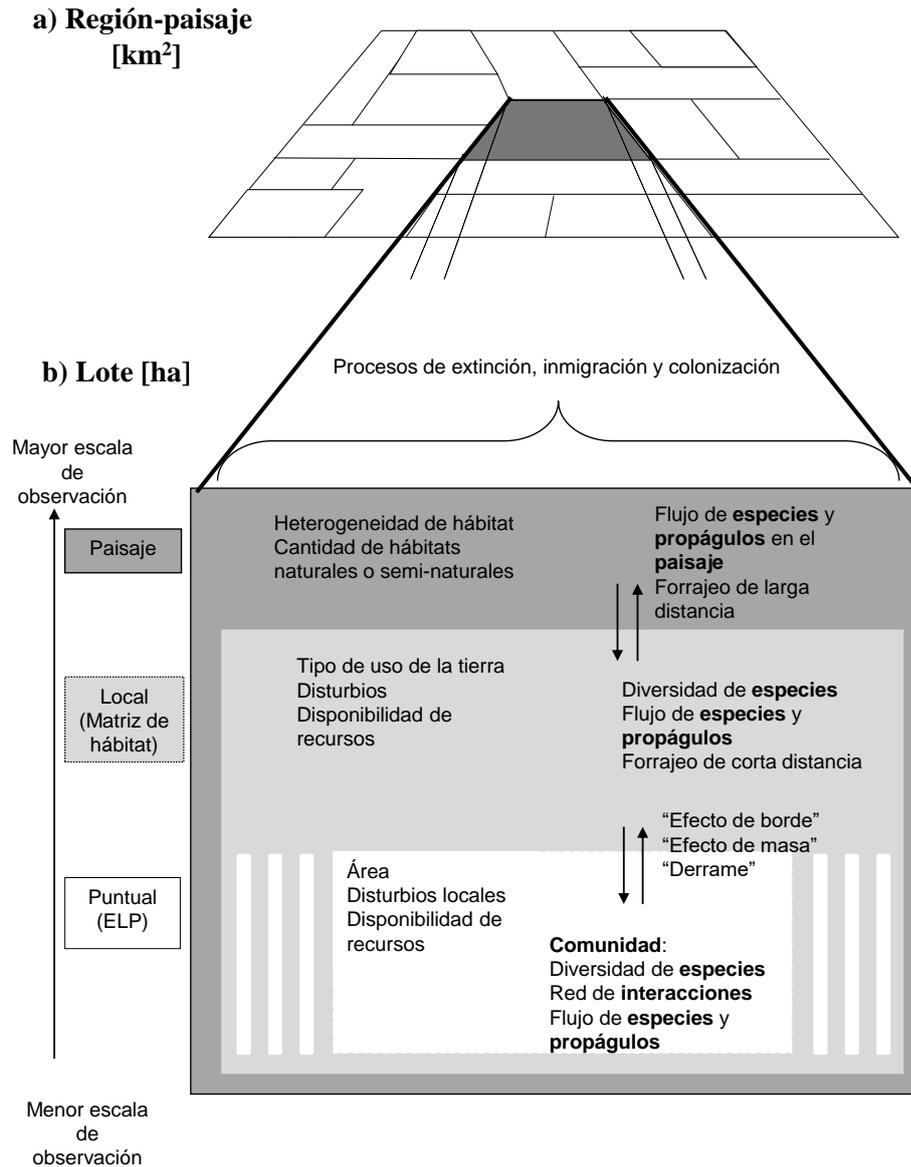


Figura 1.1. Esquema simplificado de la tesis que incluye el paisaje con sus diferentes configuraciones (a), y la región de estudio con el lote agrícola (b), junto con sus entidades ecológicas (especies, poblaciones de plantas y polinizadores y comunidades). Además, se presenta la relación con las diferentes escalas de observación (puntual, local y de paisaje), algunas de las características de los componentes de esas escalas (área, disturbios, recursos, heterogeneidad) y algunos de los procesos ecológicos que influyen en la biodiversidad (flujo de especies y diásporas, forrajeo, “efecto de borde”, “efecto de masa”, “derrame”). Modificado de Poggio (2012)

1.8 Región pampeana – transformaciones del paisaje, estado de conservación y elementos lineales

Esta tesis se llevó a cabo en la región Pampeana, que es la principal zona agrícola del país. Esta región está incluida en una extensa área de praderas de Sudamérica, una de las más importantes del mundo, que abarca unos 75 millones de hectáreas y se extiende también al sur de Brasil, Uruguay y sur de Paraguay, denominándose a todo el conjunto pastizales del Río de la Plata (Soriano *et al.* 1991; Morrone 2014). Su paisaje fue fuertemente transformado durante las décadas finales del siglo XIX y las primeras del XX, cuando los pastizales naturales fueron sustituidos por un mosaico de cultivos agrícolas y tierras manejadas para el pastoreo (Martínez-Ghersa y Ghersa 2005; Paruelo *et al.* 2005; Medan *et al.* 2011).

Desde la década de los ochenta se produjo una nueva serie de cambios sustanciales en los sistemas agrícolas pampeanos, intensificándose la eliminación de pastizales naturales. Estos fueron reemplazados por lotes de mayor tamaño sembrados con cultivos anuales, sobre todo del cultivo de soja, y asociado con ella, la instalación masiva del procedimiento de siembra directa. Tomando sólo la provincia de Buenos Aires, el área sembrada con soja se incrementó de 1400 ha en 1971 a 6.740.590 ha en 2016 (Ministerio de Agroindustria, 2017). Esto provocó una homogeneización del paisaje y la disminución de la diversidad de cultivos y de prácticas de manejo (Aizen *et al.* 2009), como así también una reducción del área no cultivada debido a la eliminación de las banquinas, alambrados y bordes de cultivo, entre otros (Petit *et al.* 2004). De este modo, en pocas décadas el mosaico productivo de la región Pampeana de principios del siglo XX, que incluía una variedad de cultivos y ganadería, se transformó en un área altamente homogénea.

Además, el predominio de la soja como principal cultivo trajo aparejado un cambio en la composición de la comunidad de malezas de los campos pampeanos. En estos ambientes agrícolas, las comunidades de plantas nativas se encuentran reducidas, mientras que las plantas exóticas se han generalizado (Tognetti *et al.* 2010). Por otro lado, la siembra directa, que representa la anulación de las labores de arado en la tierra y la eliminación de las malezas que puedan competir con el cultivo, utilizando herbicidas a los que las variedades de soja y maíz que se siembran son resistentes, contribuye también al efecto de disminución del número de especies vegetales presentes en los lotes agrícolas (de la Fuente *et al.* 2006; Szpeiner *et al.* 2007).

Conjuntamente con las plantas, se han informado disminuciones y cambios en la composición de especies de animales como aves, roedores y de insectos asociados a cultivos (Mills *et al.* 1991; Fernández *et al.* 2004; de la Fuente 2010) debido a la intensificación agrícola. Contrariamente, Medan *et al.* (2011) sugieren que los polinizadores nativos pudieron haberse beneficiado con la intensificación agrícola, por la mayor disponibilidad de alimentos proporcionados por las plantas exóticas (p.ej. malezas de Apiaceae, Brassicaceae y Asteraceae) y por cultivos con alta disponibilidad de recursos florales, como el girasol y la colza. Sin embargo, el avance de las especies exóticas, con una mayor diversidad de polen en el sistema, puede afectar principalmente a las especies nativas menos abundantes (Marrero *et al.* 2017). Salvo algunas excepciones, la mayor parte de la información existente sobre los efectos de la transformación de los pastizales nativos y la intensificación del uso de la tierra sobre la biodiversidad, se ha obtenido de pastizales de América del Norte, Europa y Australia (Rolls 1999; Robinson y Sutherland 2002; Thomas *et al.* 2004; Brennan y Kuvlesky 2005; Butler *et al.* 2007; Winfree *et al.* 2007a; Potts *et al.* 2010). En cambio, en la

mayoría de los pastizales templados de América del Sur, como los de la región Pampeana, no existen catálogos medianamente completos de la biodiversidad animal ni conocimiento de los efectos de la intensificación agrícola en la fauna nativa (Medan *et al.* 2011).

En la región Pampeana, los ELP pueden limitar con lotes agrícolas, cultivados o no, a uno o a ambos lados. Si están al lado de un camino son denominados banquinas o bordes de caminos (Fig. 1.2). Las banquinas pueden presentar diferente ancho y lindar con caminos con variada densidad de tráfico, dependiendo si es una banquina de un camino rural, de una ruta provincial, nacional o autopista.

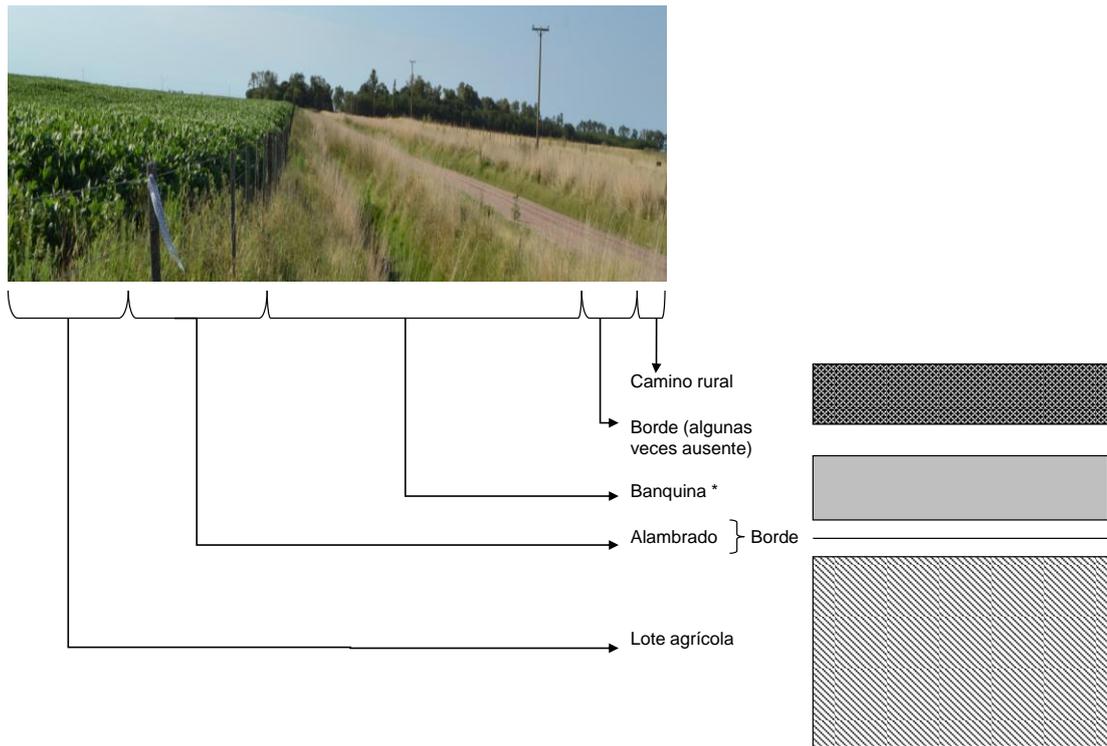


Figura 1.2. Representación de algunas características del mosaico agrícola: Camino-Banquina-Lote agrícola. *En las banquinas con una relación perímetro-área muy elevada, las características de los bordes no son diferenciables del interior de la banquina, y en general se presentan como “bordes” en sí mismas.

Pese al valor de conservación de los ELP, la siembra en las banquinas es una práctica frecuente en rutas provinciales y caminos rurales en la Provincia de Buenos Aires. Esta práctica está amparada por la Ley Provincial N° 10342/85, que otorga a los municipios la autoridad para permitir el cultivo en rutas provinciales y caminos vecinales, estableciendo condiciones y la obligación de pagar un canon por parte del productor. No obstante, desde 2009 en la Argentina está prohibido el cultivo de banquinas en las rutas nacionales (Resol. 2018/2008 de la Dirección Nacional de Vialidad).

En este estudio se plantea las siguientes preguntas e hipótesis generales asociadas.

- Enfoque tradicional, estructura de la comunidad: ¿Cómo es la diversidad de plantas con flores y sus visitantes en ELP de un agroecosistema de la Pampa interior? ¿Qué influencia tienen algunas de las características de los ELP y del paisaje circundante sobre la diversidad de plantas y sus visitantes a diferentes escalas de observación?
- H1. Las características de los ELP y del paisaje circundante (ancho, ocupación del lote adyacente y heterogeneidad del paisaje) afectan la diversidad de plantas y sus visitantes florales en distintas escalas de observación (puntual, local y de paisaje).
- Enfoque funcional, interacciones en la comunidad: ¿Cómo cambian las redes planta-polinizador (RPP) con respecto a las características de los ELP y del paisaje? ¿Cuál es el estado de conservación de las RPP en los ELP?
- H2. La estructura de las redes de interacciones planta-polinizador (RPP) será influenciada por las diferentes características de los ELP y del paisaje (ancho, ocupación del lote adyacente y heterogeneidad del paisaje) en distintas escalas de observación (puntual, local y de paisaje).
- Enfoque funcional, servicio de polinización: ¿Qué influencia tienen las variables medidas a diferentes escalas, sobre el servicio de polinización recibido por las plantas? ¿Los ELP pueden favorecer la actividad de los polinizadores y la transferencia de polen?
- H3. El servicio de polinización que recibe una especie de planta zoófila se verá afectado por el ambiente en el que se encuentra (lote agrícola o ELP) y por las características de los ELP y del paisaje circundante (ancho, riqueza de plantas, abundancia de unidades florales, ocupación del lote adyacente y heterogeneidad del paisaje) en las distintas escalas de observación (puntual, local y de paisaje).
- H4. Los ELP facilitarán el flujo lineal de polen conespecífico dentro de ellos.

1.9 Objetivos y estructura de la tesis

El objetivo general de la tesis fue evaluar la influencia de las características locales y del paisaje de los ELP sobre la estructura y funcionamiento de las comunidades de plantas y polinizadores presentes en un agroecosistema de la Pampa interior. A partir del objetivo general, se definieron los siguientes objetivos específicos:

- 1) Caracterizar la diversidad de la comunidad de plantas e insectos polinizadores en los ELP y reconocer las variables puntuales, locales y del paisaje que afectan a estas comunidades.
- 2) Describir la estructura de las RPP en los ELP e identificar los factores puntuales, locales y del paisaje que las condicionan.

- 3) Evaluar la influencia de las características puntuales, locales y del paisaje de los ELP en la polinización que reciben las plantas individuales.
- 4) Evaluar si los ELP favorecen el flujo de polen lineal dentro de ellos en los paisajes agrícolas.

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

Capítulo 1: Introducción general de la tesis, donde detallo la problemática de la fragmentación, el valor de los ELP en agroecosistemas, la importancia de los polinizadores y del servicio ecosistémico que proveen. Además, presento la relevancia del problema, las hipótesis y los objetivos, generales y específicos.

Capítulo 2: Aquí describo la riqueza de plantas con flores entomófilas, la abundancia de sus unidades florales y la riqueza y abundancia de sus visitantes, y valoro el rol de los ELP como refugios de biodiversidad. Además evaluo los efectos de algunas de sus características, medidas a escala puntual (ancho), local (ocupación del lote adyacente) y a escala de paisaje (heterogeneidad del paisaje) en la diversidad de plantas y sus visitantes.

Capítulo 3: En este capítulo describo las redes de interacciones planta-polinizador (RPP) que albergan los ELP. Además, a partir de la comparación entre las RPP, analizo la influencia de las características a escala puntual, local y de paisaje en las interacciones planta-polinizador, calculando un conjunto de propiedades relevantes en el contexto de la conservación.

Capítulo 4: Aquí profundizo el rol de los ELP como facilitadores de la actividad de los polinizadores y del flujo de polen. Para ello evaluo el impacto de las diferentes características de los ELP a escala puntual (ancho, riqueza de plantas, abundancia de flores), local (ocupación del lote adyacente) y de paisaje (heterogeneidad del paisaje) en el servicio de polinización que reciben las plantas, medido como el número de visitas por flor y por tiempo, el número de cargas polínicas conoespecíficas y la presencia de partículas fluorescentes (como análogo a los granos de polen) en los estigmas.

Capítulo 5: Aquí resumo los principales resultados de cada capítulo, discuto su relación con los procesos y teorías mencionadas en el capítulo 1, y presento las recomendaciones prácticas para el manejo de los ELP, en cada una de las escalas de observación. Por último, expongo las conclusiones y reflexiones finales, junto con los posibles temas a investigar en el futuro.

CAPÍTULO 2

El papel de los elementos lineales del paisaje en la conservación de la diversidad de plantas y polinizadores

2.1 Introducción

2.1.1 Los elementos lineales del paisaje como sostén de la biodiversidad en los agroecosistemas

Los ELP, debido a su estructura y composición, se asemejan más a los ambientes silvestres que a los lotes agrícolas dentro del agroecosistema, y pueden generar un hábitat favorable para muchos de los organismos que se ven perjudicados en la matriz agrícola. Sin embargo, los ELP son vistos por la población en general, como pérdida de área potencialmente cultivable o como parches que pueden favorecer la dispersión de malezas, animales exóticos y aumentar la frecuencia de incendios (Wojcik y Buchmann 2012; Evans *et al.* 2013).

Estos ELP pueden proporcionar hábitat, recursos de alimentación, refugios y sitios de anidamiento para las poblaciones de plantas y animales (Burel 1989; Rosenberg *et al.* 1997; Jacobs *et al.* 2009). Existe extensa evidencia de que los márgenes de los caminos pueden ser hábitats importantes para plantas raras (National Research Council U.S. 2005), aves y mamíferos pequeños (Adams 1984; Camp y Best 1994), hormigas y escarabajos (Keals y Mayer 1991; Vermeulen 1993). También los márgenes de campos son hábitats clave para las poblaciones de insectos beneficiosos y de plantas nativas (Öckinger y Smith 2007; Torretta y Poggio 2013).

Investigaciones sobre los beneficios de los ELP en los ecosistemas indican que estos hábitats aumentan la heterogeneidad de los paisajes agrícolas y, teniendo en cuenta su gran longitud, pueden proporcionar conectividad entre los fragmentos de hábitat (Forman *et al.* 2003; Croxton *et al.* 2005), contribuyendo al sostenimiento de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos asociados (Clarke *et al.* 2006; Öckinger y Smith 2008; Poggio *et al.* 2010; Van Geert *et al.* 2010; Sáez *et al.* 2014), como el proporcionado por la polinización. Se ha reportado que los ELP pueden resultar beneficiosos para los polinizadores y las plantas que dependen de ellos en algún grado (Hopwood 2008).

Debido a estos beneficios, es posible la aparición de efectos indirectos entre los márgenes de las banquinas y los bordes de los cultivos, sobre las comunidades de plantas y polinizadores (Rand *et al.* 2006). Las interacciones entre los visitantes florales y las plantas con flores entomófilas a lo largo de los márgenes de los campos son muy importantes para sostener su biodiversidad y los servicios ecosistémicos asociados a ella (Torretta y Poggio 2013). Sin embargo, muchos organismos se ven perjudicados por los efectos de borde de los ELP, donde se generan condiciones de mayor temperatura, menor humedad, mayor radiación, mayor susceptibilidad al viento (Arroyave *et al.* 2006), y mayor probabilidad de contacto con los agentes de disturbio químicos y mecánicos presentes en los lotes agrícolas (De Snoo y Van der Poll 1999; Kleijn y Verbeek 2000). Esto último beneficia a las especies ruderales, que tienen buena

capacidad de dispersión, que pueden invadir y colonizar hábitats alterados, y penetrar en el interior del ELP (Goosen 1997).

2.1.2 Características de los elementos lineales del paisaje que pueden afectar la diversidad de plantas y visitantes

Para comprender mejor los patrones de diversidad en los ELP, resulta necesario describir algunas teorías y conceptos que se plantea en la bibliografía de la ecología. En esta tesis, se tuvo en cuenta la Teoría de Biogeografía de Islas (MacArthur y Wilson 1967) adaptada a ecosistemas fragmentados, junto con el modelo *parche-corredor-matriz* (Forman y Godron 1986). Además, debido al efecto de borde, los ELP adyacentes a lotes cultivados (i. e., los que sufren mayores disturbios que aquellos pastoreados o no utilizados) presentarían menor diversidad que aquellos ELP lindantes a lotes no cultivados.

Si consideramos a estos ELP como islas dentro de la matriz de cultivo, podríamos pensar en una relación positiva, aunque no necesariamente lineal, entre la riqueza de especies y el área, según predice la teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson 1967). De esta teoría se deriva también que puede existir una relación directa de la riqueza de polinizadores y de plantas con el tamaño de las islas (Trøjelsgaard y Olesen 2013). A diferencia de las islas, la forma alargada de los ELP, con una mayor relación perímetro-área a causa del contacto con la matriz externa, contribuiría a aumentar el efecto de borde (Forman 1981), siendo este fundamental para definir el funcionamiento de los ELP como refugio de la biodiversidad. Además del área y del borde, tal como lo plantea el modelo *parche-corredor-matriz* (Forman y Godron 1986), la matriz puede afectar a los parches y corredores dependiendo del tipo de cobertura o uso de la tierra que posea, del grado de aislamiento de hábitats similares y de la posición que ocupan en el paisaje, pudiendo influir en el movimiento de los organismos que viven en ellos (Saunders *et al.* 1991; Ricketts 2001). Por ello, algunas de las características de los ELP, como el ancho, la ocupación del lote adyacente y la heterogeneidad del paisaje circundante, podrían compensar o disminuir en cierto grado los efectos negativos de la alta relación perímetro-área y del borde para las plantas y polinizadores en los ELP, y constituir refugios para las especies más vulnerables.

Teniendo en cuenta las ideas anteriores, la teoría predice que la diversidad de especies tiende a incrementarse por unidad de área (Arrhenius 1921; Rosenzweig 1995). El área de los parches o fragmentos es considerado en muchos estudios como uno de los determinantes más importantes de la diversidad de plantas (Huston 1994; Joenje 1999; Schippers y Joenje 2002), invertebrados (Bouchard y Hébert 2016) y vertebrados (Soulé *et al.* 1988; Vieira *et al.* 2009; Almeida-Gomes *et al.* 2016), si bien otros estudios encontraron una relación negativa o nula (Lion *et al.* 2014). Por lo tanto, el incremento del ancho en los ELP y, en consecuencia, la reducción del “efecto de borde”, beneficiaría a las especies de su interior. En general, en la región Pampeana hay escasos antecedentes del estudio de la importancia del ancho de los ELP en la conservación de su flora y fauna, excepto en aves (Ramírez 2013; González *et al.* 2014), por lo que este tema requiere mayor atención.

A escala local, la riqueza de especies en los ELP puede estar afectada por el tipo de cultivo y manejo agronómico del lote adyacente. La calidad del ambiente de los bordes de los ELP se verá afectado por los disturbios que el manejo agronómico en las tierras agrícolas adyacentes conlleva, principalmente remoción y movimiento de tierra y aplicación de agro-químicos (Kleijn y Snoeiijing 1997; De Cauwer *et al.* 2006; Liira *et al.* 2008). El uso del suelo adyacente influye en la invasión de especies exóticas a los ELP que compiten con las especies nativas por los recursos, ya que áreas naturales rodeadas de tierras cultivadas o paisajes urbanos son más propensas a ser invadidas que aquellas rodeadas de vegetación nativa (Smith & Knapp 2001; Cully *et al.* 2003). Además, ELP con hábitats aledaños de similar composición o mayor calidad (pasturas con mayor diversidad de plantas en lugar de una especie cultivada menos atractiva para los polinizadores como soja o maíz), podrían favorecer la permeabilidad y conectividad entre los ELP (Cranmer *et al.* 2012). Por lo tanto, aquellos ELP lindantes a lotes no cultivados, con presencia de pasturas y algunas plantas entomófilas, pueden presentar mayor diversidad de plantas y polinizadores que ELP adyacentes a lotes cultivados, compuestos estos últimos casi exclusivamente de una única especie poco atractiva para polinizadores, como la soja (Monasterolo *et al.* 2015; Asmervik 2017) o el maíz..

Así como diferentes tipos de cobertura naturales representan hábitats para diferentes especies, distintos cultivos también proporcionan recursos para diferentes especies, por ejemplo, néctar para los polinizadores, hábitat que favorece la dispersión y reproducción de pequeños mamíferos, alimento para insectos fitófagos y aves (Wolff *et al.* 2002). A medida que se añaden diferentes tipos de cobertura naturales o semi-naturales en un paisaje, es esperable que la biodiversidad aumente debido a una acumulación de especies asociadas a los diferentes tipos de cobertura (Fahrig *et al.* 2011). Por lo tanto, aunque los sistemas agrícolas intensivos poseen menor variedad de cultivos y áreas naturales o semi-naturales más pequeñas que los sistemas tradicionales, la heterogeneidad que presentan puede ser importante para la diversidad de las comunidades vegetales y animales que los habitan, aunque en la actualidad el patrón de heterogeneidad del paisaje en los campos agrícolas no recibe demasiada atención (Tscharrntke *et al.* 2005; Concepción *et al.* 2008). En términos prácticos, es importante comprender el grado en que las políticas destinadas a aumentar la heterogeneidad de los paisajes agrícolas podrían beneficiar a la biodiversidad (Fahrig *et al.* 2011).

Por lo dicho anteriormente, y debido a la escasa protección que reciben los ecosistemas pampeanos, la transformación del paisaje, la intensificación agrícola, el uso de un paquete tecnológico con potenciales efectos nocivos para la biodiversidad, además de la utilización de banquinas y otros elementos lineales para cultivos, apoyado por la legislación provincial en Buenos Aires, hace relevante el estudio de la importancia de estos ELP en el sostenimiento de las poblaciones silvestres de plantas y animales que los habitan.

Los objetivos de este capítulo son: (1) Caracterizar las comunidades de plantas y polinizadores en ELP de un paisaje rural de la Pampa interior; y (2) evaluar las relaciones entre la diversidad de plantas y polinizadores con las características estructurales de los ELP y con la heterogeneidad del paisaje circundante.

2.1.3 Hipótesis y predicciones

- H1. El ancho de los ELP influye en la diversidad de plantas y sus visitantes a una escala puntual de observación.
- P1.1. La riqueza de plantas con flores entomófilas y la abundancia de sus unidades florales se relacionarán en forma positiva con el ancho del ELP.
 - P1.2. La riqueza y la abundancia de visitantes florales se relacionarán en forma positiva con el ancho del ELP.
- H2. El tipo de ocupación del lote adyacente a los ELP (cultivado/no cultivado) influye en la diversidad de plantas y sus visitantes, a una escala local.
- P2.1. La riqueza de plantas con flores entomófilas y la abundancia de sus unidades florales serán mayores en los ELP con lotes adyacentes no cultivados.
 - P2.2. La riqueza y la abundancia de visitantes florales serán mayores en ELP con lotes adyacentes no cultivados.
- H3. La heterogeneidad del paisaje circundante al ELP influye en la diversidad de plantas y sus visitantes a una escala de paisaje de observación.
- P3.1. La riqueza de plantas con flores entomófilas y la abundancia de sus unidades florales se relacionarán en forma positiva con la heterogeneidad del paisaje circundante al ELP.
 - P3.2. La riqueza y la abundancia de visitantes florales se relacionarán en forma positiva con la heterogeneidad del paisaje circundante al ELP.

2.2 Metodología

Sitio de estudio. El trabajo de campo se realizó en el partido de Carlos Casares, provincia de Buenos Aires, en la subregión de la Pampa Interior de Argentina (Fig. 2.1). El sitio de estudio corresponde a la Estancia San Claudio, perteneciente a la Universidad de Buenos Aires, y sus alrededores. La estancia está ubicada en el límite entre los partidos de Carlos Casares y Bolívar (Fig. 2.1, 36° 00' S, 61°5' W).

La región presenta un clima templado subhúmedo con una media anual de precipitaciones de 1022 mm (1985-2010). Las temperaturas mensuales promedio varían de 7,2°C en invierno (julio) a 23,8°C en verano (enero) (Tognetti *et al.* 2010). El paisaje presenta campos de cultivo, arboledas, pasturas implantadas y pastizales semi-naturales utilizados para el pastoreo de ganado, principalmente vacuno. Además, en el paisaje se encuentran algunas zonas bajas inundables, ocupadas por lagunas temporarias que varían en tamaño de año en año. La flora de la región (para más detalle ver Anexo II.A) comprende muchas especies exóticas naturalizadas, provenientes principalmente de Europa central y el Mediterráneo (Rapoport 1996; Prinzing *et al.* 2002).

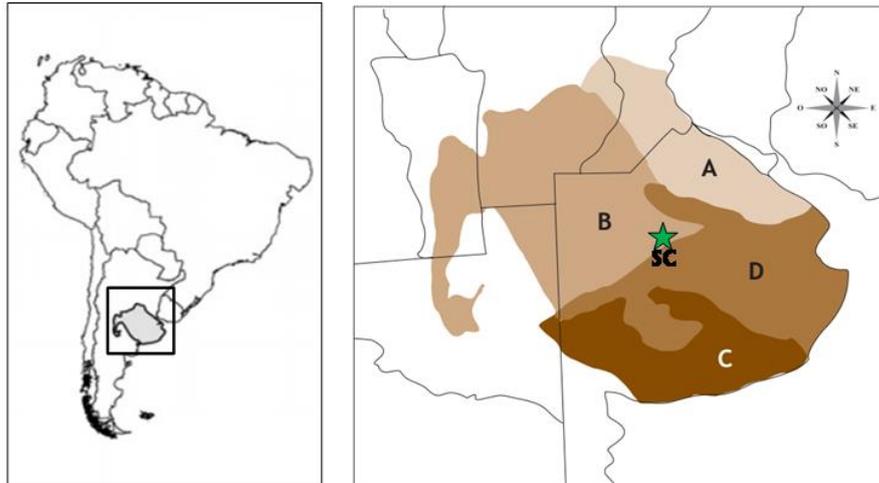


Figura 2.1. Mapa de la Región Pampeana Argentina y sus subregiones, junto con la ubicación del sitio de los muestreos SC (San Claudio). A- Pampa Ondulada, B-Pampa Interior, C- Pampa Austral, D- Pampa Deprimida. Mapas de Poggio *et al.* (2010) (izquierda) y Soriano *et al.* (1991) (derecha, modificado).

Para este estudio, se seleccionaron veinte ELP (Fig. 2.2), representados por porciones de banquinas a lo largo de caminos rurales con tránsito moderado a escaso. Los ELP estaban inmersos en una matriz agrícola conformada por cultivos que rotaban a lo largo del ciclo anual, ciclo compuesto principalmente por maíz - soja (cultivos de verano)- trigo o cebada (cereales de invierno) - soja. Además, la matriz presentaba otros terrenos sin cobertura de cultivos, que se correspondían a zonas con baja aptitud agrícola, la mayoría pastoreados. Los sitios comprendieron banquinas que cubrieron un gradiente de anchos (2 a 10,5 m, en 16 sitios), presentando todos 100 m de largo independientemente del largo continuo de cada banquina. Además, se seleccionaron cuatro ELP de 40 m de ancho que formaban parte del terraplén de una vía férrea ahora abandonada, los cuales fueron considerados como sitios de referencia. Esta elección se debió a que el ancho de estos cuatro ELP es infrecuente en las banquinas de la región, y a la presencia de relictos de pastizal original en algunos de ellos (Machera 2006; Mazía *et al.* 2010). Todos los sitios estuvieron separados entre sí por al menos 1000 m dentro de un área total de aproximadamente 130 km².

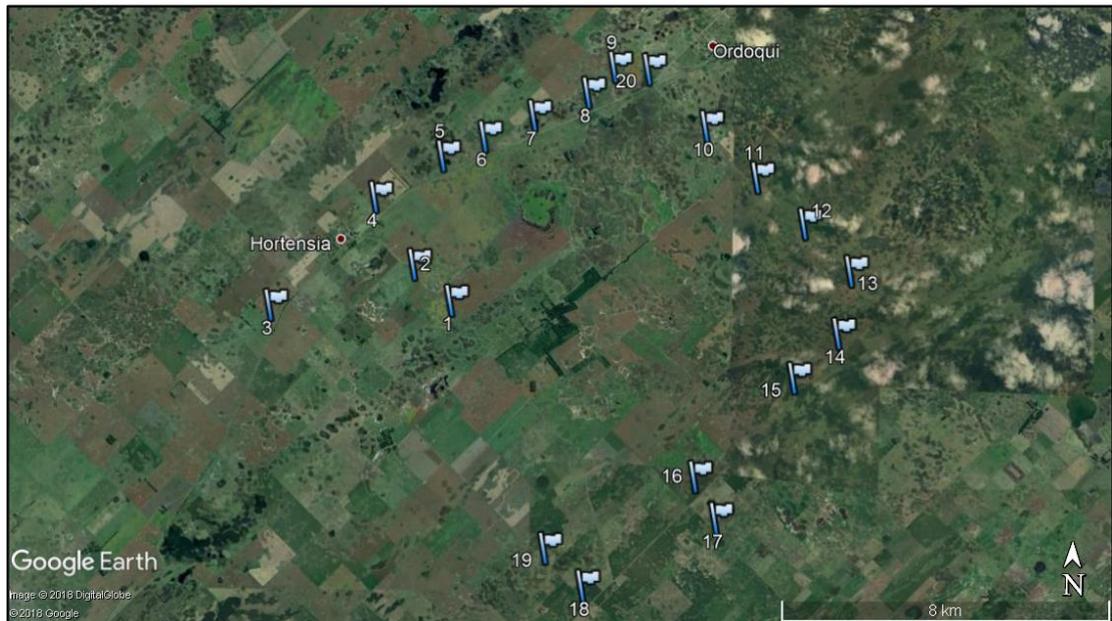


Figura 2.2. Mapa con la ubicación de los veinte ELP seleccionados (Google Earth 2016, modificado) sin evidencia de autocorrelación espacial (Test de autocorrelación de Mantel, para más detalle ver sección 2.2 análisis estadístico pág. 22).

Los muestreos se realizaron en dos temporadas primavera-estivales consecutivas (2013-2014 y 2014-2015). Se realizaron seis muestreos en cada temporada, totalizando 12 muestreos por sitio y 200 horas de muestreo. En cada muestreo se registró la riqueza de plantas con flores, la abundancia de unidades florales y la riqueza y abundancia de sus insectos visitantes. Además, se identificó la ocupación del lote adyacente a cada sitio (si estaba cultivado o no) y se calcularon índices de heterogeneidad del paisaje circundante.

Riqueza de plantas con flores y abundancia de unidades florales. En cada sitio se utilizaron 10 marcos de $0,25 \text{ m}^2$ ($0,5 \times 0,5 \text{ m}$), los cuales fueron arrojados al azar cada 10 m, a lo largo de una transecta lineal paralela al ELP y a igual distancia del borde a cada lado. En cada marco, la riqueza de plantas con flor y la abundancia de unidades florales por unidad de superficie se registraron *in situ*, en aproximadamente 100 horas acumuladas de toma de datos, en las dos temporadas. Para la mayoría de los casos, las unidades florales fueron flores individuales, salvo para algunas familias con flores pequeñas agrupadas en inflorescencias densas (Asteraceae, Amaranthaceae, Apiaceae, Araliaceae, Dipsacaceae, algunas Fabaceae, Rubiaceae y Verbenaceae), donde se contaron las inflorescencias. Los ejemplares de especies desconocidas fueron herborizados para su posterior identificación en el laboratorio con el apoyo de claves taxonómicas (Cabrera y Zardini 1993), y la colección del herbario “Gaspar Xuarez” de la Cátedra de Botánica Sistemática de la Facultad de Agronomía de la UBA.

Riqueza y abundancia de visitantes florales. Todas las visitas a las flores se registraron en transectas irregulares durante 40 minutos caminando a un ritmo

constante, tratando de abarcar todo el ancho del sitio (Westphal et al. 2008), totalizando 160 h de observación en las dos temporadas. Una visita fue considerada tal cuando el visitante se comportó de manera que fue posible su contacto con estambres, estigmas, o ambos. Cuando fue posible, los polinizadores se identificaron en vuelo; de lo contrario se colectaron e identificaron en laboratorio al menor nivel taxonómico posible, agrupándolos en morfo-especies cuando no pudieron ser identificados al nivel de especie. La identificación se realizó utilizando claves taxonómicas (Borror *et al.* 1989; Michener 2000; Marilus y Schnack 2002; Fernández y Sharkey 2006) y mediante consulta a expertos (ver Agradecimientos). Los ejemplares identificados se confrontaron con la colección de insectos de la Cátedra de Botánica General de la Facultad de Agronomía de la UBA.

Ocupación del lote adyacente a cada sitio. La cobertura de los lotes aledaños a los ELP puede variar entre dos temporadas consecutivas (i.e., de soja a maíz) e incluso en la misma temporada. La mayoría de los lotes cultivados en este estudio, presentaron cultivos de soja o alternaban soja-maíz, excepto un único lote que tuvo alfalfa en la primera parte de una temporada y soja en la segunda. Por otro lado, los lotes no cultivados eran zonas de baja aptitud agrícola, comúnmente bajos cubiertos por pasturas para el ganado. Debido a esta variabilidad y a no contar con las réplicas suficientes para los análisis de las diferentes coberturas, se optó por la categorización de los lotes aledaños a cada ELP de acuerdo a su ocupación por su uso histórico, en cultivados (doce ELP que presentaron un cultivo de soja o maíz) y no cultivados (ocho ELP).

Heterogeneidad del paisaje. La descripción de la heterogeneidad del paisaje se realizó a partir de áreas circulares centradas en los puntos de muestreo. Se utilizaron circunferencias concéntricas de dos radios (200 y 500 m), con el propósito de determinar en qué escala era mayor la correlación entre las variables de paisaje y las relacionadas con la diversidad de plantas y visitantes (Molina *et al.* 2014). La elección de los radios de las circunferencias se debió a que la mayoría de los polinizadores recorren distancias cortas de forrajeo (Zurbuchen *et al.* 2010), a excepción de *A. mellifera* y algunas especies de *Bombus* spp. (Steffan-Dewenter *et al.* 2002), que pueden alcanzar recursos lejanos.

Sobre la base de imágenes de Google Earth, dentro de los círculos se delimitaron áreas poligonales correspondientes a los distintos tipos de cobertura terrestre (camino, arboledas, suelos pastoreados y con pastizales, urbanizados, lagunas o charcos, suelos cultivados, zanjas lineales, ELP pastoreados, ELP sin pastoreo) y se delimitaron los ELP de distinto tipo (ejemplo, Fig. 2.3). Como medidas de la heterogeneidad del paisaje se calcularon la densidad de borde y la diversidad de paisaje circundante a los ELP (Poggio *et al.* 2010). La densidad de bordes se obtuvo dividiendo la longitud total del perímetro de los polígonos, por el área de los círculos. La diversidad de hábitats ($\exp H'$, donde H' es el índice de diversidad de Shannon-Wiener) se calculó a partir de la proporción de cada cobertura, multiplicadas por su logaritmo. Luego, se sumaron las proporciones de cada cobertura y el resultado final fue elevado al exponencial (función "exp"). Los análisis cartográficos se realizaron con el programa QGIS.

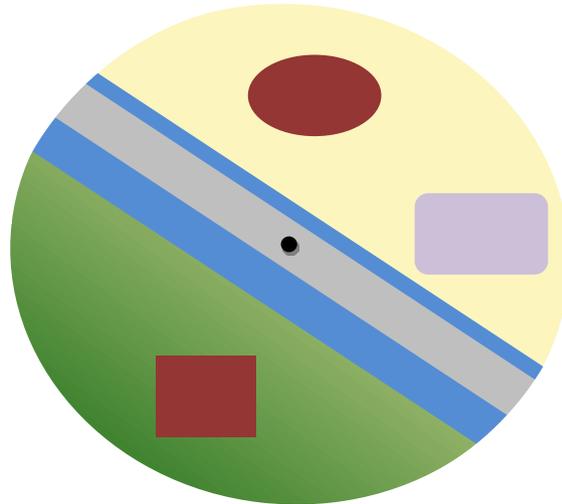


Figura 2.3. Esquema que ejemplifica el método utilizado para calcular los índices de heterogeneidad del paisaje. El punto negro representa el centro del sitio (ELP), mientras que los distintos colores indican las diferentes coberturas (amarillo=suelo cultivado, verde= suelo pastoreado, rojo=lagunas, gris= camino, azul=ELP, violeta claro=zona urbana).

Análisis estadístico

Se utilizaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM, por sus siglas en inglés) (Zuur *et al.* 2013) con la riqueza de plantas con flores, la abundancia de unidades florales y la riqueza y abundancia de sus visitantes como variables respuesta, la temporada de muestreo (2013-2014 y 2014-2015), el ancho de los ELP, el tipo de ocupación del lote adyacente (número de ELP con lotes adyacentes cultivados y no cultivados) y los índices de paisaje (diversidad de paisaje y densidad de bordes) como factores fijos, y el sitio como factor aleatorio. Para la variable riqueza de plantas, no se realizó una corrección por área, debido a que la variable fue la densidad de especies (número de especies por metro cuadrado) en base a muestreos estandarizados. Además, para el análisis de la abundancia de visitantes florales, se optó por excluir a *Apis mellifera* L., debido a que fue muy predominante con respecto a las demás, y a que su abundancia puede estar determinada por la ubicación de colmenas en el paisaje, más que por las otras variables ambientales consideradas (Kremen *et al.* 2004).

Inicialmente todas las variables fueron estandarizadas (centradas en la media y divididas por el desvío estándar). Se ejecutó un test de correlaciones múltiples pareadas con todas las variables (correlograma, Anexo I) para detectar colinealidad entre las variables explicativas con el método de Pearson, considerando 0,7 el umbral de correlación. Como se esperaba, la diversidad de paisaje y la densidad de borde, estuvieron correlacionados entre sí a ambas distancias del centro del ELP (200 y 500 m). También se detectó una correlación significativa entre el índice de densidad de bordes a 200 m y el ancho de los ELP. Por lo tanto, para todos los análisis utilizamos el índice de diversidad de hábitat de mayor correlación con la variable respuesta y el índice de densidad de borde a 500 m.

Se armaron modelos máximos (incluyendo cada variable respuesta y las interacciones con sentido biológico) para cada variable respuesta. Se utilizó la estructura del error de tipo “poisson” para la riqueza de plantas, y “binomial negativa” para las demás variables, ya que los modelos presentaron sobre-dispersión. Debido a la limitación en el número de repeticiones y teniendo en cuenta que para ajustar confiablemente un modelo se necesitan “al menos” de 10-20 repeticiones por parámetro (Harrell 2001), se recurrió a un método de selección de variables (Sutter *et al.* 2017). La importancia relativa de cada variable se definió mediante la eliminación de cada uno de los factores del modelo máximo por separado, la reestimación de los parámetros del modelo, y comparación de los modelos por máxima verosimilitud (Zuur *et al.* 2013). Además, en cada paso se utilizó la función *vif.mer* (*variance inflation factor*) para modelos mixtos (Austin 2014), que expresa cada variable como una combinación lineal de las demás, para evaluar la correlación entre las variables explicativas continuas y entre factores de una variable categórica. Se consideraron aceptables valores de $vif < 5$ para cada variable (Zuur *et al.* 2009).

Para todos los modelos, los supuestos fueron verificados de acuerdo con los procedimientos de validación gráfica recomendados por Zuur *et al.* (2013). Pevio a los análisis, se buscó evidencia de autocorrelación espacial entre sitios. Para esto se realizó una prueba estadística (test de Mantel) entre las distancias geográficas entre sitios y la distancia euclidiana en la composición de especies. No se encontró evidencia de autocorrelación espacial entre sitios en la composición de plantas (Mantel: $r = -0,01$, $p = 0,50$) ni de visitantes florales (Mantel: $r = -0,09$, $p = 0,83$).

Los análisis se realizaron con el programa de estadística R (R Development Core Team, 2013); para los GLMM se utilizó la función *glmer* y *glmer.nb* del paquete “lme4” versión 1.1-12, para la selección de modelos se utilizó la función *drop1* y *anova* del paquete “stats” versión 3.3.3. Además se utilizaron los paquetes “plotrix” versión 3.6-4 y “effects” versión 4.0-0 para la confección de los gráficos.

2.3 Resultados

En total identificamos 72 especies de plantas (anexo II.A) y contamos 18544 unidades florales en todos los ELP. Las especies con unidades florales más abundantes fueron *Melilotus albus* Desr. e *Hydrocotyle bonaerensis* Lam., que representaron el 25,8% y 16,7% del total de unidades florales, respectivamente (Fig. 2.4). *Carduus acanthoides* L. estuvo presente en 19 de los 20 sitios, mientras que *M. albus* fue registrado en 16 de los 20. A excepción de *H. bonaerensis*, tanto *M. albus* como *C. acanthoides* son especies exóticas, y todas se encontraron frecuentemente en los bordes a ambos lados en la banquina.

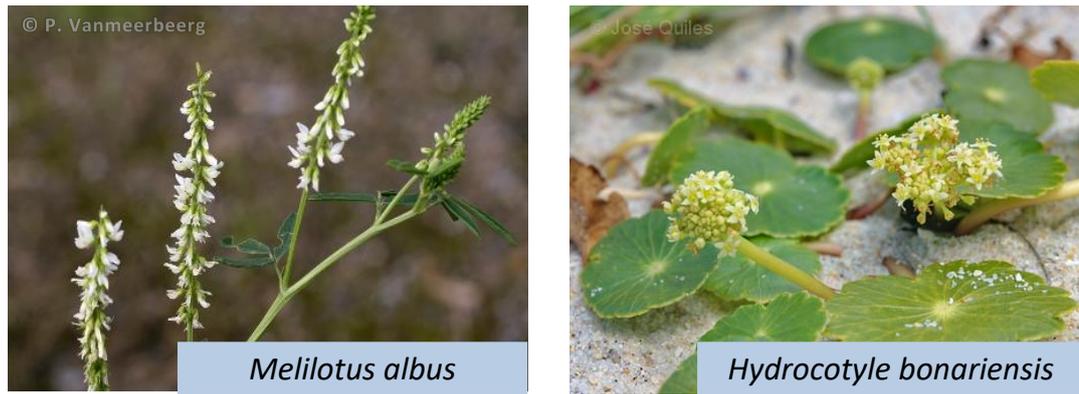


Figura 2.4. Especies de plantas con unidades florales más abundantes registradas en los 20 ELP seleccionados: *Melilotus albus* e *Hydrocotyle bonariensis*.

Observamos un total de 5446 visitas de 252 morfo-especies de visitantes florales (anexo II.B). Todos los visitantes registrados fueron insectos, excepto una sola visita realizada por el picaflor común (*Chlorostilbon lucidus* Shaw). Las únicas especies y morfo-especies registradas en todos los sitios fueron *A. mellifera*, *Palpada* spp., *Toxomerus* sp., *Allograpta* sp. y *Dialictus* spp., de las cuales *A. mellifera* fue la única especie exótica. Esta última, además, fue la morfo-especie visitante más abundante del total de visitas (21%) seguido por *Palpada* spp. (grupo con al menos 3 morfo-especies; con 15%), *Dialictus* spp. (grupo con al menos 8 morfo-especies; 10%) *Toxomerus* sp. (6,7%), *Allograpta* sp. (6,1%) y *Polybia scutellaris* (5,9%) (Fig. 2.5).

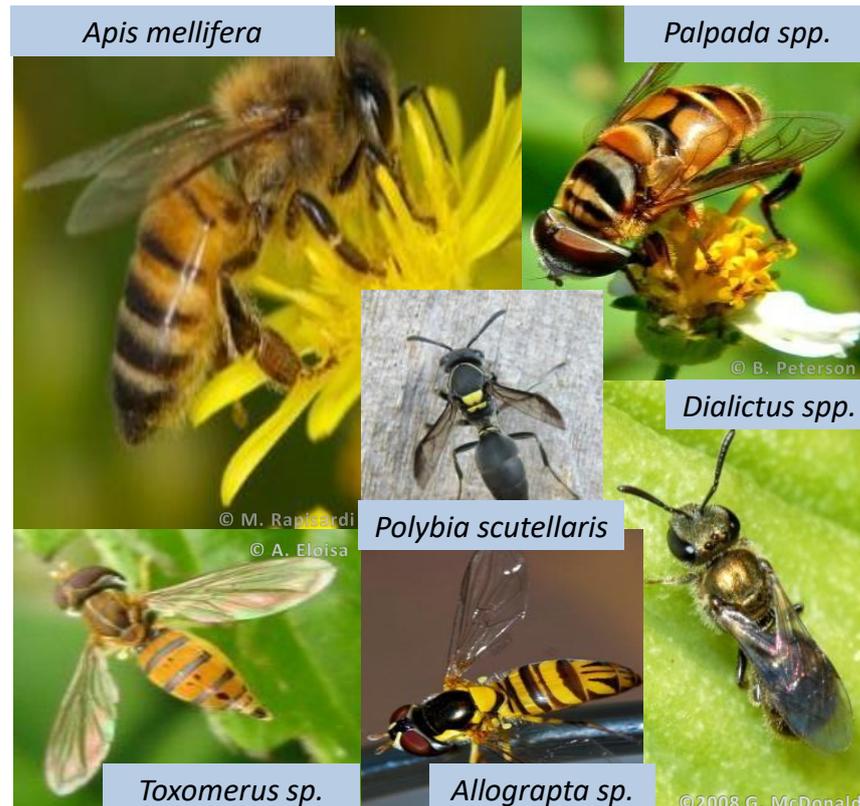


Figura 2.5. Morfo-especies de visitantes florales más abundantes observados en los 20 ELP seleccionados: *A. mellifera*, *Palpada* spp., *Toxomerus* sp., *Allograpta* sp. y *Dialictus* spp.

2.3.1 Evaluación de las predicciones

El análisis de la relación de la riqueza de plantas, la abundancia de unidades florales y la riqueza y abundancia de sus visitantes con las variables explicativas a escala puntual, local y de paisaje resultó en cuatro modelos (uno por cada variable respuesta) que incluyeron variables explicativas de distintas escalas (Cuadro 2.1). La temporada de muestreo no resultó incluida en ningún modelo.

Cuadro 2.1 Detalle de los modelos seleccionados para cada una de las variables de la estructura de la comunidad planta-polinizador, con los factores fijos (solo se incluyen los factores que quedaron seleccionados en el modelo final). Además, se muestra la estructura del error, el estimador, el error estándar (ES), el valor t o Z y el valor P.

Modelo y distribución del error

M1	Riqueza plantas ~ Ancho	Poisson			
	Efectos fijos	Estimador	ES	T	P

	Ordenada	1,65	0,20	8,2	<0,001
	Ancho	0,08	0,03	2,7	0,008
M2	Abundancia de unidades florales ~ Diversidad de hábitat a 500 m	Binomial negativa			
	Efectos fijos	Estimador	ES	Z	P
	Ordenada	5,86	0,18	33	<0,001
	Diversidad de hábitat a 500 m	0,33	0,18	1,9	0,06
M3	Riqueza de visitantes ~ Ancho	Binomial negativa			
	Efectos fijos	Estimador	ES	Z	P
	Ordenada	3,17	0,05	59	<0,001
	Ancho	0,10	0,05	1,8	0,07
M4	Abundancia de visitantes (sin <i>A. mellifera</i>) ~ Ancho	Binomial negativa			
	Efectos fijos	Estimador	ES	Z	P
	Ordenada	4,56	0,08	55	<0,001
	Ancho	0,22	0,08	2,6	0,009

Tal como esperaba, el ancho de los ELP tuvo una relación positiva con la riqueza de plantas (Cuadro 2.1; predicción 1.1), alcanzando el 81% de la riqueza máxima (riqueza promedio de los cuatro sitios de referencia de 40 m) a los 11 m de ancho (Fig. 2.6). Los cuatro sitios de referencia compartieron el 76% de la riqueza de especies con los demás ELP. La abundancia de visitantes florales (sin *A. mellifera*) también tuvo una relación positiva con el ancho (predicción 1.2), con el 95% de la abundancia máxima promedio a los 11 m de ancho (Cuadro 2.1; Fig. 2.7). A diferencia de lo que esperaba, la riqueza de visitantes florales no presentó una relación significativa con el ancho de los ELP (Cuadro 2.1, predicción 1.2). Sin embargo, existe alguna evidencia de que estas dos variables podrían estar relacionadas positivamente (Fig. 2.8), ya que la riqueza de visitantes aumentó hasta los 11 m de ancho, donde alcanzó el 81 % de la riqueza máxima. Contrariamente a lo que esperaba (predicción 1.1), la abundancia de unidades florales no tuvo relación significativa con el ancho (Cuadro 2.1; Fig. 2.9a y 2.9b). Además, ninguna de las variables respuesta tuvo relación con la ocupación del lote adyacente (Cuadro 2.1; predicción 2.1 y 2.2).

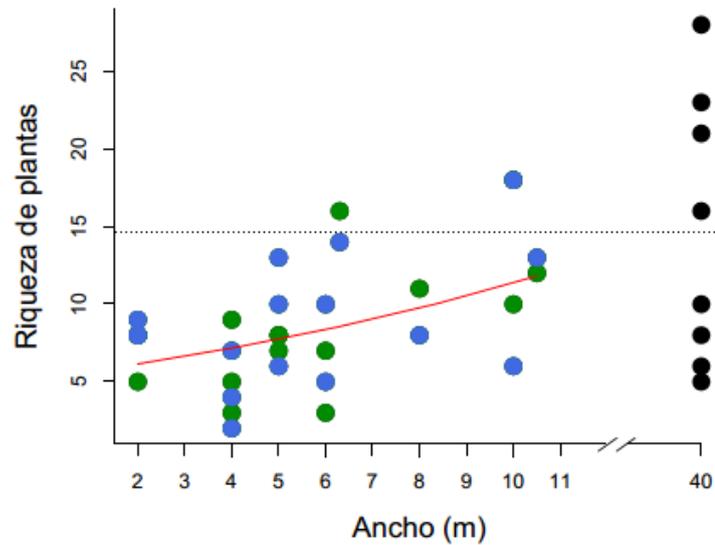


Figura 2.6. Riqueza de plantas en relación al ancho de los ELP en los sitios seleccionados. Los puntos verdes y azules corresponden a los sitios muestreados del gradiente de anchos (2-11 m) en la primera y segunda temporada de muestreo, respectivamente. Los puntos negros son los sitios de referencia (40 m). La línea punteada indica el promedio de la riqueza de plantas de estos últimos sitios, y la línea roja indica el ajuste del modelo entre las variables.

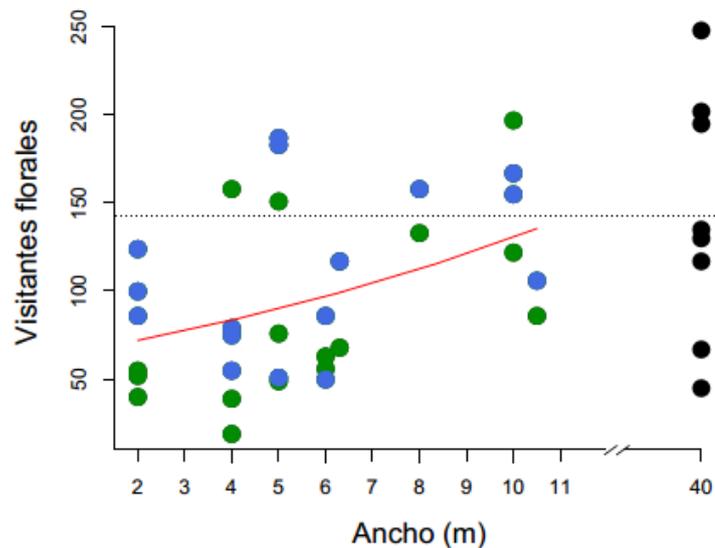


Figura 2.7. Abundancia de visitantes florales en relación al ancho de los ELP en los sitios seleccionados. Los puntos verdes y azules corresponden a los sitios muestreados del gradiente de anchos (2-11 m) en la primera y segunda temporada de muestreo, respectivamente. Los puntos negros representan los sitios de referencia (40 m). La línea punteada indica el promedio de la riqueza de visitantes de estos últimos sitios, y la línea roja indica el ajuste del modelo entre las variables.

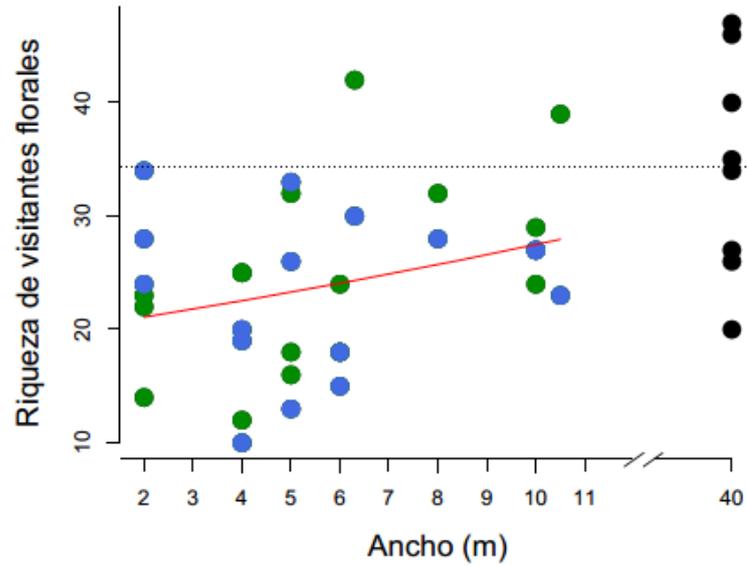
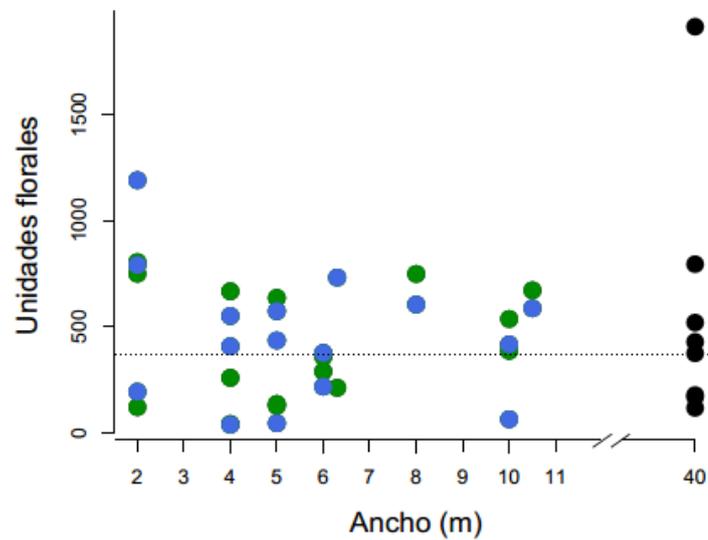


Figura 2.8. Riqueza de visitantes florales en relación al ancho de los ELP en los sitios seleccionados. Los puntos verdes y azules corresponden a los sitios del gradiente de anchos (2-11 m) muestreados en la primera y segunda temporada, respectivamente. Los puntos negros son los sitios de referencia (40 m); la línea punteada indica el promedio de la riqueza de visitantes de estos sitios. La línea roja indica el ajuste del modelo entre las variables.

a)



b)

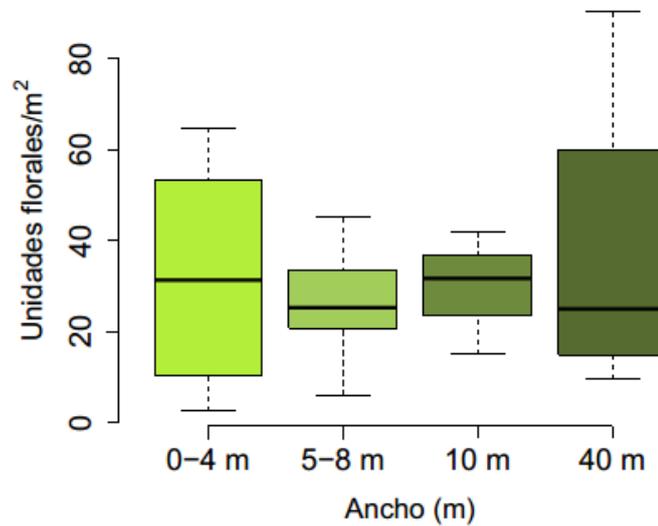


Figura 2.9. (a) Abundancia de unidades florales en relación al ancho de los ELP en los sitios seleccionados. Los puntos verdes y azules corresponden a los sitios del gradiente de anchos (2-11 m) muestreados en la primera y segunda temporada, respectivamente. Los puntos negros son los sitios de referencia de 40 m; la línea punteada indica el promedio de la abundancia de unidades florales de estos sitios. (b) Abundancia de unidades florales por m^2 en relación a cuatro categorías de ancho en los ELP (0-4 m, 5-8 m, 10-10,5 m y 40 m), seleccionadas a partir de un histograma, solo como método de visualización gráfica (ver anexo II.C).

Los sitios más angostos tuvieron mayor abundancia de flores por unidad de superficie (Fig. 2.10), a pesar de que su riqueza de plantas fue significativamente menor. Las especie con unidades florales más abundantes fueron, *M. albus*, *H. bonaerensis*, *Medicago lupulina* L., *Eupatorium* sp. y *C. acanthoides*, en ese orden.

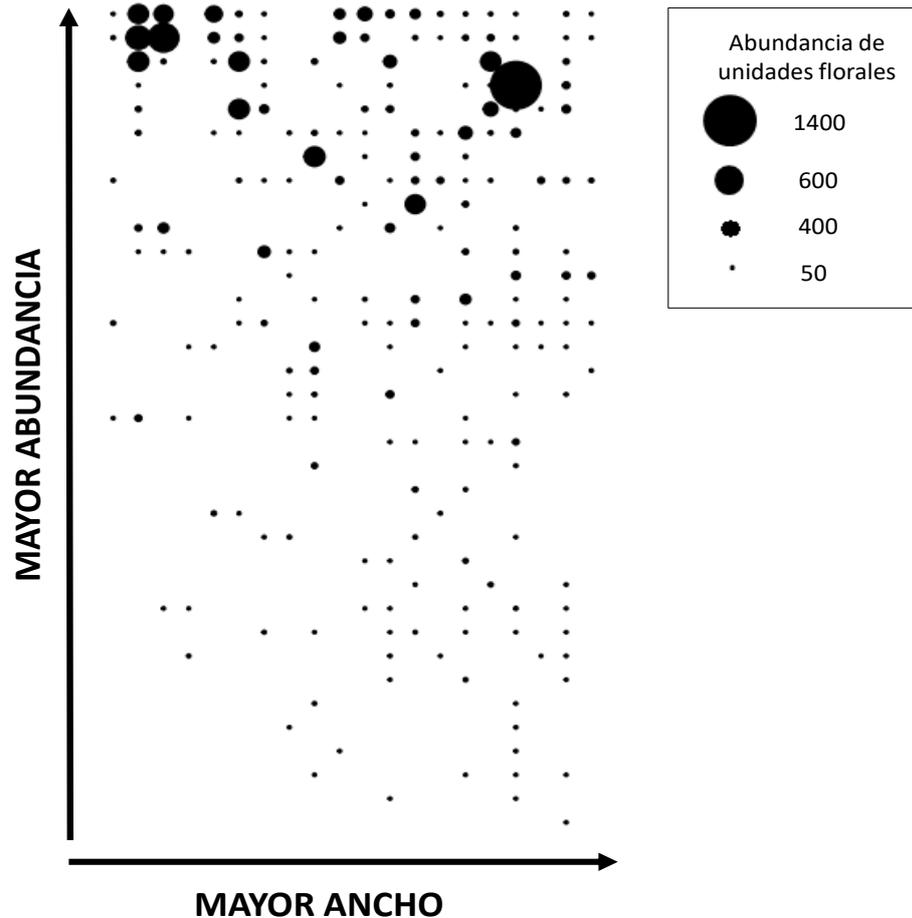


Figura 2.10. Matriz donde se muestran los 20 ELP en columnas ordenadas por el ancho, y la abundancia de flores de cada sitio en filas, donde cada punto en una misma fila es una especie. Las cuatro últimas columnas corresponden a los sitios de referencia de 40 m. El tamaño de cada punto representa el logaritmo de la abundancia de flores de las especies en ese sitio. En este gráfico no se muestran las especies con abundancias menores a 50 unidades florales.

Con relación a la heterogeneidad del paisaje, a diferencia de lo que esperaba, ninguna de las variables consideradas (riqueza de plantas con flores, abundancia de unidades florales, riqueza y abundancia de visitantes) resultó significativa (Cuadro 2.1, predicciones 3.1, 3.2).

2.4 Discusión

En este capítulo presento evidencia de que los ELP en esta zona de la región Pampeana representan un hábitat valioso para muchas especies de plantas y polinizadores, y que algunas de las características estructurales de estos ELP podrían beneficiar a estas poblaciones. Como esperaba, en una escala de observación pequeña, la riqueza de plantas con flores entomófilas y la abundancia de sus visitantes fueron

mayores en los ELP de mayor ancho. En cambio, la abundancia de unidades florales y la riqueza de visitantes no se relacionaron con el ancho de los ELP. Además, ninguna de las variables medidas de riqueza y abundancia se relacionó con la ocupación del lote adyacente ni con la heterogeneidad del paisaje. A continuación, comparo y discuto la diversidad de la comunidad planta-visitante floral con respecto a otros ecosistemas similares. Luego, discuto los efectos de las características de los ELP en la diversidad de plantas y sus visitantes, en escala puntual y local de observación (ancho del borde y ocupación del lote adyacente), para considerar posteriormente los efectos a mayor escala (heterogeneidad del paisaje). Por último, expongo algunas limitaciones del trabajo y las conclusiones que surgen a partir de los resultados obtenidos.

Las especies anuales de plantas dominaron los ELP, al menos en términos de presentar la mayor abundancia de unidades florales. Con respecto a los visitantes florales, *A. mellifera* fue el más abundante. En varias investigaciones acerca de las comunidades vegetales de ELP en agroecosistemas dominaron las especies anuales, plantas colonizadoras adaptadas al disturbio, muchas de las cuales son las mismas especies que intentan ser controladas en la matriz agrícola (Boutin y Jobin 1998; Boutin *et al.* 2001; Le Cœur *et al.* 2002; Devlaeminck *et al.* 2005; Sosnoskie *et al.* 2007; Poggio *et al.* 2013). Con respecto a los visitantes florales, si se excluye del análisis a la especie más abundante (*A. mellifera*), se destaca la gran cantidad de dípteros (47%), casi todos nativos, de los cuales el 77% pertenecen a la familia Syrphidae. Los Dípteros, y dentro de ellos los sírfidos, son importantes y eficientes polinizadores, principalmente en zonas templadas, ya que pueden transportar cargas de polen similares a las de *A. mellifera* (Orford *et al.* 2015).

2.4.1 Ancho de los ELP

La riqueza de plantas entomófilas se incrementó con el aumento del ancho de los ELP. Sin embargo, el aumento de la riqueza no fue acompañado por un aumento de la abundancia de flores, ya que la cantidad de flores por metro cuadrado resultó similar en ELP de diferentes anchos (Fig. 9b). En forma similar a lo que obtuve aquí, en un paisaje agrícola de Nueva Jersey (EE.UU.) con una trama de bordes conformada por árboles y arbustos, la riqueza de especies forestales fue mayor en bordes de más de 8 m de ancho (Baudry 1985). En otro estudio, informaron que la riqueza de especies de la flora espontánea en un agroecosistema intensivo del norte de Europa, permaneció sin cambios con el incremento del ancho de los ELP, mientras que la riqueza de las demás plantas no espontáneas aumentó (Aavik y Liira 2010). Esto sugiere que el ancho aumenta la calidad ambiental del interior del ELP y junto con la riqueza de los bordes, se incrementa la diversidad de micro-hábitat, lo que favorece a las especies con menor tolerancia a los disturbios causados por las prácticas agrícolas.

En este estudio, la riqueza de plantas en los ELP de 11 m llegó al 81% de la riqueza registrada en los sitios de referencia. Sin embargo, no todos los estudios reportan relaciones positivas entre la diversidad de especies y el ancho de los parches lineales. Por ejemplo, Corbit *et al.* (1999) en la región central de EE.UU., estudiaron parches lineales dentro de un paisaje compuesto por fragmentos de bosques y cultivos agrícolas activos y abandonados, y no observaron relación entre la diversidad de especies de

plantas y el ancho. Es posible que este resultado se deba al escaso ancho (5-7 m) de los ELP que tuvieron en cuenta (i.e., mayor efecto de borde) y a que los ELP estaban bien conectados con los remanentes de bosques (a distancias menores a 90 m). Además, debido a que en los bordes de los parches y de los ELP, suele existir mayor riqueza de especies que en el interior (Daehler 2003) y a que el efecto de borde es mayor en los ELP con mucho perímetro respecto del área total, el efecto del área pudo resultar “oculto” (Corbit *et al.* 1999).

La abundancia de visitantes florales (excluyendo *A. mellifera*) aumentó con el ancho de los ELP (Fig. 2.7) alcanzando a los 11 m el 95 % de la abundancia de los sitios de referencia. En cambio, la riqueza de visitantes florales no tuvo relación con el ancho de los ELP (Cuadro 2.1), aunque hubo cierta evidencia de una tendencia al aumento en la que las banquinas de 11 m representaron el 81% de la riqueza máxima de visitantes (Fig. 2.8). Relaciones similares fueron reportadas en varios estudios del efecto del ancho de banquinas sobre la diversidad de invertebrados (Keals y Mayer 1991; Munguira y Thomas 1992; Vermeulen 1993; Rands y Whitney 2011). A diferencia de mis resultados, Hopwood (2008) no encontró relaciones significativas de la riqueza y la abundancia de abejas con el área de los parches para un rango de anchos de 18 a 84 m. Este último estudio afirma que ELP de tan solo 18 m pueden ser un hábitat valioso para las abejas. Los ELP de este estudio fueron más anchos que la mayoría de las banquinas de la región Pampeana, por lo que la riqueza de especies podría haber alcanzado un valor alto y similar en la mayoría de los parches.

Si en esta tesis hubiera incluido ELP más anchos que 11 m, cubriendo así la brecha en el rango de 11 a 40 m, es posible que la relación entre la riqueza de visitantes florales y el ancho hubiera resultado significativa y tienda a estabilizarse en algún punto cercano al promedio de los sitios de referencia (Fig. 2.8). Sin embargo, al menos en esta región, las banquinas de caminos rurales que correspondan a ese rango de anchos son prácticamente inexistentes.

2.4.2 Ocupación del lote adyacente al ELP

El tipo de ocupación del lote adyacente a los ELP no afectó la riqueza de plantas ni la abundancia de sus unidades florales. Un resultado diferente se observó en un agroecosistema con manejo intensivo del norte de Europa (Aavik y Liira 2010), donde la riqueza de plantas fue afectada mayormente por factores a escala puntual, como el tipo de hábitat del ELP, aunque también fue influyente el tipo de uso (orgánico o convencional) del lote agrícola aledaño (esto último no medido en esta tesis).

La riqueza y abundancia de visitantes florales tampoco fueron afectadas por el tipo de ocupación del lote adyacente a los ELP. Aunque los cultivos de los lotes aledaños a los ELP atractivos para los polinizadores pueden proveer valiosos recursos alimenticios para los polinizadores, sólo están disponibles durante un periodo de tiempo acotado. La composición de especies de visitantes en los ELP puede depender, en mayor medida, de la abundancia y la proximidad de hábitat similares (otras banquinas), y la disponibilidad de especies en ellos (Pärtel y Zobel 1999; Petit *et al.* 2004; Helm *et al.* 2006; Liira *et al.* 2008). Por lo tanto, en coincidencia con las escalas observadas en esta tesis, para conservar la mayoría de la riqueza y abundancia de los polinizadores

silvestres, pareciera ser más importante el ancho de los hábitats de forrajeo, que tener en cuenta el tipo de ocupación del lote adyacente.

2.4.3 Heterogeneidad del paisaje circundante al ELP

A diferencia de lo esperado, no encontré una relación significativa de la heterogeneidad del paisaje circundante con la riqueza ni la abundancia de unidades florales y de sus visitantes florales. Esto contrasta con la mayoría de estudios publicados sobre agroecosistemas que reportan que la diversidad de especies se incrementa con la mayor heterogeneidad del paisaje (Aviron *et al.* 2005; Tscharntke *et al.* 2005; Devictor y Jiguet 2007; Billeter *et al.* 2008; Fahrig *et al.* 2011). Por ejemplo, en estudios en la Unión Europea la diversidad de cultivos estuvo positivamente asociada con la riqueza de especies de artrópodos, algunos de ellos polinizadores, principalmente abejas y coleópteros (Aviron *et al.* 2005; Billeter *et al.* 2008). Debe considerarse, sin embargo, que estos estudios utilizan escalas de paisaje mayores, y tanto el área total de elementos semi-naturales como el tipo e intensidad de uso del suelo varían en gran medida, lo que explicaría el aumento de riqueza asociado a las diferentes coberturas (Tscharntke *et al.* 2005).

El tipo de paisaje presente en este estudio, compuesto por grandes campos con monocultivos, así como en gran parte de la región Pampeana, puede estar afectando a la mayor parte de las especies nativas de polinizadores. Así, los resultados observados en esta tesis para la riqueza y abundancia de visitantes florales podrían deberse a la baja proporción de ambientes naturales y semi-naturales, y a la gran homogeneidad del paisaje en la región. Resultados similares han sido reportados para aves presentes en pasturas y hábitats abiertos de la región Pampeana (Cerezo *et al.* 2011) y el Espinal (González *et al.* 2014). Según estos estudios, en paisajes con bajo porcentaje de cobertura de ambientes naturales la extensión del ELP puede tener mayor impacto en la diversidad de especies que la configuración espacial (Bennett y Mulongoy 2006). Algunas investigaciones afirman que niveles moderados de intensificación agrícola pueden incrementar la riqueza y abundancia de especies de polinizadores, tales como mariposas (Hogsden y Hutchinson 2004) y abejas (Kessler *et al.* 2009). Si bien el incremento en la proporción del área con uso agrícola puede aumentar la riqueza de visitantes dentro de fragmentos, la riqueza podría comenzar a disminuir cuando el área con cobertura agrícola es mayor al 60% (Fahrig *et al.* 2011). Esto puede explicar lo que ocurrió en esta tesis, donde la cobertura agrícola supera ampliamente el 60%. En la zona estudiada el paisaje es muy homogéneo, la diversidad de cultivos es muy baja (dos o tres cultivos principales en primavera-verano) y las áreas semi-naturales más grandes que forman lagunas temporarias son sembradas en los periodos secos. A su vez, los bordes relativamente anchos, como los ELP de 40 m muestreados en este estudio, son muy raros o casi inexistentes en la mayoría de la región.

La especies de polinizadores más sensibles al incremento de la proporción de agricultura son las nativas, en general con rangos de forrajeo menores, que ven disminuidas su riqueza y abundancia (Wratten *et al.* 2003; Connelly *et al.* 2015). Sin embargo, salvo para aquellas especies que forrajean sólo en un rango muy estrecho en torno a su nido (menos de 125 m), en general, la manipulación del paisaje mejoraría la

proporción de tierra disponible para la búsqueda de alimento de un polinizador, independientemente de la distancia sobre la que viaja a encontrar comida (Rands y Whitney 2011).

2.4.4 Conclusiones

Este estudio a nivel estructural reconoció la importancia de los ELP como refugio y fuente de recursos para la comunidad de plantas y polinizadores de la región estudiada. Los resultados que obtuve permiten establecer que las características puntuales son las más influyentes sobre la diversidad de las comunidades de plantas y polinizadores en la región Pampeana. El ancho de los ELP aumentó la riqueza de plantas y la abundancia de visitantes (excluyendo *A. mellifera*). Por otra parte, la hipótesis sobre la influencia positiva de paisajes más heterogéneos no recibió apoyo de la evidencia, aunque para fundamentar esta afirmación se debería realizar una investigación teniendo en cuenta escalas mayores de paisaje.

Una limitación de este trabajo fue no considerar las diferencias en el régimen y tipo de disturbio (frecuencia e intensidad de pastoreo, de aplicación de agroquímicos) entre los ELP. Este aspecto pudo haber modulado la riqueza y abundancia de unidades florales y sus polinizadores. Durante este estudio observe disturbios esporádicos en las banquinas, como la ocurrencia de pastoreo ocasional, la aplicación directa de agroquímicos o su deriva desde lotes cercanos y la alteración del suelo y la estructura vertical de la vegetación en los ELP por el paso de maquinaria. Estos disturbios difirieron entre sitios, lo que en parte explica la marcada variabilidad entre ellos en las variables consideradas (por ej. ver Fig. 2.8a, puntos llenos). Algunas investigaciones recientes indican que el régimen de disturbio asociado a los campos puede ser la fuerza más prominente que modula la diversidad de malezas en el mosaico agrícola de la Pampa Ondulada (Poggio *et al.* 2013). Este es un aspecto que debería tenerse en cuenta para futuros estudios en estos sistemas.

En estudios comparables a este se considera que las variables ambientales pueden afectar de manera diferencial la diversidad según el taxón de plantas o polinizadores que se considere. Por ejemplo, Jauker *et al.* (2009) observaron que los sírfidos se adaptan mejor que las abejas silvestres a las condiciones ambientales impuestas por el uso agrícola. Musicante (2013) observó respuestas idiosincráticas de distintas familias de himenópteros a la fragmentación en el Bosque Chaqueño Serrano de Argentina. Si bien el análisis de las respuestas a nivel de orden o familia supera los objetivos de esta tesis, es un aspecto interesante a tener en cuenta en próximos estudios.

Hasta aquí profundice en el análisis estructural de los ELP, observando los patrones de diversidad de plantas y visitantes florales. En los próximos capítulos, el estudio del rol de los ELP se complementará con un enfoque funcional, que tiene en cuenta las interacciones entre las entidades observadas (plantas y visitantes florales) y el servicio de polinización que proveen.

CAPÍTULO 3

El rol de los elementos lineales del paisaje en la conservación de las redes planta-polinizador

3.1 Introducción

3.1.1 Interacciones y servicio de polinización en agroecosistemas

La continua expansión de la actividad agrícola, con la consecuente pérdida, fragmentación y degradación de áreas naturales y semi-naturales, ha generado el aislamiento y disminución de poblaciones de animales y plantas (Sotherton 1984; Chamberlain *et al.* 2000; Benton *et al.* 2003; Kleijn y Sutherland 2003; Tschardtke *et al.* 2005; Flynn *et al.* 2009). Si bien el mantenimiento de la diversidad de especies en estos agroecosistemas es imprescindible, la ciencia de la conservación ha cambiado recientemente su enfoque de preservar estrictamente la diversidad de especies para considerar también las funciones ecológicas asociadas con la provisión de servicios ecosistémicos (Armsworth *et al.* 2007; Kareiva *et al.* 2007; Tallis *et al.* 2008).

La provisión de servicios ecosistémicos depende directamente de la diversidad de especies y el funcionamiento de las comunidades bióticas (Naeem *et al.* 2009). Las especies de una comunidad determinada no están aisladas unas de otras, sino que interactúan a distintas escalas espaciales y temporales conformando un sistema complejo. La conservación de esas interacciones puede contribuir a preservar la diversidad en las comunidades (Forup y Memmott 2005; Aizen *et al.* 2012). Además de contribuir al mantenimiento de la biodiversidad, las interacciones entre plantas y animales pueden beneficiar a la producción y estabilidad de los sistemas agrícolas. La descomposición y el ciclado de nutrientes, la provisión de alimentos, el control biológico de plagas, la dispersión y la polinización (de Groot *et al.* 2002; Morandin y Winston 2006) son ejemplos de ese beneficio.

La disminución de las poblaciones de plantas y polinizadores en los agroecosistemas, principalmente a causa de la pérdida de hábitat (Goulson *et al.* 2015), ha generado en los últimos años, el aumento de los estudios del servicio ecosistémico de polinización que proveen las plantas y los polinizadores (Tschardtke *et al.* 2005; Armsworth *et al.* 2007; Jha y Vandermeer 2010; Garibaldi *et al.* 2011a; Garibaldi *et al.* 2013; Klatt *et al.* 2013; Kleijn *et al.* 2015; Rader *et al.* 2016). La pérdida de hábitats trae como consecuencias la reducción en la diversidad y abundancia de los recursos florales y de oportunidades de nidificación para los polinizadores (Biesmeijer *et al.* 2006; Goulson *et al.* 2015). Por ello es que la flora espontánea o “malezas”, en general combatidas por ser competidoras de los cultivos, juegan un rol clave en los ecosistemas agrícolas, ya que proveen abundantes recursos florales (Armsworth *et al.* 2007; Kareiva *et al.* 2007; Tallis *et al.* 2008). La presencia de mayor cantidad de flores, aumenta las poblaciones de polinizadores, ampliando el servicio de polinización en los cultivos y aumentando los rendimientos, tanto de los cultivos entomófilos como de las colmenas. Debido a esto, es crucial el conocimiento de los recursos florales que son importantes para sostener a la comunidad de polinizadores que se pretende conservar.

3.1.2 Interacciones planta-polinizador en los ELP

En muchas regiones agrícolas, los elementos lineales del paisaje (ELP), compuestos por franjas de vegetación semi-natural, representan hábitats claves para preservar las comunidades de plantas y sus polinizadores. La importancia de estos ELP en la conservación de la diversidad de especies y sus interacciones ha sido documentada mayormente para Europa y América del Norte (Sosnoskie *et al.* 2007; Van Geert *et al.* 2010; Berg *et al.* 2011; Kütt *et al.* 2016). Sin embargo, en la región Pampeana, los ELP se presentan como uno de los pocos lugares capaces de albergar plantas y animales silvestres, protegiéndolos de los disturbios provocados por los seres humanos, como la aplicación de agro-químicos, el pastoreo y la implantación de cultivos, entre otros (Medan *et al.* 2011). Las interacciones planta-polinizador se ven amenazadas por estos disturbios (Klein *et al.* 2007; Jha y Vandermeer 2010). Además, las interacciones pueden ser afectadas por las características locales de los hábitats naturales y semi-naturales y por el paisaje antrópico que los rodea (Bohan *et al.* 2013). Para investigar si el ensamble de especies en un ecosistema típico de la Pampa interior, se ve protegido por las características locales de los ELP y del paisaje circundante, es necesario estudiar la red de interacciones que conforman las especies en estos ambientes.

3.1.3 Redes de interacciones

Hasta fines del siglo XX, la mayoría de las investigaciones en ecología de la polinización se centraron en uno o en pocos grupos de especies de plantas y animales (Waser *et al.* 1996). Sin embargo, en décadas recientes ha aumentado el interés por el estudio de comunidades enteras de plantas y su fauna de polinizadores, los que conforman redes de interacciones complejas (Memmott 1999; Jordano *et al.* 2003; Memmott *et al.* 2004; Bascompte y Jordano 2007). En particular, una red planta-polinizador (RPP; Fig. 3.1) describe la complejidad de las interacciones de polinización de una comunidad en un determinado tiempo y espacio (Memmott 1999).

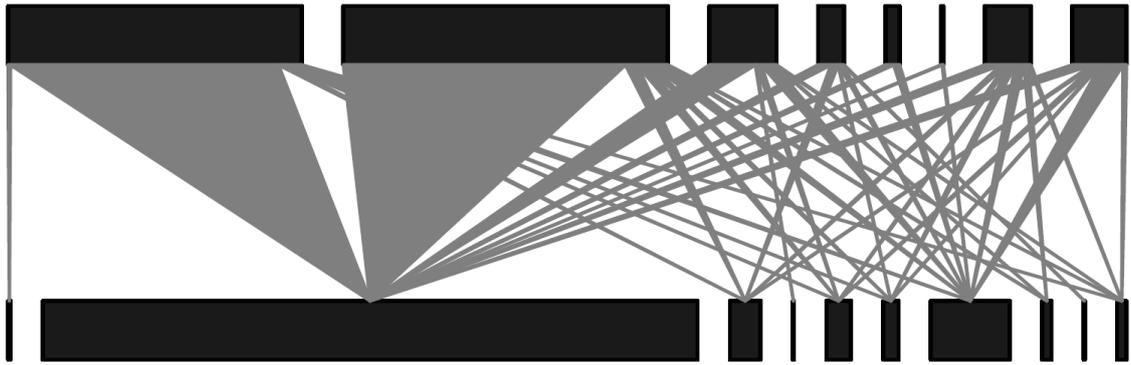


Figura 3.1. Ejemplo de una red planta-polinizador cuantitativa. En este caso se representan las interacciones entre especies de plantas (rectángulos inferiores) y sus visitantes florales (rectángulos superiores) en una comunidad particular. El ancho de los rectángulos representa la abundancia relativa de cada especie. El grosor de las líneas grises representa la frecuencia (o intensidad) de la interacción entre pares de especies. Con las herramientas de análisis apropiadas se puede extraer una enorme cantidad de información sobre la estructura y el funcionamiento de la comunidad de organismos que la red representa (Dormann *et al.* 2009).

Distintos estudios (Bascompte *et al.* 2006; McCann 2007; Bastolla *et al.* 2009), sugieren que un enfoque centrado en conservar la diversidad de especies en sí misma no necesariamente preserva la red de interacciones en que las especies participan. Contrariamente, la estructura de la red puede contribuir al mantenimiento de la biodiversidad, funcionando como indicador de la calidad ambiental (Soares *et al.* 2017). En este capítulo se estudiarán las RPP que conforman la comunidad de plantas con sus visitantes florales en los ELP y se evaluará su estado de conservación.

3.1.4 Propiedades de las redes

Las redes mutualistas poseen una estructura compleja que puede ser importante para promover el funcionamiento y la estabilidad de la comunidad, entendida como la resistencia a invasiones (Post y Pimm 1983; Bartomeus *et al.* 2008) y a extinciones secundarias tras la pérdida de especies (Memmott *et al.* 2004; Rezende *et al.* 2007). Esta estructura se puede describir mediante diferentes índices (por ejemplo, conectancia, anidamiento y modularidad, entre otros) (Dormann *et al.* 2009). Las propiedades de las redes nos permiten obtener mayor información sobre las comunidades multi-específicas que un estudio de especies o interacciones individuales (Jordano *et al.* 2006; Nielsen y Totland 2014). Algunos trabajos han identificado aquellas propiedades de las RPP que resultan relevantes en el contexto de la conservación de comunidades. Sin embargo, esta elección está apoyada en evidencia empírica escasa y contradictoria (Corbet 2000; Tylianakis *et al.* 2010; Weiner *et al.* 2011), y en muchos casos, en resultados obtenidos de simulaciones en computadora (Dunne *et al.* 2002). Por ello, resultan necesarios más estudios empíricos acerca de la importancia de las propiedades de las redes en sistemas específicos.

Los estudios de redes usan métricas basadas en interacciones “sin peso”, representadas solo por la presencia y ausencia de enlaces (propiedades calculadas a

partir de datos cualitativos) y otras basadas en interacciones “con peso”, calculadas a partir de datos cuantitativos (Blüthgen *et al.* 2008). Aquí se presenta una lista con algunas de las propiedades relevantes para la conservación de comunidades (ver anexo III para una explicación detallada de las propiedades utilizadas en este estudio).

A) Entre las propiedades calculadas a partir de datos cualitativos se encuentran:

1. La *riqueza de interacciones* (suma de todas las interacciones distintas de la red). Una mayor riqueza de interacciones puede incrementar los procesos ecosistémicos y estabilizarlos a lo largo del tiempo en condiciones ambientales fluctuantes (Tylianakis *et al.* 2010) siendo un factor clave en el mantenimiento de la estructura de la red (Elmqvist *et al.* 2003).

2. El *anidamiento* se presenta cuando las especies especialistas interactúan principalmente con las generalistas, pero estas últimas interactúan también entre ellas, causando una asimetría de interacciones en la red (Jordano *et al.* 2009; Rivera-Hutinel *et al.* 2012) con un núcleo robusto de generalistas. Se cree que una estructura anidada confiere robustez contra la desintegración de la red, lo que resulta en comunidades de polinizadores más estables, resistentes a extinciones secundarias y a fluctuaciones temporales (Burgos *et al.* 2007).

3. La *generalidad* de las especies indica el número promedio de especies de visitantes que interactúan por especie de planta. La medida recíproca para las especies de plantas es denominada *vulnerabilidad*, debido a su uso inicial en redes alimentarias (i.e. describiendo la vulnerabilidad de la presa a la depredación; Bersier *et al.* 2002, Blüthgen *et al.* 2008). Esta propiedad puede llegar a ser un buen indicador de la robustez de la red en respuesta a perturbaciones (Blüthgen 2010).

4. La *robustez* de las redes frente a extinciones locales es otra propiedad utilizada. Comúnmente, las redes más robustas son aquellas más conectadas, que están dominadas por interacciones entre especies generalistas (Dunne *et al.* 2002; Memmott *et al.* 2004). En general, las redes mutualistas, como las RPP, son muy robustas a la pérdida aleatoria de especies y más sensibles a la pérdida de especies claves, muy conectadas (Jordano *et al.* 2009).

B) Entre las propiedades a partir de datos cuantitativos se presentan:

5. La *uniformidad de interacciones* representa la uniformidad en la frecuencia de interacciones de la red. La mayoría de los estudios demuestran que, en las redes de interacciones ecológicas, la mayor parte de las interacciones son débiles (especialistas o de poca frecuencia), mientras que pocas son fuertes (generalistas o de mayor frecuencia) (Goldwasser 1997; Bascompte *et al.* 2005; Bascompte *et al.* 2006). Con menor uniformidad de interacciones, las redes pueden ser menos estables, debido a la presencia de unas pocas interacciones fuertes entre especies generalistas (Bascompte *et al.* 2006; Albrecht *et al.* 2007; Tylianakis *et al.* 2007) y al predominio de interacciones débiles más sensibles a perturbaciones externas (Aizen *et al.* 2012)

6. La *selectividad de la red* (H_2) indica el grado en que las especies prefieren otras especies para interactuar, en proporción a su disponibilidad (Blüthgen *et al.* 2006). En una comunidad, la mayor parte de los polinizadores pueden visitar muchas flores. Pero, si la mayoría de los polinizadores visitan un reducido grupo de especies de plantas más

de lo común, se crea un sistema más selectivo, donde algunas plantas tienen pocas visitas y otras muchas (Blüthgen y Klein 2011; Marrero *et al.* 2014). Esta *selectividad de la red* puede variar en condiciones ambientales diferentes (Fort *et al.* 2016), como resultado de cambios en los patrones de abundancia de las especies que interactúan. En una red menos selectiva, se pueden reducir las interacciones más débiles (entre especialista), las cuales se pierden o se vuelven más generalistas. La mayoría de los trabajos concluyen que la selectividad disminuye con diferentes disturbios o impactos (Soares *et al.* 2017).

3.1.5 ¿Cómo pueden afectar las características de los ELP a la estructura de las Redes Planta-Polinizador que albergan?

En general, se considera que las RPP son bastante resistentes a los disturbios en el paisaje, debido a que las especies de polinizadores raramente dependen de una única especie de planta como fuente de alimento o sitio de nidificación (Olesen y Jordano 2002; Memmott *et al.* 2004; Petanidou *et al.* 2008; Vilà *et al.* 2009; Ferreira *et al.* 2013). Además, es usual la presencia de muchas interacciones débiles y pocas fuertes, lo que confiere a las redes una resistencia a perturbaciones externas y una mayor estabilidad (McCann *et al.* 1998). Debido a ello, estudios teóricos proponen que la estabilidad de la red puede verse amenazada cuando se pierden más de la mitad de las especies más conectadas (con más interacciones) y la mayor parte de las interacciones más fuertes de la red (Kaiser-Bunbury *et al.* 2010; Ferreira *et al.* 2013; Valiente-Banuet *et al.* 2015). Sin embargo, la estabilidad de la red depende finalmente del balance entre la pérdida de especies y la pérdida de interacciones en la comunidad (Valiente-Banuet *et al.* 2015).

A pesar del énfasis en la literatura sobre la estabilidad de las redes, no siempre es un atributo deseable en el contexto de objetivos de conservación. En la última parte del siglo pasado, la creencia generalizada era que la complejidad, como suele inferirse por la diversidad de especies, engendra estabilidad (McCann 2000; Ives y Carpenter 2007). Sin embargo, en algunos casos se ha observado que la estabilidad puede disminuir rápidamente con mayor complejidad de las redes mutualistas (Allesina y Tang 2012). Es por ello que, además de la estabilidad, también resulta sustancial entender cómo son afectadas las poblaciones de las especies poco abundantes, muchas de las cuales son nativas (Aizen *et al.* 2008).

En los agroecosistemas pampeanos, la estabilidad de las redes puede ser influenciada por cambios en la estructura de la red (Lever *et al.* 2014; Vanbergen *et al.* 2017), dados por la características y manejo de los ELP y su contexto, provocando variada resistencia de la comunidad a los disturbios. Aunque el efecto de los disturbios antrópicos sobre las redes ecológicas fue estudiado en algunos sistemas (Albrecht *et al.* 2007; Tylianakis *et al.* 2007; Aizen *et al.* 2008; Ferreira *et al.* 2013), no se han encontrado trabajos donde se discuta cómo las características de los ELP afectan a la estructura de las redes de polinización ni a los factores que las condicionan, excepto Memmott *et al.* (2010), Pocock *et al.* (2012) y Evans *et al.* (2013). Por lo tanto, las propiedades de las redes ecológicas podrían modificarse debido a algunas de estas características de los ELP a escala puntual, local y de paisaje.

Los ELP pueden considerarse como parches o islas que, a pesar de no estar realmente aislados como las islas oceánicas, están rodeados por áreas menos aptas para las especies que los habitan (Cook *et al.* 2002). En consecuencia, los efectos del área de hábitat sobre la riqueza de especies y de interacciones pueden derivarse de la Teoría de Biogeografía de Islas de MacArthur and Wilson (1967) (Raemakers *et al.* 2001; Ma *et al.* 2002; Sabatino *et al.* 2010; Marini *et al.* 2014; Herrera *et al.* 2016). Por lo tanto, si la mayor riqueza de especies incrementa la cantidad de interacciones (Bascompte *et al.* 2003), el número de interacciones también puede aumentar con el área de hábitat (Sabatino *et al.* 2010).

Según Sugiura (2010), las redes entre hormigas y plantas con nectarios extraflorales (otro tipo de interacción mutualista), pueden verse afectadas por el área, donde la conectancia, el anidamiento y la asimetría de interacciones disminuyen con el incremento del tamaño de la isla. En una región montañosa dominada por bosques en Missouri (EE UU), dentro de áreas abiertas rocosas, Burkle and Knight (2012) observaron que la riqueza de interacciones aumentó tres veces más que la riqueza de especies de polinizadores, con incrementos del área del 0,6%. Por lo tanto, el ancho de los ELP podría influir en la estructura de la red. Además, debido a que los ELP más anchos se encuentran sometidos a menos disturbios antrópicos (por el menor “efecto de borde”), la uniformidad de interacciones aumentará (Tylianakis *et al.* 2007). El aumento de la uniformidad puede resultar en mayores interacciones entre especialistas en los ELP más anchos (Burkle y Knight 2012), lo que disminuiría el anidamiento (Sabatino *et al.* 2010) y la robustez de las redes a la pérdida aleatoria de especies (Burgos *et al.* 2007). Asimismo, es esperable que la generalidad de las especies que interactúan disminuya y la selectividad de interacciones en la red aumente en ELP más anchos, debido al aumento de la riqueza de especies (particularmente de especies raras) y de las interacciones entre especies especialistas (Blüthgen *et al.* 2006), dadas por el menor nivel de disturbios externos en ELP más anchos.

Si se considera el modelo *parche-corredor-matriz* (Forman y Godron 1986), la pérdida de heterogeneidad y simplificación del paisaje que rodea a los parches, puede provocar la reducción de los recursos florales y áreas de anidamiento, reduciendo las poblaciones de polinizadores (Hoehn *et al.* 2008; Jauker *et al.* 2009). Por lo tanto, conjuntamente con el área de los ELP, la estructura de las redes planta-polinizador puede verse influenciada por el tipo de ocupación del lote adyacente, por la heterogeneidad del paisaje y el manejo del agroecosistema (Morandin y Winston 2006; Scheper *et al.* 2015). Los lotes cultivados que se encuentran lindantes a los ELP y la menor heterogeneidad del hábitat circundante pueden disminuir la diversidad de especies (Potts *et al.* 2003; Jha y Vandermeer 2009; Goulson *et al.* 2010) y las interacciones entre ellas. Por lo tanto, en ELP adyacentes a lotes cultivados y rodeados por paisajes más homogéneos, es esperable que las interacciones estén dominadas por especies generalistas, las cuales están más adaptadas a disturbios antrópicos (Albrecht *et al.* 2007; Tylianakis *et al.* 2010). Por otro lado, en ELP adyacentes a lotes no cultivados y rodeados por paisajes más heterogéneos el anidamiento y la robustez disminuirán, debido a la mayor cantidad de interacciones entre especialistas, mientras que la uniformidad y la selectividad de la red serán mayores.

La comprensión de la estructura y el funcionamiento de comunidades mediante el uso de redes ecológicas es un área en crecimiento que ha sido en parte impulsada con

el objetivo de entender el impacto de los disturbios o perturbaciones originadas por el hombre en la pérdida de la biodiversidad y servicios ecosistémicos (Memmott *et al.* 2010; Pocock *et al.* 2012; Evans *et al.* 2013). En este contexto, este capítulo explora en qué medida las redes planta-polinizador pueden ser utilizadas como una herramienta para valorar el grado de conservación del funcionamiento de las comunidades de los ELP de la región Pampeana.

Una red con mayor riqueza de interacciones, una estructura más anidada y mayor robustez a extinciones, poseerá mayor estabilidad a perturbaciones externas y fluctuaciones temporales (Tylianakis *et al.* 2010). Además, para los objetivos de la conservación, es preferible una red con una distribución homogénea de las interacciones entre especies, con alta uniformidad de interacciones y alta selectividad (Tylianakis *et al.* 2010; Burkle y Knight 2012; Soares *et al.* 2017), que permitiría conservar aquellas especies menos abundantes.

El objetivo en este capítulo fue (1) Describir la estructura de las redes de interacciones planta-polinizador (RPP) en los ELP; y (2) explorar si las RPP están condicionadas por las características puntuales y locales de los ELP (ancho, lote agrícola adyacente) y por la heterogeneidad del paisaje circundante.

3.1.6 Hipótesis y predicciones

H1 A escala puntual, el ancho de los ELP influye en la estructura de las RPP que albergan.

- P1.1 La riqueza de interacciones de las RPP se relacionará en forma positiva con el ancho del ELP.
- P1.2 El anidamiento de las RPP se relacionará en forma negativa con el ancho del ELP.
- P1.3 La uniformidad de interacciones de la RPP se relacionará en forma positiva con el ancho del ELP.
- P1.4 La robustez de las RPP ante la pérdida de especies de plantas y de visitantes florales se relacionará en forma negativa con el ancho del ELP.
- P1.5 La generalidad de visitantes florales (promedio del número de especies de visitantes que interactúan por especies de plantas) en las RPP se relacionará en forma negativa con el ancho del ELP.
- P1.6 La selectividad de las especies en las RPP se relacionará en forma positiva al ancho de los ELP.

H2 A escala local, la ocupación del lote adyacente a los ELP influye en la estructura de las RPP que albergan.

- P2.1. La riqueza de interacciones de las RPP será mayor en ELP adyacentes a campos no cultivados que a campos cultivados.
- P2.2. El anidamiento de las RPP será menor en ELP adyacentes a campos no cultivados que a campos cultivados.
- P2.3. La uniformidad de interacciones de las RPP será mayor en ELP adyacentes a campos no cultivados que a campos cultivados.

- P2.4. La robustez a la pérdida de especies de plantas y visitantes en las RPP será menor en ELP adyacentes a campos no cultivados que a campos cultivados.
 - P2.5. La generalidad de visitantes florales en las RPP será menor en ELP adyacentes a campos no cultivados que a campos cultivados.
 - P2.6. La selectividad de las especies en las RPP será mayor en ELP adyacentes a campos no cultivados que a campos cultivados.
- H3 A escala de paisaje, la estructura de las RPP que albergan los ELP es influenciada por la heterogeneidad del paisaje circundante.
- P3.1. La riqueza de interacciones de las RPP se relacionará en forma positiva con la heterogeneidad del paisaje circundante al ELP.
 - P3.2. El anidamiento de las RPP se relacionará en forma negativa con la heterogeneidad del paisaje circundante al ELP.
 - P3.3. La uniformidad de interacciones de las RPP se relacionará en forma positiva con la heterogeneidad del paisaje circundante al ELP.
 - P3.4. La robustez a la pérdida de especies de plantas y visitantes en las RPP se relacionará en forma negativa con la heterogeneidad del paisaje circundante al ELP.
 - P3.5. La generalidad de visitantes florales en las RPP se relacionará en forma negativa con la heterogeneidad del paisaje circundante al ELP.
 - P3.6. La selectividad de las especies en las RPP se relacionará en forma positiva con la heterogeneidad del paisaje circundante al ELP.

3.2 Metodología

Sitio de estudio. El trabajo de campo fue realizado en los mismos veinte sitios (ELP) mencionados en el capítulo anterior (sección 2.2, pág. 18), en el partido de Carlos Casares, provincia de Buenos Aires, en la región Pampeana de Argentina. Los muestreos se realizaron durante el pico de floración primavero-estival en dos temporadas consecutivas (2013-2014 y 2014-2015), totalizando 12 muestreos por sitio y seis por temporada. En cada muestreo se registraron las interacciones entre plantas con flor y sus visitantes y se construyeron las RPP para cada sitio y cada temporada, a partir de las cuales se calculó un conjunto de índices. Además se identificó la ocupación del lote adyacente a cada sitio (cultivado o no; para más detalle ver sección 2.2, pág. 20) y se calcularon índices de heterogeneidad de paisaje circundante. Luego fue evaluada la influencia de los atributos del ELP y del paisaje en la estructura de las RPP.

Interacciones planta-visitante floral. Se registraron todas las interacciones entre flores y visitantes mediante transectas irregulares de 40 minutos por sitio, caminando a un ritmo constante y tratando de abarcar todo el ancho del sitio (Westphal et al. 2008). Una visita fue considerada tal, cuando el visitante se comportaba de manera que fuese probable su contacto con estambres, estigmas, o ambos. La identificación de las morfo-

especies de plantas y visitantes que participaron de las interacciones se realizó de la misma manera que se especifica en el capítulo anterior (sección 2.2, pág. 19 y 20).

Redes planta-polinizador. Se construyó una RPP para cada sitio ($n=20$) y temporada (primera y segunda), totalizando 40 RPP, de acuerdo con la metodología de Memmott (1999). Para ello se construyó una matriz donde cada fila correspondió a una especie de planta, y cada columna a una morfo-especie de visitante floral. El valor de cada celda de la matriz representó la sumatoria de interacciones registradas entre el par de especies correspondiente, en un determinado sitio, en los seis muestreos de una misma temporada. Luego de conformar las redes se calcularon los siguientes índices: riqueza de interacciones (RI), anidamiento ($NODF^R$), uniformidad de interacciones (UI), robustez (R), generalidad (G^R) y selectividad de interacciones (H_2) (ver anexo III para una explicación detallada de cada índice).

Heterogeneidad del paisaje. A partir de circunferencias concéntricas de dos radios (200 y 500 m), se delimitaron áreas poligonales correspondientes a los distintos tipos de cobertura terrestre y se calcularon índices de diversidad de hábitat y de densidad de borde (para más detalle ver *heterogeneidad del paisaje* en sección 2.2, pág. 20 y 21).

Análisis estadístico

Se utilizaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) (Zuur et al. 2013) con cada una de las propiedades de la RPP como variables respuesta, el ancho de los ELP, la ocupación del lote adyacente (cultivado vs. no cultivado), la temporada de muestreo (2013-2014 y 2014-2015) y los índices de paisaje (diversidad de hábitats y densidad de bordes) como factores fijos, y el sitio de muestreo como factor aleatorio. Inicialmente, todas las variables fueron estandarizadas, se excluyeron del análisis aquellas que estuvieron correlacionadas, y se seleccionaron las variables más significativas para cada modelo, de manera idéntica a lo detallado en la metodología del capítulo 2 (sección 2.2, *análisis estadístico* pág. 21 y 22). Se consideró una estructura del error “binomial negativa” para la riqueza de interacciones (debido a la sobre-dispersión), y “normal” para las demás variables (anidamiento, uniformidad de interacciones, robustez, generalidad y selectividad de interacciones).

El análisis de las redes suele ser complejo ya que algunas propiedades pueden estar correlacionadas con el tamaño de la red (i.e. el número de especies que conforman la red; Dormann *et al.* 2009). Debido a esto, es importante explorar si existe un cambio en la estructura de la red, más allá de lo causado puramente por los cambios que puedan existir en su tamaño. Para ello, se comparó el valor observado de los índices, en los cuales el efecto del tamaño de la red pudo ser más relevante (Bascompte *et al.* 2006; Dormann *et al.* 2009; Tylianakis *et al.* 2010), con un valor de referencia provisto por un modelo nulo, donde las especies están asociadas aleatoriamente (Gotelli y Graves 1996). Existe una extensa discusión acerca del uso de modelos nulos, y de la dependencia de la estructura detectada en una comunidad de la utilización de un modelo nulo determinado (Cook y Quinn 1998; Fischer y Lindenmayer 2002; Vázquez y Aizen 2003; Vázquez y Aizen 2006; Ulrich y Gotelli 2007; Vázquez *et al.* 2007).

Para detectar colinealidad entre los índices y el tamaño de la red, se ejecutó un test de correlaciones múltiples pareadas con todos los parámetros, utilizando el método de Pearson. Como resultado del test, el anidamiento y la generalidad fueron las únicas propiedades correlacionadas parcialmente con el tamaño de la red (ver correlograma, anexo IV.A). Para “descontar” la influencia del tamaño de la red sobre estos índices, para cada red se construyó un modelo nulo con el algoritmo *Patefield* ($n=99$ iteraciones; (Patefield 1981). Luego se calcularon índices relativos, usando la fórmula: $N^R = (N - NR)/NR$ (Bascompte *et al.* 2003). La “ N^R ” corresponde a los valores relativos de las variables anidamiento ($NODF^R$) y generalidad (G^R) de la matriz real. El símbolo “ N ” corresponde a los valores del anidamiento y la generalidad en la matriz real, y “ NR ” al promedio de los valores calculados para cada red nula. Estos índices relativos de anidamiento y generalidad fueron utilizados como variable respuesta en los análisis. Todos los GLMM fueron validados siguiendo los procedimientos recomendados por Zuur *et al.* (2013).

Los análisis se realizaron con el programa estadístico R (R Development Core Team, 2013). Para la construcción de las redes y el cálculo de índices se utilizó el paquete “bipartite” versión 2.08 y la función “networklevel” (para anidamiento, uniformidad de interacciones, robustez y H_2). Para generar los modelos nulos se utilizó la función “nullmodel” con el método “r2dtable”. Para los GLMM se utilizó la función glmer y glmer.nb del paquete “lme4” versión 1.1-12 y para la selección de modelos se utilizó la función drop1 y anova del paquete “stats” versión 3.3.3. Además se utilizaron los paquetes “plotrix” versión 3.6-4 y “effects” versión 3.2-1 para la confección de los gráficos.

3.3 Resultados

En total, registramos 5446 interacciones entre 68 especies de plantas con flores y 252 morfo-especies de visitantes, en 160 h de muestreo. El promedio de interacciones para los 20 sitios fue de 272 (en un rango de 120 a 529 por sitio), entre 15 especies de plantas (desde 8 a 34 por sitio) y 43 especies de visitantes (desde 25 a 69 por sitio). El número total de interacciones en la primera temporada fue de 2752 (el 50,5% del total de las dos temporadas), en las cuales participaron 47 especies de plantas (69% del total) y 179 especies de visitantes (el 71% del total). En la segunda temporada observamos 2694 interacciones (49,5% del total de las dos temporadas), realizadas por 57 especies de plantas (84% del total) y 169 especies de visitantes (67% del total). La proporción de interacciones que se repitieron en ambas temporadas fue del 67%.

Las familias de plantas con mayor riqueza fueron Asteraceae (12 especies), Apiaceae y Verbenaceae (ambas con 7 especies). Las familias con mayor cantidad de visitas fueron Asteraceae (30,7% del total), Fabaceae (22,4%) y Apiaceae (17,9%). Además, las especies de plantas que más interacciones registraron fueron *Melilotus albus* Desr. (20% del total de las interacciones), *Hirschfeldia incana* (L.) Lagr.-Foss. (15%) y *Carduus acanthoides* L. (13%), todas especies exóticas. Con respecto a esto, la proporción de interacciones donde participaron especies exóticas correspondió al 70% del total.

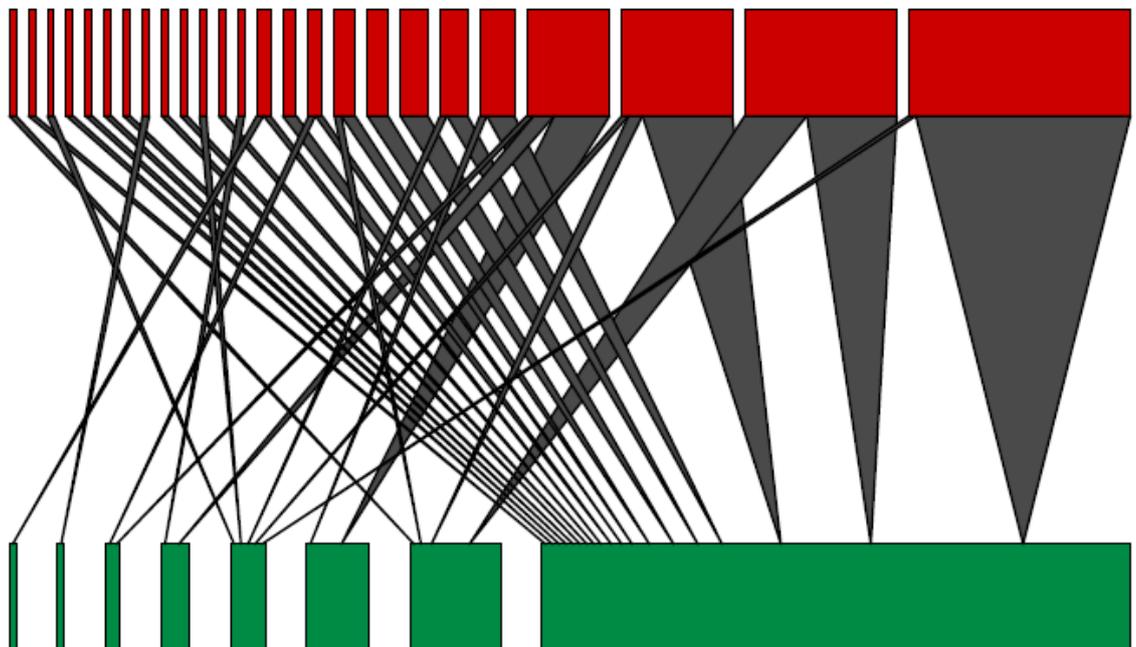
Todos los visitantes florales fueron insectos, a excepción de una sola visita realizada por el picaflor común (*Chlorostilbon lucidus* Shaw). Las familias de visitantes florales con mayor riqueza de especies fueron Apidae, Halictidae y Crabronidae, todas con 16 especies, mientras que aquellas con mayor proporción de visitas con respecto al total fueron Syrphidae (28%), seguido por Apidae (22,5%) y luego Halictidae (12%).

Las interacciones más frecuentes se dieron entre *M. albus* y *Apis mellifera* L. (10,6% de las interacciones), *C. acanthoides* y *A. mellifera* (7,3%), *H. incana* y *Palpada* spp. (grupo con al menos 3 morfo-especies, con el 3,6% de las interacciones), *H. incana* y *Lasioglossum* spp. (grupo con al menos 8 morfo-especies, con el 3,4%) y entre *M. albus* y *Palpada* spp. (3,2%). Todas estas especies de plantas son exóticas, al igual que *A. mellifera*, el visitante con mayor cantidad de interacciones.

Teniendo en cuenta las dos temporadas, las RPP con mayor riqueza de interacciones, más de 80, pertenecieron en general a los sitios de más de 6 m de ancho. Las redes de ELP con 6 m o menos, presentaron menos de 70 interacciones. El sitio con menor riqueza de interacciones (Fig. 3.2a) tuvo 6 m de ancho, presentó un total de 36 interacciones entre 8 especies de plantas y 28 de visitantes. El sitio con mayor riqueza de interacciones fue uno de los sitios de referencia de 40 m de ancho, con 147 interacciones entre 28 especies de plantas y 69 de visitantes (Fig. 3.2b).

3.3.1 Puesta a prueba de las hipótesis

3.2a)



3.2b)

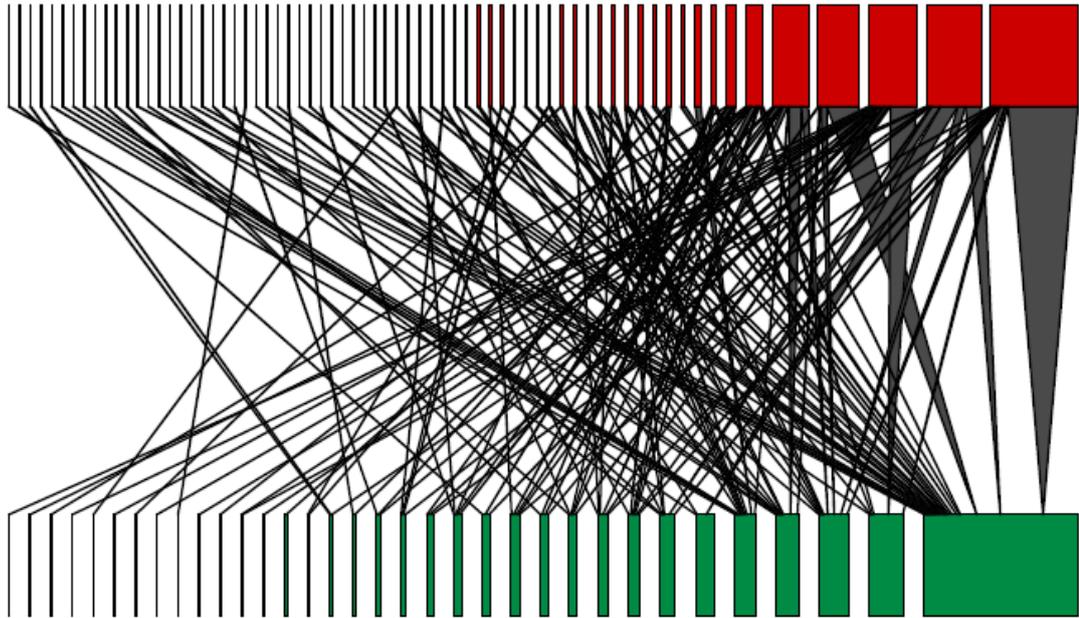


Figura 3.2. Redes planta polinizador con menor (a) y mayor (b) cantidad de interacciones. Los rectángulos inferiores representan las especies de plantas y los rectángulos superiores las especies de visitantes florales. Los enlaces entre las especies representan la cantidad de interacciones planta-visitante floral.

El ancho y la diversidad de hábitat a 500 m de los ELP fueron las únicas variables explicativas en las escalas puntual, local y de paisaje que se relacionaron significativamente con alguna de las propiedades de las redes de polinización (Cuadro 3.1). Además, la temporada de muestreo no tuvo un efecto significativo sobre ninguna de las propiedades consideradas (Cuadro 3.1).

Cuadro 3.1. Detalle de los GLMM seleccionados para cada una de las propiedades de las RPP, con los factores fijos (solo se incluyen los factores que quedaron seleccionados en el modelo final). Además, se muestra la estructura del error, el estimador, el error estándar (ES), el valor Z o t, y el valor P.

Modelo y distribución del error

M1	Riqueza de interacciones ~ Ancho	Binomial negativa			
Efectos fijos		Estimador	ES	Z	P
	Ordenada	3,6	0,06	55	<0,001

	Ancho	0,17	0,06	3	0,0095
M2	Anidamiento (corregido)~ Diversidad de hábitat a 200 m	Normal			
	Efectos fijos	Estimador	ES	T	P
	Ordenada	0,99	0,07	14	<0,001
	Diversidad de hábitat a 200 m	0,12	0,08	1,8	0,07
M3	Uniformidad de interacciones ~ Diversidad de hábitat a 500 m	Normal			
	Efectos fijos	Estimador	ES	T	P
	Ordenada	-0,64	0,04	-17	<0,001
	Diversidad de hábitat a 500 m	-0,11	0,04	-2,7	0,007
M4	Robustez plantas ~ Ocupación del lote adyacente	Normal			
	Efectos fijos	Estimador	ES	T	P
	Ordenada	-0,58	0,02	-30	<0,001
	Ocupación del lote adyacente	0,03	0,03	1,1	0,28
M5	Robustez visitantes ~ Temporada	Normal			
	Efectos fijos	Estimador	ES	t	P
	Ordenada	-0,34	0,03	-13	0,02
	Temporada	-0,02	0,02	-1,5	0,14
M6	Generalidad (corregida) ~ Ancho	Normal			
	Efectos fijos	Estimador	ES	t	P
	Ordenada	-0,92	0,14	-6,5	<0,001
	Ancho	0,26	0,12	2,11	0,03
M7	Selectividad ~ Temporada	Normal			
	Efectos fijos	Estimador	ES	t	P

Ordenada	-0,62	0,05	-11	<0,001
Temporada	-0,10	0,07	-1,4	0,15

En concordancia con la predicción (1.1), la riqueza de interacciones tuvo una relación positiva con el ancho de los ELP (Cuadro 3.1, Fig. 3.3), alcanzando un porcentaje del 85% de la riqueza máxima de interacciones (promedio de los sitios de referencia) a los 11 m de ancho. Contrariamente a lo que esperaba, la generalidad de los visitantes florales aumentó con el ancho de los ELP (predicción 1.5; Cuadro 3.1, Fig. 3.4). El anidamiento, la uniformidad de interacciones, la robustez a la pérdida de especies y la selectividad de la red (para más detalle ver anexo V con valores de índices en cada red) no fueron afectados por el ancho de los ELP (predicciones 1.2, 1.3, 1.4, 1.6). Además, a diferencia de lo que se esperaba, la ocupación del lote adyacente no influyó en ninguna de las propiedades de las redes (predicciones 2.1, 2.2, 2.3, 2.4, 2.5, 2.6; anexo V).

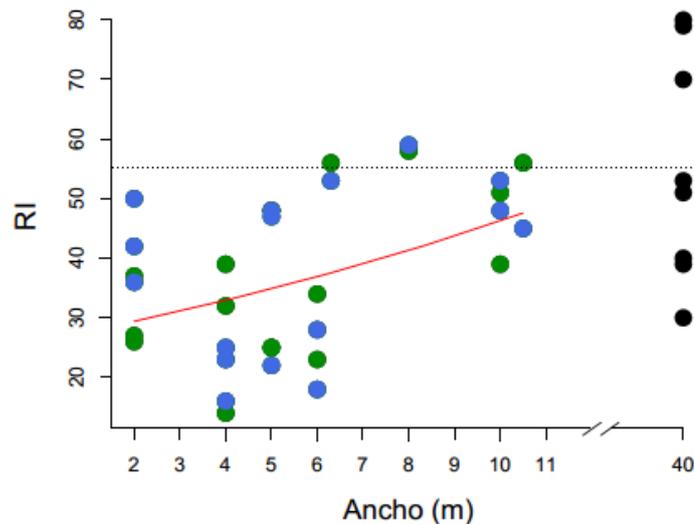


Figura 3.3. Riqueza de interacciones (RI) en relación al ancho de los ELP. Los puntos verdes y azules corresponden a los sitios muestreados del gradiente de anchos (2-11 m) en la primera y segunda temporada de muestreo, respectivamente. Los puntos negros son los sitios de referencia (40 m); la línea punteada indica el promedio de la riqueza de interacciones de estos sitios, y la línea roja indica el ajuste del modelo entre las variables.

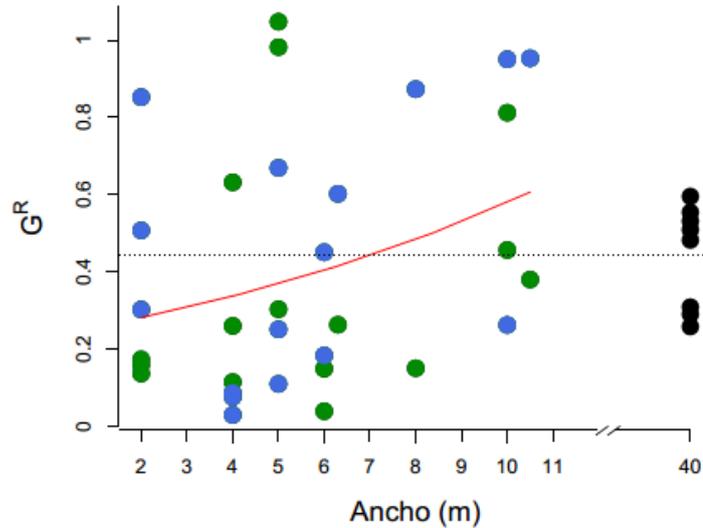


Figura 3.4. Generalidad de visitantes florales corregida por el tamaño de la red (G^R) en relación al ancho de los ELP. Los puntos verdes y azules corresponden a los sitios del gradiente de anchos (2-11 m) muestreados en la primera y segunda temporada, respectivamente. Los puntos negros son los sitios de referencia (40 m); la línea punteada indica el promedio de la generalidad de estos sitios, y la línea roja indica el ajuste del modelo entre las variables.

En oposición a lo que esperaba, la uniformidad de interacciones tuvo una relación negativa con el índice de diversidad de hábitat a 500 m de radio del ELP (predicción 3.3, Cuadro 3.1, Fig. 3.6). Las demás propiedades de las RPP no fueron afectadas por la heterogeneidad del paisaje circundante (predicciones 3.1, 3.2, 3.4, 3.5, 3.6; anexo V).

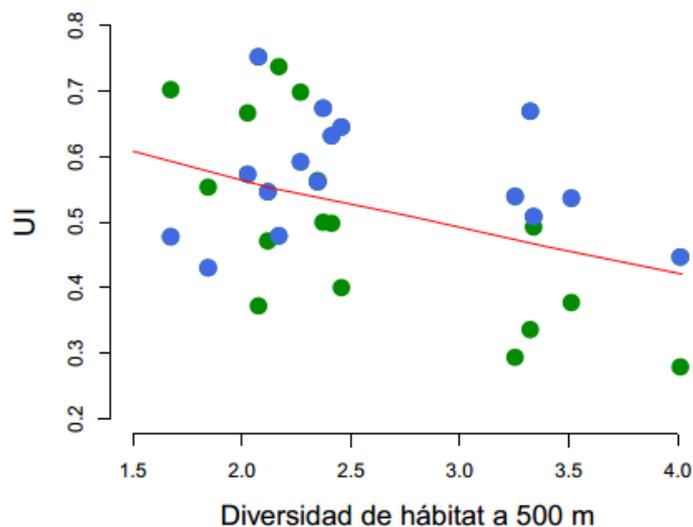


Figura 3.5. Uniformidad de interacciones (UI) de la red en relación al índice de diversidad de hábitat a 500 m de radio del ELP. Los puntos verdes y azules corresponden a los sitios muestreados del gradiente de anchos (2-11 m) en la primera y segunda temporada de muestreo, respectivamente. La línea roja indica el ajuste del modelo entre las variables.

3.4 Discusión

En este capítulo evalué la influencia de algunas características de los ELP y del paisaje circundante sobre la estructura de las redes de interacciones entre plantas y visitantes florales en la región Pampeana. Como esperaba, en una escala de observación puntual, la riqueza de interacciones fue mayor en ELP más anchos. Además, contrariamente a lo que esperaba, la generalidad de los visitantes florales aumentó en los ELP más anchos. En escala de paisaje, sólo la uniformidad de interacciones se relacionó significativamente con la heterogeneidad del paisaje, al disminuir con mayor diversidad de hábitat a 500 m. A diferencia de lo que esperaba, las demás propiedades de las redes no se relacionaron significativamente con ninguna de las variables explicativas en las escalas puntual, local y de paisaje. A continuación, se discutirán algunas de las interacciones más abundantes en toda la red, y luego los resultados más relevantes de la influencia de las características de los ELP y del paisaje en la estructura de la red, comenzando por los factores a escala puntual y local (ancho y lote adyacente), para continuar con los factores a escala de paisaje (heterogeneidad de hábitats). Esto permitió valorar la importancia de los ELP en la conservación de las interacciones entre las comunidades de plantas con flores entomófilas y sus visitantes dentro de un agroecosistema de la región Pampeana. Por último, presento algunas limitaciones y las principales conclusiones de este capítulo.

En las flores de sólo tres especies de plantas exóticas (*M. albus*, *H. incana* y *C. acanthoides*) se concentraron casi la mitad de las interacciones de todos los ELP. Con frecuencia, las especies exóticas son más adaptables a condiciones de disturbio, y sus flores son más atractivas para los visitantes debido a su amplio rango de dispersión y a su abundancia (Aizen *et al.* 2008). Asimismo, como en la mayor parte de los estudios en

agroecosistemas, *A. mellifera*, también exótica, fue el visitante más habitual (Garibaldi *et al.* 2014) con el 21% del total de las visitas, incluso superando a grupos de más de una especie como *Palpada* spp. o *Lasioglossum* spp. (15% y 11%, respectivamente).

En los ELP muy angostos, las interacciones fueron dominadas casi exclusivamente por especies de plantas exóticas muy atractivas para los polinizadores, como *M. albus*, *H. incana* y *C. acanthoides*. En cambio, en aquellas RPP en ELP con mayor ancho, además de estas especies exóticas, entre las especies de plantas que dominaron las interacciones encontramos algunas especies nativas, principalmente *Eryngium elegans* Cham., Schltdl, *Eryngium ebracteatum* Lam. y *Eupatorium* sp. Existen evidencias de la disminución en la proporción de la riqueza de plantas exóticas con el aumento del ancho en los ELP de esta región (Barreto 2017). Esta relación negativa es atribuida a la mayor invasión de especies exóticas en los ELP más angostos, debido al aumento del “efecto de borde”. Algunas especies nativas pueden integrarse a las redes ante la posible competencia entre las interacciones con las plantas exóticas (Memmott y Waser 2002). A pesar de ello, la dominancia de estas plantas exóticas en las redes puede reducir las interacciones entre especies nativas poco abundantes (Aizen *et al.* 2008).

3.4.1 Ancho del ELP

De los atributos considerados en este estudio en las escalas puntal, local y de paisaje, el ancho de los ELP fue la característica más influyente para incrementar la riqueza de interacciones y la generalidad de los visitantes. Otras propiedades, como el anidamiento, la uniformidad de interacciones, la robustez y la selectividad no se relacionaron con el ancho de los ELP (predicción 1.2, 1.3, 1.4 y 1.6).

La riqueza de interacciones aumentó con el ancho de los ELP, tal como esperaba (predicción 1.1). Este resultado coincide con los de Spencer and Warren (1996) y Sabatino *et al.* (2010). En este último trabajo, realizado en el sistema de sierras de la Pampa austral de Argentina, la riqueza de interacciones aumentó más rápidamente con el incremento del área de hábitat semi-natural que la riqueza de visitantes (pendientes de 0,08 y 0,04 en los GLMM, respectivamente). Algo similar se observó en este estudio, donde la riqueza de interacciones presentó una pendiente más pronunciada (0,06) que la riqueza de especies de visitantes (0,035, ver figura 2.8, capítulo 2), ante el aumento del ancho de los ELP. Estos resultados parecen indicar que el aumento de las interacciones en ELP más anchos está dado principalmente por la incorporación de nuevas especies de polinizadores al sistema.

El incremento de la riqueza de interacciones en ELP más anchos, puede deberse al aumento del grado de generalización de la dieta (Burkle y Knight 2012) como consecuencia de una mayor abundancia de flores y de polinizadores (Fort *et al.* 2016). Debido a esto, el aumento del número de enlaces en este estudio, puede suponer una mayor generalidad de las especies involucradas (Tylianakis *et al.* 2010). Aunque, en general, las especies más comunes y “súper-generalistas”, proveen mayor abundancia de flores y proporción del servicio de polinización en agroecosistemas (Kleijn *et al.* 2015; Rader *et al.* 2016), el aumento de la riqueza de interacciones en ELP más anchos puede provenir de especies raras o poco abundantes. Estas últimas especies, denominadas “periféricas”, interactúan con menos especies y pueden tener poco impacto en la

estructura de la red (Dupont y Olesen 2009). Sin embargo, las especies “periféricas” pueden proporcionar recursos o servicios importantes para determinadas especies, por ejemplo, funcionando como soporte provisorio para el servicio de polinización (Soliveres *et al.* 2016).

A diferencia de lo que esperaba (predicción 1.5), a medida que los ELP fueron más anchos, la generalidad de los visitantes florales fue mayor. Esto revela que, aunque la riqueza de interacciones haya sido más alta en los ELP más anchos, la mayor parte de los visitantes son generalistas. Estos visitantes interactuaron principalmente con plantas exóticas que presentan altos niveles de generalización (*M. albus*, *C. acanthoides* y *H. incana*), independientemente del ancho de los ELP, haciéndolas menos susceptibles a la pérdida de cualquier especie polinizadora en particular (Traveset *et al.* 2013). Según Memmott and Waser (2002) y Bascompte and Jordano (2007) la mayoría de los insectos que visitan a plantas exóticas son extremadamente generalistas. Además, en ELP más anchos, los visitantes participaron en interacciones con especies generalistas nativas (*E. elegans*, *E. ebracteatum* y *Eupatorium sp.*). Por lo tanto, el aumento de la generalidad, podría ser causado principalmente por el aumento de la abundancia de unidades florales en los ELP más anchos (Fort *et al.* 2016).

A diferencia de lo esperado, en las redes que albergan los ELP, el ancho no influyó sobre el anidamiento de la red. Con respecto a la relación entre el ancho (o tamaño del parche) y el anidamiento, encontramos resultados discrepantes en la bibliografía. En algunos estudios el anidamiento fue menor en áreas mayores, resultando en mayores interacciones entre especialistas (Burkle y Knight 2012). De manera similar, se reportó un menor anidamiento de las redes de islas pequeñas (Sugiura 2010). Sin embargo, otros trabajos coinciden con mis resultados al señalar que la reducción de la calidad ambiental (mayor degradación y perturbaciones externas en el ambiente) no modifica el anidamiento (Vilà *et al.* 2009; Devoto *et al.* 2012; Nielsen y Totland 2014). Este efecto nulo sobre el anidamiento puede deberse a que la pérdida de interacciones es compensada por aumentos en la abundancia de especies, especialmente de especies generalistas (Soares *et al.* 2017).

Aunque es probable que los ELP más angostos presenten menos interacciones especializadas, las especies altamente generalistas, con muchas flores y muy atractivas para los polinizadores, presentes en casi todos los ELP estarían concentrando las interacciones en ellas (Chittka y Schürkens 2001). Esto podría estar enmascarando el cambio en el anidamiento en los ELP más anchos, por una visita dependiente de la densidad. En general, las interacciones entre generalistas son más resistentes a la reducción de hábitats y ocurren en fragmentos o ELP de todos los tamaños (Aizen *et al.* 2012), proveyendo de estabilidad y resistencia a la red entera. En cambio, las interacciones entre especialistas, aunque en baja frecuencia, podrían estar restringidas a hábitats continuos o fragmentos más grandes, y persisten en los paisajes fragmentados debido a las interacciones con los generalistas.

A diferencia de lo esperado, tampoco encontré relación alguna entre el ancho de los ELP y la uniformidad de interacciones. Las repuestas de la uniformidad de interacciones al aumento del área de los fragmentos son dispares; en algunos estudios aumenta (Sabatino *et al.* 2010) y en otros, como obtuve aquí, no presenta relación (Traveset *et al.* 2016). En áreas abiertas rocosas dentro de un bosque de los EE UU, la amplitud de la dieta de los insectos polinizadores disminuyó con el área, y la proporción

de polinizadores especialistas fue mayor en las áreas más grandes (Burkle y Knight 2012). La oportunidad de interactuar con otras especies poco abundantes o “periféricas” es menor a medida que disminuye el hábitat y el tamaño de las poblaciones (Vásquez y Aizen 2003). Por lo tanto, a pesar del aumento de la riqueza en los ELP más anchos, posiblemente la uniformidad de interacciones en todos los ELP es originada por las especies más comunes, o generalistas.

Tampoco encontré ninguna relación entre el ancho de los ELP con la selectividad de la red. Esto sugiere que las especies que estuvieron presentes en ELP más angostos, se comportaron de manera similar a aquellas en ELP más anchos. A diferencia de este estudio, Stephens and Krebs (1986) y Fontaine *et al.* (2008) indican que la selectividad para redes tróficas aumenta con el área de hábitats favorables. En cambio, en áreas abiertas rocosas la selectividad de cinco de los polinizadores más generalistas disminuyó en parches más pequeños (Burkle y Knight 2012). De manera similar, en un estudio realizado en agroecosistemas de la región Pampeana, se encontró una disminución de la selectividad de la red con la mayor intensidad del uso de la tierra (Marrero *et al.* 2014). Estos estudios sugieren que la disminución de la selectividad pudo deberse al aumento de las especies generalistas y de la abundancia de plantas exóticas, en aquellos fragmentos con áreas mayores y elevada intensidad de uso de la tierra, respectivamente.

3.4.2 Ocupación del lote adyacente al ELP

Contrariamente a lo que esperaba, las propiedades de la redes no tuvieron ninguna relación con la ocupación del lote lindante (predicciones 2.1, 2.2., 2.3, 2.4, 2.5 y 2.6). No encontré trabajos donde se discuta el efecto del manejo del lote aledaño a los ELP sobre la estructura de la red de interacciones que estos albergan. Se ha reportado, sin embargo, una disminución de la diversidad de especies en ELP lindantes a lotes con reducida actividad agrícola (Mercer *et al.* 1999; Wehling y Diekmann 2008; Closset-Kopp *et al.* 2016), a diferencia de la nula relación que obtuve aquí con las interacciones. Debido a que ninguna de las propiedades de las redes difiere con el tipo de lote adyacente, los conectores principales o especies “súper-generalistas” (Tylianakis *et al.* 2010), la mayoría exóticos, se encuentran dominando las interacciones en todos los ELP, independientemente del tipo de ocupación del lote vecino, y parecen ser muy resistentes a los disturbios (Scardina 2012).

3.4.3 Heterogeneidad del paisaje circundante al ELP

La uniformidad de interacciones disminuyó ante el aumento de la diversidad de hábitats, lo que contradice la predicción 3.3. Esto indica que la mayoría de las interacciones poco abundantes, en las que participan especies raras o “periféricas” (Lichtenberg *et al.* 2017), se encontrarían en ELP con mayor diversidad de hábitats a 500 m. Además, debido a la presencia de pocas interacciones fuertes en ELP con baja diversidad de hábitats, la estabilidad de las redes en estos ELP y su resistencia a perturbaciones externas podrían ser mayores (McCann *et al.* 1998; Tylianakis *et al.* 2008).

Al igual que en este trabajo, Spiesman e Inouye (2013) tampoco observaron relaciones significativas del anidamiento con la pérdida de hábitat en el paisaje, dentro de una zona boscosa. En otro estudio, realizado en agroecosistemas de sabanas en Brasil (Cerrado), el anidamiento y la riqueza de interacciones en las redes estuvieron relacionados positivamente con la heterogeneidad del paisaje a 250 y 500 m (Moreira *et al.* 2015), debido al aumento en la cantidad de hábitat para nidificación y forrajeo para los polinizadores. Los resultados de este último estudio con respecto a esta tesis, pueden deberse a que fue realizado en un paisaje más heterogéneo. Moreira *et al.* (2015) observaron que la diversidad de hábitats en el paisaje a 250 y 500 m tiende a disminuir cuando la proporción de agricultura es mayor al 40%, afectando así las interacciones. Esto probablemente explique mis resultados, ya que en el área de estudio la proporción de agricultura promedio fue de 55% a 200 m de los ELP y mayor al 60% a 500 m.

La riqueza de interacciones, la robustez a la pérdida de especies, la generalidad y la selectividad no tuvieron ninguna relación con la heterogeneidad del paisaje circundante. Las RPP son frecuentemente robustas a la pérdida de diversidad de hábitat en agroecosistemas (Evans *et al.* 2013). Esta robustez se debe a la homogeneidad en la composición de especies de plantas entre unidades de paisaje y a las pocas interacciones únicas, aún con variaciones entre hábitats en la intensidad de manejo y en el régimen de disturbio. Por lo tanto, la degradación del paisaje induce a una homogeneización de las interacciones planta-polinizador (Nielsen y Totland 2014). Esta homogeneización desdibuja los límites entre los hábitats cuando se considera todo el contexto del paisaje, ya que algunas plantas como *C. acanthoides*, *M. albus* y *H. incana* están presentes en la mayor parte de los ELP, independientemente de la variación del paisaje (Evans *et al.* 2013). Estas especies ocultaron los posibles cambios en la estructura de la red al presentar una importancia desproporcionada en las interacciones de la red (48% del total) (Aizen *et al.* 2008).

3.4.4 Conclusiones

Mis resultados sugieren que el sistema planta-visitante floral en un paisaje característico de la Pampa interior se presenta como robusto y relativamente estable a las perturbaciones del hábitat (debido a la similar composición de especies y a las pocas interacciones únicas en todos los ELP), dadas las características de los ELP y el paisaje circundante. Además de la gran generalización de las interacciones, la adaptación histórica a eventos graves de perturbación podría hacer que las RPP sean especialmente resistentes a los disturbios (Nielsen y Totland 2014). Los polinizadores más abundantes en los agroecosistemas suelen ser aquellos más resistentes a los cambios en el uso de la tierra y a los disturbios antrópicos (Kleijn *et al.* 2015). Sin embargo, además de conservar la diversidad de interacciones que estas especies proveen para el mantenimiento del servicio de polinización, deberíamos preservar la diversidad de especies que interactúan, entre las cuales aquellas que son nativas y poco abundantes son prioritarias por sí mismas. Incluso si tenemos en cuenta que las especies que interactúan pueden reaccionar de diferentes maneras a los disturbios externos, ya que algunas pueden beneficiarse y otras perjudicarse (Bohan *et al.* 2013), las especies

“localmente raras” o poco abundantes, podrían ser importantes para la provisión de la polinización en el futuro.

Aunque la heterogeneidad de paisaje ha tenido poco impacto en las interacciones plantas-visitantes, ya que los recursos necesarios para los polinizadores parecerían estar disponibles en la mayoría de los ELP, la utilización de un número limitado de sitios de muestreo y escalas pequeñas del paisaje indicaría que este punto requiere más atención en el futuro. Además, como la riqueza y el establecimiento de especies exóticas generalistas en los ELP puede estar influenciada por factores como el tipo y nivel de disturbio, el manejo local y otros aspectos históricos (Aizen *et al.* 2008; Closset-Kopp *et al.* 2016), la estructura de las RPP también puede verse influenciada por estos factores, si bien en este estudio no se consideraron.

Debido a que las redes de sistemas templados tienen una gran variación estacional (Alarcón *et al.* 2008; Petanidou *et al.* 2008), es probable que la caracterización de la estructura de las redes en comunidades planta-polinizador esté incompleta. Aquí, solo trabajé en las estaciones donde tienen lugar la mayor parte de interacciones (primavera-verano). Sin embargo, en la región muestreada las redes pueden llegar a ser todavía más complejas, estando activas todo el año (Basilio *et al.* 2006). Además, aunque no consideré otras interacciones inter-específicas, como la competencia o la depredación, su inclusión puede ser decisiva para comprender la influencia de las características de los ELP y el paisaje de los agroecosistemas sobre la estructura de las redes (Okuyama y Holland 2008).

Debido a que las decisiones de manejo pueden beneficiar o perjudicar a grupos particulares de plantas o polinizadores, son necesarias medidas que contemplen múltiples objetivos (Sutter *et al.* 2017). Para ello, la incorporación del análisis de redes ecológicas a diferentes escalas de observación es una línea promisoría de investigación, revelando cambios en la estructura y el funcionamiento de la comunidad, como resultado de las diferentes características a escala local y del paisaje circundante en los ELP del agroecosistema. Continuando con el funcionamiento de la comunidad de plantas y polinizadores, en el capítulo siguiente evalué el rol de los ELP como facilitadores de la polinización, con especial foco en la calidad y cantidad del servicio de polinización que proveen.

CAPÍTULO 4

Los elementos lineales del paisaje como facilitadores del servicio de polinización

4.1 Introducción

4.1.1 Fragmentación del paisaje y servicio de polinización en agroecosistemas

A nivel global, la fragmentación del hábitat es el impacto más elemental asociado a la conversión de los paisajes silvestres, lo que genera patrones de parches naturales y semi-naturales de distintos tamaños y formas. El avance de la fragmentación tiende a provocar el aislamiento espacial de estos parches, lo que limita el movimiento de individuos y propágulos entre las comunidades silvestres y reduce el tamaño de algunas poblaciones (Peterson *et al.* 2008). Estas poblaciones pequeñas y aisladas geográficamente, presentan mayor probabilidad de extinción local y bajas tasas de inmigración (MacArthur y Wilson 1967). También son más susceptibles a sufrir depresión por endogamia, niveles altos de erosión genética, bajo éxito reproductivo y ruptura de los patrones de flujo génico, lo que amenaza la persistencia de la población en el largo plazo (Oostermeijer *et al.* 1994; Young *et al.* 1996; Kéry *et al.* 2000; Van Rossum *et al.* 2002; Matthies *et al.* 2004; Leimu *et al.* 2006; Van Geert *et al.* 2008).

La fragmentación del hábitat, junto con la intensificación del uso de la tierra, no sólo afecta la diversidad y abundancia de plantas y animales, sino también a los servicios ecosistémicos que estos proveen, como la polinización (Jennersten 1988; Cunningham 2000). El servicio de polinización está asociado a la actividad de los polinizadores y al flujo de polen. Las visitas de los polinizadores permiten el desplazamiento del polen conoespecífico de un individuo hacia otro, lo que incrementa la cantidad total de polen conoespecífico depositado en los estigmas de las flores y mejora la calidad del servicio de polinización (NRC 2007).

Estudios previos del flujo de polen utilizaron partículas de polvo fluorescente como sucedáneo de los granos de polen (Rademaker y De Jong 1998; Adler y Irwin 2006; Van Geert *et al.* 2010; Van Rossum *et al.* 2011; Klaus *et al.* 2015). En estos estudios, la medición del flujo de polen se llevó a cabo calculando la proporción de individuos o de estigmas que presentaban depósito de partículas fluorescentes, y a través de la categorización de las abundancias de partículas en los estigmas. Según este método, la proporción de individuos que muestran depósito de polvo fluorescente puede ser considerado como un indicador de la calidad del servicio de polinización (Van Geert *et al.* 2010; Van Rossum *et al.* 2011). En este capítulo se utilizó como medida de la calidad del servicio de polinización en los ELP al número de visitas que recibe un individuo durante cierto tiempo, al número de granos de polen conoespecífico depositados por estigma y a la presencia de partículas fluorescentes análogas a los granos de polen conoespecíficos en los estigmas.

4.1.2 Elementos lineales del paisaje como “corredores” o facilitadores del servicio de polinización

Los corredores son fragmentos lineales que conectan parches con características similares, promoviendo la “conectividad”, definida como “*la relación funcional entre los parches de hábitat, debido al contacto espacial y a la respuesta de movimiento de los organismos a la estructura del paisaje*” (With *et al.* 1997). Los ELP son capaces de desempeñar funciones atribuibles a los corredores, ya que pueden facilitar el movimiento de polinizadores y polen en paisajes fragmentados. Esto se basa en que, además de proveer refugio, los ELP pueden funcionar como facilitadores del movimiento de individuos y diásporas, mitigando los efectos negativos de la fragmentación y la pérdida de poblaciones (Vermeulen y Opdam 1995; Tikka *et al.* 2001; Aavik *et al.* 2008; Van Geert *et al.* 2010; Cranmer *et al.* 2012).

La actividad de los polinizadores en el paisaje es esencial para promover el transporte de polen. La fragmentación puede afectar a las poblaciones de polinizadores, tanto silvestres como domesticados, a través del aislamiento y la limitación de su movimiento entre parches de hábitat en el paisaje (Baguette *et al.* 2000; Hanski y Ovaskainen 2000; Brooker y Brooker 2002). Esto puede generar cambios en la riqueza y abundancia local, y en el comportamiento de forrajeo de los polinizadores (Schulke y Waser 2001). Como consecuencia de esto, las flores de plantas silvestres pueden recibir pequeñas cantidades de polen (Cunningham 2000) o polen de baja calidad (Severns 2003). También puede verse afectado el flujo de polen entre poblaciones aisladas de plantas, y en último término su éxito reproductivo (Aizen y Feinsinger 1994; Foley *et al.* 2005; Tschardtke *et al.* 2005; Rands y Whitney 2011). Además, en el caso de algunos cultivos, esto se traduciría en disminuciones en la cantidad o calidad del rendimiento (Bartomeus *et al.* 2014a; Garibaldi *et al.* 2014; Petersen y Nault 2014).

Dentro de ambientes naturales, debido a su carácter lineal y alta relación borde-área, los ELP pueden no proveer de hábitats relevantes para muchas poblaciones locales de especies (O’Farrell y Milton 2006), o presentar efectos negativos en ellas (Brown *et al.* 2006). En cambio, en los ambientes manejados intensamente, como los agroecosistemas, los ELP pueden ser beneficiosos para la conservación de la biodiversidad y los procesos ecológicos, jugando un rol crucial como facilitadores del movimiento (Tikka *et al.* 2001; Le Viol *et al.* 2008; Penone *et al.* 2012; Redon (de) *et al.* 2015). La matriz agrícola que los rodea y la carretera en el caso de las banquinas, suelen actuar como barrera para este movimiento, debido a la deriva de agro-químicos y disturbios mecánicos que pueden causar potenciales efectos negativos en las especies (Wojcik y Buchmann 2012).

Considerando sólo aquellos atributos referidos a la reproducción sexual asistida por los polinizadores, las especies de plantas con polinización anemófila, autogamia, y propagación vegetativa pueden no depender de los ELP para sobrevivir en el agroecosistemas. En cambio, las plantas alógamas obligadas polinizadas por animales, las que son proclives a expresar depresión por endogamia ante la limitación del polen alógamo (Oostermeijer *et al.* 1994; Young *et al.* 1996), verán muy disminuidas sus poblaciones fuera de los ELP (Steffan-Dewenter y Tschardtke 1999; Steffan-Dewenter y Westphal 2008). Por esto, el mantenimiento o restauración del flujo de polen puede considerarse un factor crítico para mantener poblaciones viables de plantas y sus polinizadores en agroecosistemas. Los ELP son claves para la actividad de los polinizadores en los paisajes agrícolas (Herzon y Helenius 2008), y mejoran la transferencia de polen entre las poblaciones (Zulian *et al.* 2013). A pesar de esto, la

importancia de los ELP en la calidad y cantidad del servicio de polinización es desconocida para muchos sistemas.

4.1.3 Características de los ELP que pueden afectar al servicio de polinización

Como se mencionó en el capítulo 2 (sección 2.1.2), distintos atributos de los ELP y del paisaje agrícola, que además actúan simultáneamente en diferentes escalas, pueden afectar tanto a la diversidad de plantas y polinizadores, como a la actividad de esos polinizadores y al flujo de polen. El ancho del parche parecería funcionar como el principal determinante de la diversidad de especies en los ELP. En este contexto, los parches más grandes son preferibles para la conservación ya que proporcionan un doble beneficio como hábitat y facilitadores del movimiento. Sin embargo, aquellos ELP alargados y angostos, como los bordes de lotes agrícolas (Dover y Sparks 2000) y las banquinas (Ries *et al.* 2001) pueden proporcionar beneficios al mejorar la conectividad en paisajes fragmentados (Haddad y Tewksbury 2005). Por lo tanto, en términos de beneficiar la actividad de los polinizadores y el flujo de polen, ambos tipos de ELP pueden ser beneficiosos (Rosenberg *et al.* 1995).

Los ELP más anchos y con mayor diversidad de flores silvestres son fuente importante de recursos para los polinizadores (Rands y Whitney 2011). Un ELP con alta calidad de hábitat, es decir, con abundantes recursos florales para alimentación y con oportunidades de nidificación, podría aumentar el atractivo de los polinizadores para forrajear en ellos, incrementar su visita y movimientos a través de la matriz, y por lo tanto facilitar la dispersión de polen (Öckinger y Smith 2008; Jauker *et al.* 2009; Van Rossum y Triest 2012; Van Geert *et al.* 2014). En general, estos ambientes, usualmente asociados con una alta disponibilidad de recursos florales, son dominados por especies de plantas anuales (Tognetti *et al.* 2010), adaptadas a ambientes con un elevado grado de disturbio.

Los ELP son importantes fuentes de propágulos, a partir de las cuales los polinizadores se dispersan y contribuyen a mayores densidades y riqueza de especies en la zona agrícola adyacente (Duelli y Obrist 2003; Öckinger y Smith 2007), a pesar de las modificaciones por deriva de agro-químicos y disturbios mecánicos que en ella tienen lugar. Sin embargo, estas perturbaciones en el hábitat adyacente, pueden influenciar también la calidad del hábitat de los ELP (Kleijn y Verbeek 2000), actuando indirectamente en la actividad de los polinizadores y el flujo de polen. Por lo tanto, la cantidad de visitas de polinizadores y el flujo de polen que estos transportan, es esperable que sea mayor dentro de los ELP que en los lotes adyacentes. Además, debido a los diferentes tipos y frecuencias de disturbios, el tipo de ocupación de los lotes lindantes a los ELP puede influir en el servicio de polinización.

El movimiento y distribución de los polinizadores en un paisaje agrícola también depende en gran medida de los recursos específicos que requiera un taxón determinado y de la calidad de la matriz agrícola (Jauker *et al.* 2009). La estructura del paisaje donde se encuentran las plantas y sus polinizadores también puede influenciar a las poblaciones locales presentes en los ELP (Garibaldi *et al.* 2011b; Scheper *et al.* 2013). Un paisaje más heterogéneo, como resultado de diferentes tipos de hábitats y con una trama de elementos lineales más densa, puede facilitar el movimiento de polinizadores y

el flujo de polen. En este sentido, el aumento de la diversidad de hábitat en el paisaje puede provocar mayor frecuencia de visitas en los cultivos y mayores rendimientos, por ejemplo en calabaza (Petersen y Nault 2014) y trigo sarraceno (Taki *et al.* 2010). Además, si el paisaje posee una mayor red de elementos lineales conectados entre sí, estos pueden contribuir a la actividad de los polinizadores y a la dispersión biótica del polen (Jonsen y Fahrig 1997; Weibull *et al.* 2000; Schneider y Fry 2001; Van Geert *et al.* 2010), beneficiando al servicio de polinización (Weibull *et al.* 2003; Fahrig *et al.* 2011). Sin embargo, otros estudios han reportado que los patrones del paisaje tienen poco efecto en la frecuencia de visitas de los polinizadores (Winfrey *et al.* 2007b; Ricketts *et al.* 2008).

La mayor parte de la evidencia de los efectos del paisaje sobre el servicio de polinización proviene principalmente de Europa Occidental. Allí, los agroecosistemas están formados por campos relativamente pequeños, con hileras de árboles y cercos como elementos lineales principales, y áreas urbanas entremezcladas con zonas rurales. En cambio, gran parte de las áreas rurales de la región Pampeana (exceptuando la Pampa Deprimida) presentan un mosaico de cultivos homogéneo de grandes extensiones y escasos ELP entre los lotes. Debido a que muchos procesos biológicos son específicos de cada agroecosistema, a la hora de promover la utilización y el manejo de los ELP para preservar la biodiversidad y los servicios ecosistémicos asociados, es imprescindible apoyarse en investigación realizada localmente. Sin embargo, hasta el momento el conocimiento disponible para los sistemas agrícolas de la región Pampeana es insuficiente (Medan *et al.* 2011).

Si bien el flujo de polen entre las plantas entomófilas más cercanas entre sí dentro de los ELP puede ser mayor que entre aquellas más aisladas, el flujo de polen entre individuos ampliamente separados también puede mantenerse dependiendo de la capacidad de vuelo de los polinizadores (Ghazoul 2005). A pesar de estas evidencias, los experimentos naturales en ELP, con los potenciales factores ambientales a los que se ve expuesto normalmente el servicio de polinización, son escasos en la bibliografía (Van Geert *et al.* 2010; Van Geert *et al.* 2014; Klaus *et al.* 2015) y ausentes para la región Pampeana. Por esto son necesarios estudios que exploren el rol de los ELP en condiciones reales de campo.

En los capítulos anteriores de esta tesis, analizo las comunidades de plantas y polinizadores de los ELP con un enfoque estructural (diversidad de plantas y polinizadores, capítulo 2) y un enfoque funcional (redes de interacciones planta-polinizador, capítulo 3). Con el objetivo de complementar estos enfoques, en este capítulo estudio el servicio de polinización en los ELP y su relación con los patrones de la diversidad de interacciones en especies de plantas individuales a varias escalas. Determino si los ELP pueden funcionar como facilitadores del flujo de polen a través de un paisaje agrícola. Además, busco identificar las características de los ELP y del paisaje circundante que condicionan el servicio de polinización (medido como el número de visitas, el número de granos de polen conoespecífico por estigma y la cantidad de jardines con presencia de polvo fluorescente) disponible en ellos. Esto se llevó adelante en el contexto de un experimento de campo consistente en jardines construidos *ad hoc* y dispuestos dentro de los ELP.

4.1.4 Hipótesis y predicciones

- H1 Las características de los ELP a escala puntual de observación (ancho, riqueza de plantas, abundancia de flores) influyen en el servicio de polinización disponible para las plantas.
- P1.1 El número de visitantes florales disponible para las plantas en un ELP se relacionará en forma positiva con el ancho del mismo.
 - P1.2 El número de granos de polen conespecífico depositados por estigma en las plantas dentro de un ELP se relacionará en forma positiva con el ancho del mismo.
 - P1.3 La proporción de jardines con partículas de polvo fluorescentes conespecíficas dentro de un ELP se relacionará en forma positiva con el ancho del mismo.
 - P1.4 El número de visitantes florales disponible para las plantas se relacionará en forma positiva con la riqueza de plantas y abundancia de flores entomófilas del ELP.
 - P1.5 El número de granos de polen conespecífico depositados por estigma en las plantas se relacionará en forma positiva con la riqueza de plantas y abundancia de flores entomófilas del ELP.
 - P1.6 La proporción de jardines con partículas de polvo fluorescentes conespecíficas se relacionará en forma positiva con la riqueza de plantas y abundancia de flores entomófilas del ELP.
- H2 El servicio de polinización que recibe una especie de planta zoófila a escala local de observación, dependerá del ambiente en el que se encuentran (ELP o lote agrícola) y de la ocupación del lote adyacente.
- P2.1. El servicio de polinización en plantas dentro de la matriz agrícola será menor al disponible en el ELP.
 - P2.2. El número de visitantes florales disponible para las plantas en un ELP será mayor en ELP adyacentes a campos no cultivados.
 - P2.3. El número de granos de polen conespecífico depositados por estigma en las plantas dentro de un ELP será mayor en ELP aledaños a campos no cultivados.
 - P2.4. La proporción de jardines con partículas de polvo fluorescentes conespecíficas dentro de un ELP será mayor en ELP adyacentes a campos no cultivados.
- H3 La heterogeneidad del paisaje circundante afectará al servicio de polinización disponible para las plantas en un ELP.
- P3.1. El número de visitantes florales disponible para las plantas en un ELP se relacionará en forma positiva con la heterogeneidad del paisaje circundante al ELP.

- P3.2. El número de granos de polen conespecífico depositados por estigma en las plantas dentro de un ELP se relacionará en forma positiva con la heterogeneidad del paisaje circundante al ELP.
- P3.3. La proporción de jardines con partículas de polvo fluorescentes conespecíficas dentro de un ELP se relacionará en forma positiva con la heterogeneidad del paisaje circundante al ELP.

H4 Los ELP facilitarán la transferencia de polen conespecífico.

- P4.1. El número de jardines con partículas de polvo fluorescentes conespecíficas dentro del ELP será menor a mayor distancia hacia la fuente de polen.

4.2 Metodología

El trabajo de campo fue realizado en el partido de Carlos Casares, provincia de Buenos Aires, en los mismos veinte sitios (ELP) mencionados en el segundo y tercer capítulo de esta tesis (sección 2.2, pág. 18). En cada sitio se midió el servicio de polinización (número de visitas, transporte de polen conespecífico y polvo fluorescente) en pequeños jardines experimentales, dentro de distintos ambientes (lotes agrícolas y ELP) y en distintos puntos a lo largo del ELP. Con estos datos se evaluó la influencia de los rasgos del ELP y del paisaje en el servicio de polinización que reciben dos especies de plantas.

Diseño experimental

Se utilizaron cinco jardines experimentales (5 jardines x 20 ELP x 2 temporadas = 200 jardines en total), cada uno con dos especies de plantas: *Hirschfeldia incana* (L.) Lagr.-Foss y *Lobularia maritima* (L.) Desv. La elección de las especies se debió a la factibilidad en el experimento a campo (las plantas poseen cuidados sencillos y son fáciles de trasladar y cuidar), a que ambas especies presentan muchas flores y visitantes y a que son de sencilla manipulación para el agregado y observación del polvo fluorescente. Las plantas de *H. incana* fueron cortadas en las cercanías en el momento y colocadas en floreros. Las plantas de *L. maritima* estuvieron situadas en macetas provenientes de un vivero, debido a que no se existen poblaciones silvestres en los ELP. Cuatro de esos jardines se dispusieron a lo largo del ELP (banquina), uno cada 30 m. Al primero de estos jardines, orientado siempre en la misma dirección y denominado jardín fuente ("F"), se le agregó polvo fluorescente en las anteras de las flores. Además, un quinto jardín se colocó en el lote adyacente, ubicado a 30 m del jardín fuente (Fig. 4.1).

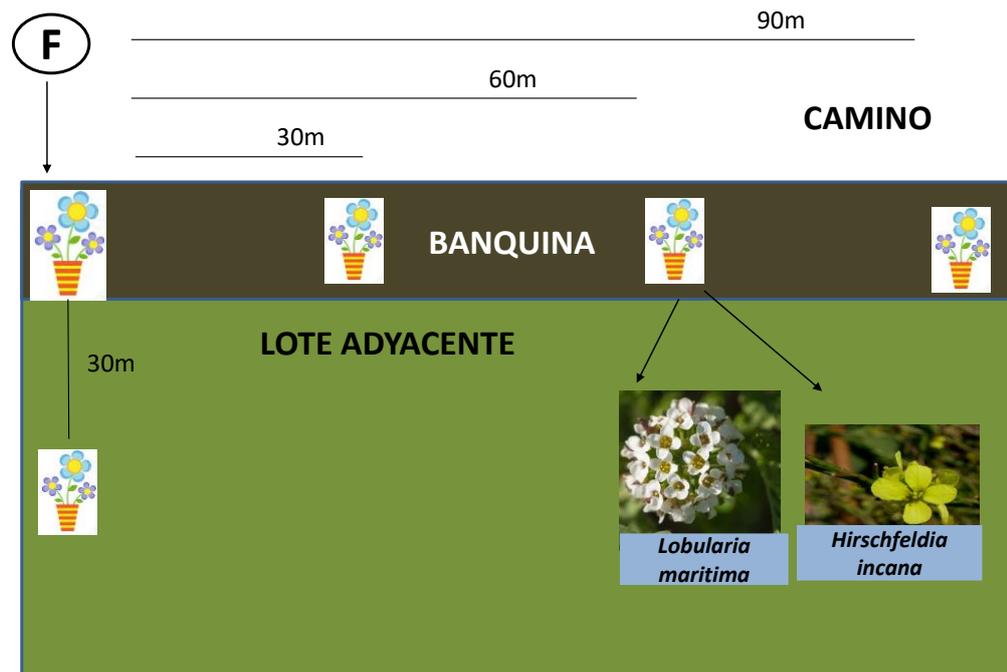


Figura 4.1 Diseño de una unidad experimental consistente en un elemento lineal del paisaje (banquina) y cinco jardines, formado por 2 especies: *H. incana* y *L. maritima*. El jardín “F” es la fuente de polvo fluorescente. Los demás jardines (receptores de polvo fluorescente) de la matriz difieren en su distancia a la población fuente y por su ubicación, dentro o fuera del ELP. Las distancias están en metros.

En cada sitio se midió el servicio de polinización como el número de visitas (por flor y por tiempo), número de granos de polen conespecífico y proporción de jardines con polvo fluorescente por estigma. Los muestreos se realizaron en dos veranos consecutivos (2015 y 2016). Para registrar el número de visitas se efectuaron en total 400 censos (5 jardines x 2 repeticiones x 20 ELP x 2 temporadas) de 10 min cada uno. Para el conteo de los granos de polen conespecífico y partículas de polvo fluorescente por estigma, se colectaron 2 estigmas por cada especie y por jardín, en cada uno de los veinte ELP y en ambas temporadas (2 estigmas por jardín x 2 especies x 5 jardines x 20 ELP x 2 temporadas= 800 estigmas). La elección del número de estigmas por jardín se debió a que en esta tesis no se evaluó la cantidad de polvo fluorescente por estigma, sino la presencia o ausencia de fluorescencia. Además, en cada sitio se registró la riqueza de plantas con flor y la abundancia de flores en cada temporada. También se identificó la ocupación del lote adyacente a cada sitio (cultivado o no; para más detalle ver sección 2.2, pág. 20) y se calcularon índices de heterogeneidad de paisaje circundante.

Especies experimentales

Hirschfeldia incana pertenece a la familia de las Brassicaceae. Es una hierba anual o bienal de 30 a 120 cm de emergencia otoñal y primaveral; vegeta y florece

prácticamente todo el año (INTA, 2017). Sus flores son hermafroditas, con pétalos amarillos. Esta especie es nativa del centro y oeste de Asia, partes de Europa y el norte de África. Es considerada una maleza moderadamente invasiva en muchos lugares del mundo como en los Estados Unidos y Argentina (CABI, 2017). En Argentina, se asocia su crecimiento con ambientes abiertos y disturbados como bordes de caminos, pasturas, vías de ferrocarriles y suelos ricos (Marzoca 1976), siendo una de las malezas más importantes en los cultivos anuales de la región (Heap, 2015). Aunque *H. incana* es, por sus flores protogínicas, una especie xenógama obligada, puede a veces auto-fertilizarse (Lee *et al.* 2004). Es una especie muy generalista ya que las flores son visitadas por una gran cantidad de insectos, principalmente por abejas (Roubik 1995).

Lobularia maritima también pertenece a la familia de las Brassicaceae. Es una hierba perenne de 10 a 30 cm de altura. Las flores son hermafroditas, con pétalos de color blanco. Esta especie es nativa de Europa y se encuentra en gran parte del mundo, ya que es cultivada como ornamental y con frecuencia es sub-espontánea. La especie presenta un alto grado de auto-compatibilidad (Gómez 2000). Es visitada principalmente por dípteros y hormigas, además de algunos himenópteros y coleópteros, que se alimentan principalmente de néctar (Gómez 2000).

Medición del número de visitas (por flor y por tiempo). Se registraron las visitas a las flores de cada jardín por medio de censos de 10 min. Además, se contaron el número de flores expuestas por especie y por jardín. Una visita fue considerada tal cuando el visitante se comportaba de manera que fuera posible su contacto con estambres, estigmas, o ambos. De ser posible los visitantes se identificaron en vuelo; de lo contrario se colectaron e identificaron en laboratorio al menor nivel taxonómico posible, agrupándolos en grupos de morfo-especies cuando no pudieron ser identificados al nivel de especie (para más detalle, ver sección 2.2, pág. 19 y 20).

Estimación de la dispersión del polen. El flujo de polen en los ELP se estimó por dos métodos: el conteo de granos de polen conespecífico depositado sobre los estigmas (aunque también podría haber polen autogámico) y la presencia de partículas de polvo fluorescente en los estigmas. Estas últimas se utilizaron como sucedáneo de los granos de polen (Waser y Price 1982; Van Geert *et al.* 2010). Este método posee como ventaja su sencillez, velocidad de muestreo y bajo costo, comparado con otros como el marcado de polen con radioisótopos o con metales pesados, si bien estos últimos son más precisos (Waser y Price 1982). El polvo fluorescente fue aplicado en los estambres de dos flores de la población fuente mediante un pincel de punta fina. Se utilizó un color distinto para cada especie. Luego de 24 horas de la colocación del polvo fluorescente, se cosecharon dos estigmas de flores abiertas de cada especie por jardín y se colocaron en cajitas de plástico con plastilina (Fig. 4.2a) para ser llevadas al laboratorio.

En el laboratorio se realizaron preparados de estigmas según la técnica de Zarlavsky (2014). Para ello, los estigmas fueron macerados durante 24 h en una gota de NaOH 10%. Luego se añadieron unas gotas de gel de fucsina y fueron aplastados levemente con un cubreobjetos. El conteo de granos de polen conespecífico se realizó bajo un microscopio óptico a 200X de aumento (Fig. 4.2b). Los mismos preparados fueron observados en microscopio de epifluorescencia para determinar la presencia de polvo fluorescente de los dos colores utilizados (Dafni *et al.* 2005) (Fig. 4.2c). No se

cuantificó el número de partículas de polvo fluorescente debido a que estas se adhieren entre sí por su reducido tamaño (Kearns y Inouye 1993; Van Geert *et al.* 2014), lo que dificulta su conteo. Por lo tanto, aquí sólo se registró la presencia o ausencia de polvo en los estigmas de cada jardín.

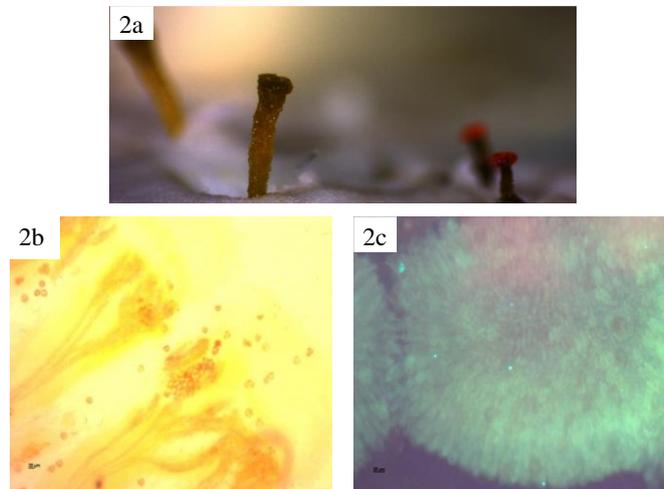


Figura 4.2 (a) Estigmas de *H. incana* y *L. maritima* en plastilina dentro de cajas de plástico. (b) Preparados vistos en microscopio óptico donde se observan el polen y (c) el polvo fluorescente en los estigmas.

Riqueza de plantas y abundancia de unidades florales. El muestreo de la riqueza de plantas zoófilas y la abundancia de unidades florales fue realizado en ocho oportunidades (seis en la primera temporada y dos en la segunda). Para ello, en cada sitio, se lanzó diez veces (cada 10 m) un marco de 0.5 x 0.5 m en el que se estimó la riqueza de plantas zoófilas y se contó el número de unidades florales (para más detalle, ver sección 2.2, pág. 19). La abundancia de unidades florales se calculó como el promedio por sitio y por temporada.

Heterogeneidad del paisaje. A partir de circunferencias concéntricas de dos radios (200 y 500 m), se delimitaron áreas poligonales correspondientes a los distintos tipos de cobertura terrestre y se calcularon índices de diversidad de hábitat y de densidad de borde (para más detalle ver *heterogeneidad del paisaje* en sección 2.2, pág. 20 y 21).

Análisis estadístico

Para determinar cómo las características puntuales, locales y del paisaje afectaron a la cantidad y calidad del servicio de polinización en *H. incana* y *L. marítima* en los ELP, se construyeron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM). Para el número de visitas se utilizó la abundancia de visitantes florales como variables respuesta, la especie (*H. incana* y *L. maritima*), la temporada de muestreo (2015 y

2016), el ancho del ELP, la ubicación del jardín (lote agrícola o ELP), la ocupación del lote adyacente (cultivado vs. no cultivado), la riqueza de plantas y la abundancia de flores en el ELP y los índices de paisaje como factores fijos, y la identidad de cada sitio (número de sitio) como factor aleatorio. Se incluyó en los modelos el número de flores observadas en cada jardín y el tiempo de observación como variables “offset” (Reitan y Nielsen 2016). Además, para comparar entre sí las dos especies de los jardines, se estimó la frecuencia de visitas como: [(número de visitantes / flores abiertas en el jardín)/tiempo de observación] (Vázquez *et al.* 2005), aunque esta variable no fue utilizada en los GLMM.

Para el análisis de la transferencia de polen, se utilizó el número de granos de polen conespecífico y la proporción de jardines con polvo fluorescente como variables respuesta, mientras que los factores fijos y aleatorios fueron los mismos que en el análisis anterior. Además, tanto para los granos de polen como para la presencia de polvo fluorescente, se incluyó el número de estigmas considerados como variable “offset”.

Inicialmente, todas las variables fueron estandarizadas, se eliminaron las variables que estuvieron correlacionadas (anexo VI) y se seleccionaron las más importantes para cada modelo de manera idéntica a lo detallado en la metodología del capítulo 2 (para más detalle ver *análisis estadístico*, sección 2.2, pág. 21 y 22). Se utilizó la estructura del error “Binomial negativa” para el GLMM de la cantidad de visitas, y “Gamma” para el número de granos de polen en los estigmas (Marrero *et al.* 2014). Para la proporción de jardines con polvo fluorescente se utilizó la estructura del error “Binomial”. Para las primeras dos variables respuesta se eliminaron aquellas observaciones que constituyeron puntos influyentes, con residuales muy altos (Zuur *et al.* 2009), representando el 0,02% del total de las observaciones (valores mayores a las 2 visitas.flor⁻¹.hora⁻¹; y aquellos estigmas donde no se encontró polen o con más de 800 granos de polen). Para todos los modelos, los supuestos fueron validados con los procedimientos gráficos recomendados por Zuur *et al.* (2013).

Los análisis se realizaron con el programa de estadística R (R Development Core Team, 2013). Para los GLMM se utilizó la función `glmer` y `glmer.nb` del paquete “lme4” versión 1.1-12 y para la selección de modelos se utilizó la función `drop1` y `anova` del paquete “stats” versión 3.3.3, y la función “vif” adaptada del paquete “rms” versión 5.1-1. Además, para la confección de los gráficos, se utilizó el paquete “visreg” versión 2.5-0 y “RCurl” versión 1.95-4.10.

4.3 Resultados

En total fueron registradas 535 visitas a los jardines realizadas por 41 morfo-especies de insectos, en 67 horas totales de observación (anexo VII). En *H. incana* se identificaron 31 morfo-especies de visitantes, con una frecuencia de $1 \cdot 10^{-3}$ visitantes*flor*h. En *L. maritima* la frecuencia de visitas por flor fue menor ($9 \cdot 10^{-4}$ visitantes*flor*h) que en *H. incana*. Ambas especies poseen mayor frecuencia de visitas en comparación con la soja, un cultivo menos atractivo para los polinizadores y predominante en los lotes adyacentes a los ELP estudiados, con $5,8 \cdot 10^{-4}$ visitantes*flor*h en la Pampa Interior (Asmervik 2017) y $6 \cdot 10^{-4}$ visitantes*flor*h en el

Chaco Serrano (Monasterolo *et al.* 2015). El visitante más abundante en *H. incana* fue *Allograpta* sp. con el 25% de las visitas totales, seguido por *Agromyzidae* sp. con el 18%, y *Dialictus* spp. (grupo con al menos 8 morfo-especies) con el 11%. En *L. marítima*, el visitante más abundante fue *Agromyzidae* sp. con el 73% de las visitas, seguido por al menos tres morfo-especies de la familia Formicidae con el 14% del total de visitas (anexo VII).

En cuanto al polen, fueron contabilizados 117.523 granos de polen conoespecífico en 615 estigmas, con un promedio de 259 y 105 granos por estigma en *H. incana* y en *L. marítima*, respectivamente. La cantidad de polen fue similar entre el ELP y el lote agrícola correspondiendo al 54% y 46%, respectivamente.

Además, en 154 jardines receptores de polen evaluados (exceptuando a los jardines fuente y 6 jardines cuyas plantas se secaron por el sol o fueron comidas por langostas), fue registrada la presencia de polvo fluorescente sobre 475 estigmas en 125 jardines, en 74 plantas de *H. incana* y 51 de *L. marítima*. En *H. incana*, el 54% de los jardines con presencia de polvo fluorescente se observó a 30 m de distancia de la población fuente, con el 28% en el lote agrícola y el 26% en el ELP. A 60 m y 90 m del jardín fuente, el 27% y el 19% de los jardines respectivamente, presentaron polvo fluorescente. En *L. marítima*, el 55% de los jardines con polvo fluorescente se observó a 30 m de distancia de la población fuente, con el 31% en el lote agrícola y 24% en la banquina. El 27% y el 18% de los jardines con *L. marítima* presentaron polvo fluorescente a 60 m y 90 m del jardín fuente, respectivamente. Con respecto a la ubicación, un 45% y un 53% de los jardines dentro del ELP y del lote agrícola adyacente, respectivamente, presentaron polvo fluorescente.

4.3.1 Puesta a prueba de las hipótesis

Para estimar la relación de la calidad del servicio de polinización (cantidad de visitas por flor y por hora, cantidad de granos de polen por estigmas y proporción de jardines con polvo fluorescente conoespecífico) con las variables explicativas a escala puntual, local y de paisaje se construyeron tres GLMM, uno por cada variable respuesta (Cuadro 4.1). La variable especie fue significativamente influyente para el número de visitas y el número de granos de polen (Cuadro 4.1, M1 y M2). La temporada de muestreo fue influyente solo para el número de visitas, siendo este efecto mayor en la primera temporada (Cuadro 4.1, M1).

Cuadro 4.1 Detalle de los GLMM seleccionados para cada una de las variables del servicio de polinización, con los factores fijos (solo se incluyen los factores que quedaron seleccionados en el modelo final). Además, se muestra la estructura del error, el estimador, el error estándar (ES), el valor Z y el valor P.

Modelo y distribución del error

M1	Número de visitas (* flor * tiempo) ~ Temporada + Ancho + Ubicación * Riqueza de plantas + Especie * Abundancia de unidades florales	Binomial negativa
----	--	-------------------

Efectos fijos	Estimador	ES	Z	P
Ordenada	-5,24	0,17	-31	<0,0001
Temporada	-0,63	0,23	-2,7	0,006
Ancho	0,22	0,08	2,6	0,01
Ubicación	0,004	0,18	0,03	0,98
Riqueza de plantas	-0,18	0,11	-1,6	0,10
Especie	-0,50	0,14	-3,6	0,0003
Abundancia de flores	-0,003	0,13	-0,3	0,98
Ubicación* Riqueza de plantas	0,34	0,17	2,01	0,04
Especie * Abundancia de flores	0,30	0,15	2,04	0,04

M2 Granos de Polen (* estigma) ~ Abundancia de flores + Especie * Riqueza de plantas + Especie * Lote adyacente+ Riqueza de plantas * Lote adyacente

Gamma

Efectos fijos	Estimador	ES	t	P
Ordenada	4,27	0,08	56	<0,0001
Abundancia de flores	-0,14	0,05	-2,6	0,01
Especie	-1,00	0,11	-9,4	<0,0001
Riqueza de plantas	0,02	0,07	0,3	0,76
Lote adyacente	-0,10	0,12	-0,9	0,39
Especie*Riqueza de plantas	-0,18	0,08	-2,1	0,03
Especie*Lote adyacente	0,52	0,16	3,0	0,002
Riqueza de plantas * Lote adyacente	0,21	0,09	2,2	0,03

M3 Jardines con polvo fluorescente (* estigma) ~ Abundancia de flores * Ubicación

Binomial

Efectos fijos	Estimador	ES	Z	P
----------------------	------------------	-----------	----------	----------

Ordenada	-1,90	0,20	-9,7	<0,0001
Abundancia de flores	0,06	0,18	0,3	0,75
Ubicación	0,30	0,35	0,9	0,39
Abundancia de flores * Ubicación	-1,09	0,41	-2,6	0,009

Como esperaba (predicción 1.1), el ancho de los ELP tuvo una relación positiva con la abundancia de visitas (Fig. 4.3). A diferencia de que esperaba (predicciones 1.2 y 1.3), tanto la cantidad de granos de polen como de jardines con polvo fluorescente, no tuvieron relación con el ancho de los ELP. En concordancia con la predicción 1.4, el número de visitas dentro del lote agrícola aledaño fue mayor cuando aumentó la riqueza de plantas en el ELP, aunque en los jardines presentes dentro del ELP la relación fue inversa, pero no significativa (Cuadro 4.1, Fig. 4.4). Además, como esperaba (predicción 1.4), el número de visitas aumentó con la abundancia de unidades florales en los ELP, pero sólo en los jardines de *L. marítima* (Fig. 4.5).

A diferencia de lo predicho (1.5), el número de granos de polen en los estigmas fue menor cuando se incrementó la abundancia de unidades florales en los ELP (Cuadro 4.1, Fig. 4.6). Contrariamente a lo que esperaba (predicción 1.6), el número de jardines con polvo fluorescente disminuyó con mayor abundancia de unidades florales en los ELP, aunque solo en el lote agrícola (Cuadro 4.1, Fig. 4.7). Además, a diferencia de la predicción (predicción 1.5), el número de granos de polen conoespecíficos de *L. marítima* disminuyó con mayor riqueza de plantas en el ELP (Cuadro 4.1, Fig. 4.8).

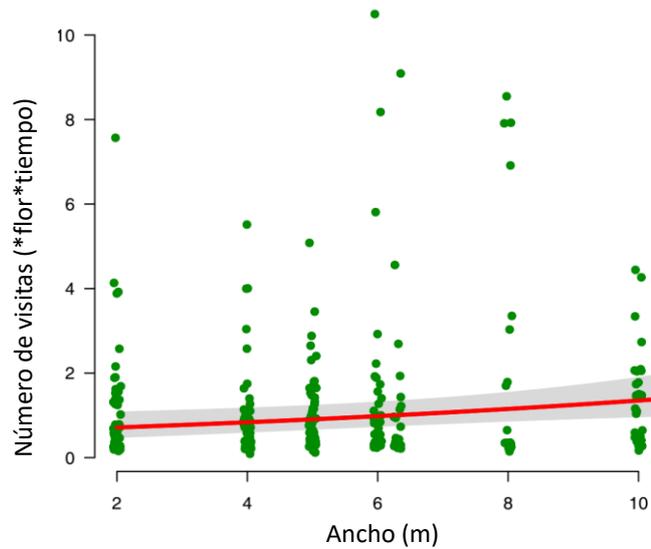


Figura 4.3 Valores residuales parciales del modelo con el número de visitantes florales (por flor y por tiempo) en relación al ancho de los ELP. La línea continua indica el ajuste del modelo entre las variables. Las líneas grises a cada lado representan el intervalo de confianza del 95%.

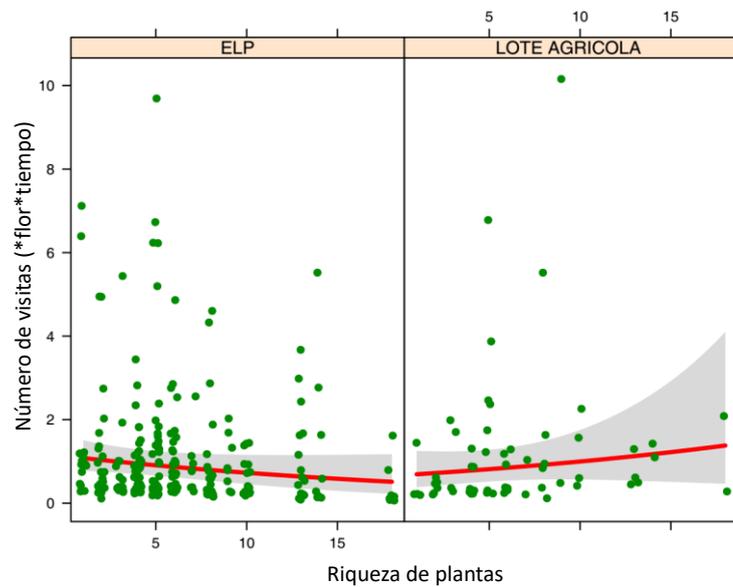


Figura 4.4 Valores residuales parciales del modelo con el número de visitantes florales (por flor y por tiempo) en los jardines del ELP (izquierda, no significativo) y del lote agrícola adyacente (derecha) en relación a la riqueza de plantas. Las líneas continuas indican el ajuste del modelo entre las variables. Las líneas grises a cada lado representan el intervalo de confianza del 95%.

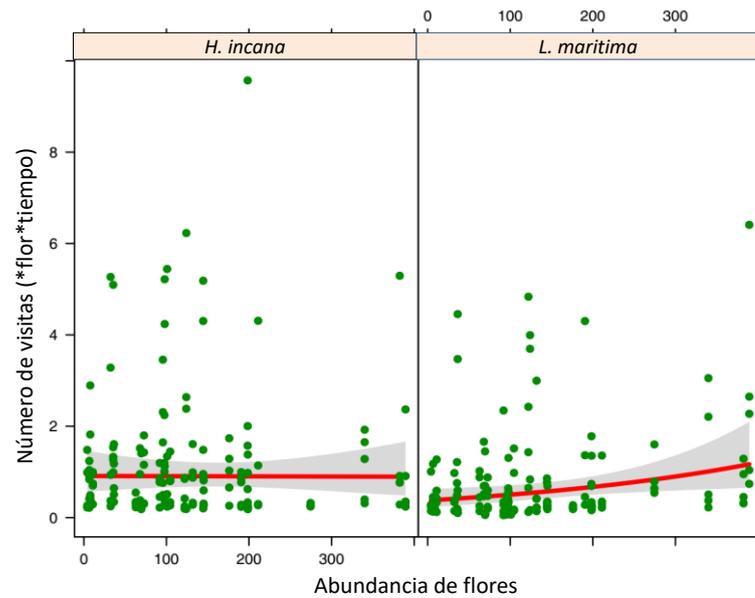


Figura 4.5 Valores residuales parciales del modelo con el número de visitantes florales (por flor y por tiempo) en los jardines de *H. incana* (izquierda) y *L. maritima* (derecha) en relación a la abundancia de unidades florales. Las líneas continuas indican el ajuste del modelo entre las variables. Las líneas grises a cada lado representan el intervalo de confianza del 95%.

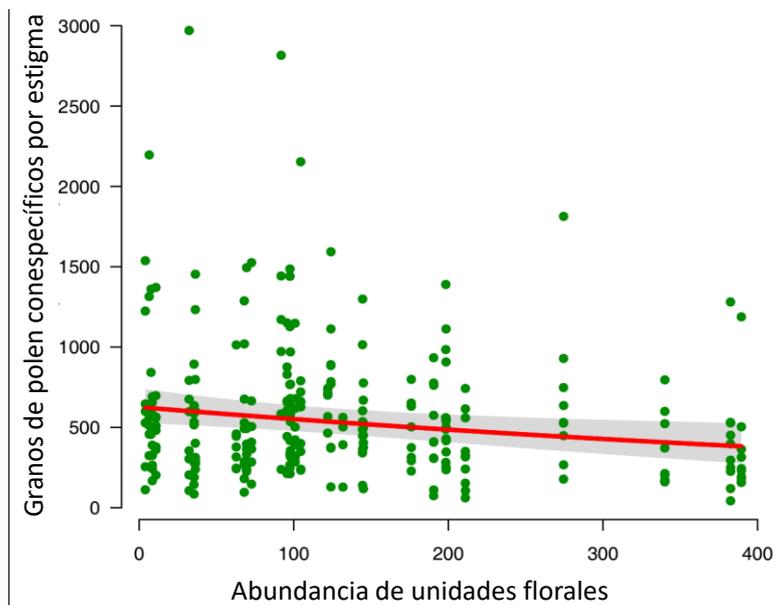


Figura 4.6 Valores residuales parciales del modelo con el número de granos de polen conespecíficos depositados por estigmas con relación a la abundancia de unidades florales. La línea continua indica el ajuste del modelo entre las variables. Las líneas grises a cada lado representan el intervalo de confianza del 95%.

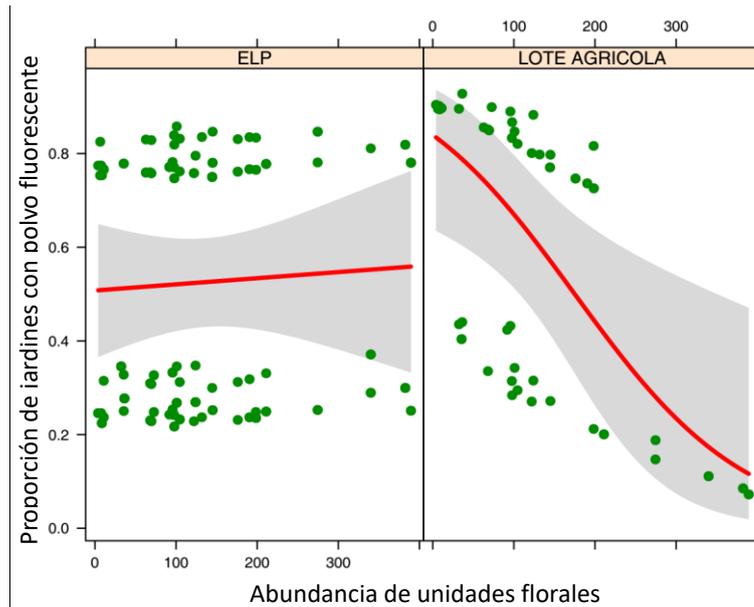


Figura 4.7 Valores residuales parciales del modelo con la proporción de jardines con polvo fluorescente dentro del ELP (izquierda) y del lote agrícola adyacente (derecha) en relación a la abundancia de unidades florales. Las líneas continuas indican el ajuste del modelo entre las variables. Las líneas grises a cada lado representan el intervalo de confianza del 95%.

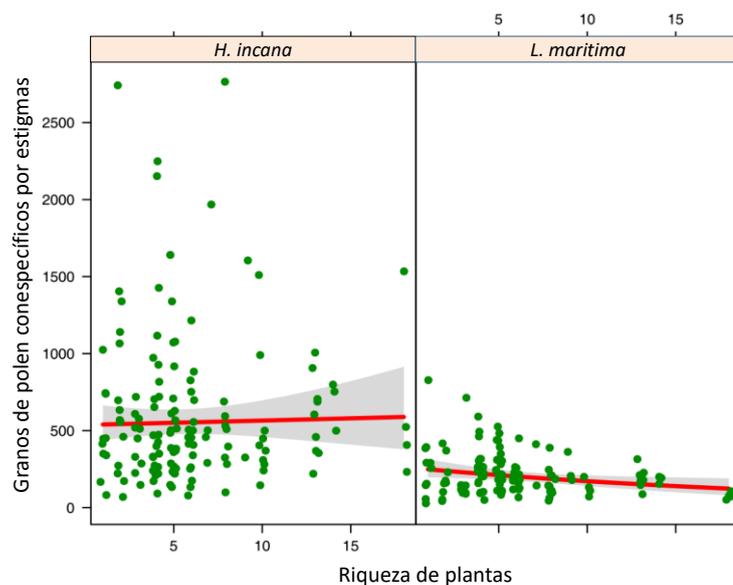


Figura 4.8 Valores residuales parciales del modelo con el número de granos de polen conespecíficos depositados por estigmas en función de la riqueza de plantas en los ELP. Izquierda: *Hirschfeldia incana*. Derecha: *L. maritima*. Las líneas continuas indican el ajuste del modelo entre las variables. Las líneas grises a cada lado representan el intervalo de confianza del 95%.

A escala local, contrariamente a lo que esperaba (predicción 2.1), las variables que midieron la cantidad y calidad del servicio de polinización, no presentaron valores desiguales entre los jardines ubicados dentro del ELP y aquellos dentro del lote agrícola. Sin embargo, el número de visitas y la proporción de jardines con polvo fluorescente en ambas ubicaciones fueron influenciados por la riqueza de plantas y abundancia de flores en los ELP (Cuadro 4.1), según se detalló en el párrafo anterior (Figs. 4.4 y Fig. 4.7).

En cuanto a la ocupación del lote adyacente, su efecto resultó significativo como esperaba (predicción 2.3) para el número de granos de polen conespecífico en *L. maritima*, siendo mayor en jardines dentro de los ELP lindantes a lotes no cultivados (Cuadro 4.1, Fig. 4.9). Además, cuando el lote adyacente al ELP no estuvo cultivado, con el aumento en la riqueza de plantas hubo mayor cantidad de granos de polen por estigma en los jardines (Cuadro 4.1, Fig. 4.10). El número de visitas y la proporción de jardines con polvo fluorescente, no fueron diferentes entre ELP adyacentes a lotes cultivados o no cultivados, contrariamente a lo que esperaba (predicciones 2.2 y 2.4).

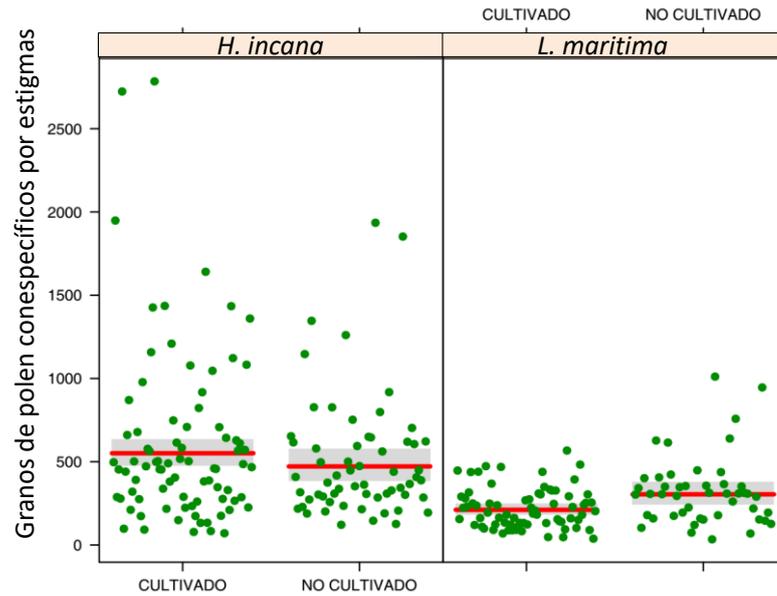


Figura 4.9 Valores residuales parciales del modelo con el número de granos de polen conespecífico por estigma en *H. incana* (izquierda) y *L. maritima* (derecha) con relación a la ocupación del lote adyacente a los ELP (lotes cultivados o no cultivados). Las líneas continuas indican el ajuste del modelo entre las variables. Las líneas grises a cada lado representan el intervalo de confianza del 95%.

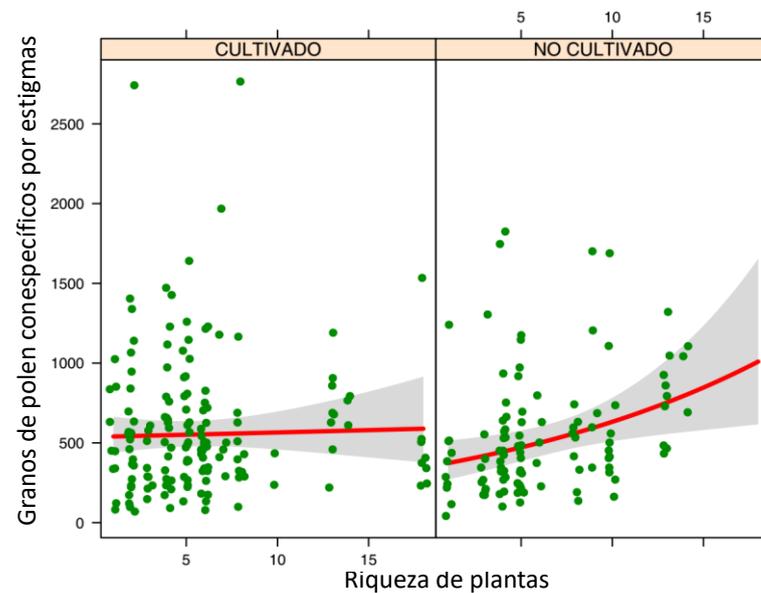


Figura 4.10 Valores residuales parciales del modelo con el número de granos de polen conespecífico por estigma en relación a la riqueza de plantas en los ELP. Izquierda: ELP adyacentes a lotes cultivados. Derecha: ELP adyacentes a lotes no cultivados. Las líneas continuas indican el ajuste del modelo entre las variables. Las líneas grises a cada lado representan el intervalo de confianza del 95%.

A escala de paisaje, contrariamente a lo esperado (predicciones 3.1, 3.2 y 3.3), ninguna de las variables utilizadas para medir calidad y cantidad del servicio de polinización fue afectada por la heterogeneidad del paisaje circundante. Por último, la proporción de jardines con polvo fluorescente a 90 m de la población fuente fue menor (18%), que la proporción de los dos jardines a 30 m (54% para ELP y lote adyacente) y a 60 m (27%). Sin embargo, a diferencia de lo que esperaba (predicción 4.1), la distancia a la fuente de polen no resultó incluida como significativa en ningún modelo.

4.4 Discusión

En este capítulo evalúe el potencial de los ELP para mantener y facilitar el flujo de polen mediado por insectos a través del paisaje, en un área de la región Pampeana. Consideré la influencia de múltiples características de los ELP a varias escalas sobre la calidad y cantidad del servicio de polinización (número de visitas, granos de polen conoespecíficos y partículas de polvo fluorescente) que reciben las plantas que los habitan.

Las características a escala puntual (el ancho, la riqueza de plantas y la abundancia de unidades florales) fueron las que más afectaron la calidad y cantidad del servicio de polinización. En los ELP más anchos, hubo mayor número de visitas en los jardines. Al aumentar la abundancia de flores en los ELP disminuyó el número de granos de polen depositado en los ELP y la proporción de jardines con polvo fluorescente en el lote agrícola. El aumento de la riqueza de plantas, de la abundancia de unidades florales y la ocupación del lote agrícola adyacente influyeron de manera diferente en el número de visitas y de granos de polen en ambas especies. En aquellos jardines aledaños a lotes no cultivados, cuando la riqueza de plantas en los ELP fue mayor, la cantidad de granos de polen aumentó (Fig. 4.10). A diferencia de las características puntuales y locales, la heterogeneidad del paisaje no tuvo influencia en ninguna de las variables que explicaron la calidad y cantidad del servicio de polinización. Por último, la distancia a la fuente de polen no presentó relación con el flujo de polen como se esperaba.

A continuación, discutiré algunas diferencias observadas entre ambas especies de plantas de los ensayos. Luego, examinaré la influencia de la ubicación de las plantas silvestres, de las características a escala puntual y local de los ELP, y del paisaje circundante, sobre la calidad y cantidad del servicio de polinización. Además, discutiré la importancia de los ELP en paisajes agrícolas como facilitadores de la actividad de los polinizadores y del flujo de polen, centrándome en la región Pampeana. Finalmente, describiré algunas de las limitaciones particulares de este capítulo, junto con las conclusiones a las cuales he llegado.

4.4.1 Servicio de polinización en las distintas especies

La abundancia de visitas, el número de granos de polen y la cantidad de jardines con polvo fluorescente, fueron mayores en *H. incana* que en *L. marítima*. Estas diferencias pueden deberse a que *H. incana* es una especie muy abundante en la zona, y

atrae mucha diversidad de visitantes florales; en cambio, *L. maritima* no se encontraba en el ambiente hasta el momento del estudio. En general, el tamaño corporal de los visitantes de *H. incana* fue mayor que los de *L. maritima*, en concordancia con el tamaño de las flores de cada especie. Tanto en *H. incana* como en *L. maritima*, la mayoría de los visitantes florales fueron nativos, y no hubo ninguna visita de la especie exótica *Apis mellifera*. Los Dípteros, principalmente de la familia Syrphidae, fueron los visitantes más abundantes en las plantas de *H. incana* de los jardines, con el 44% del total de visitas. Las crucíferas con flores amarillas también fueron preferidas por los sírfidos en Lee and Snow (1998). En concordancia con esto, al menos en el sitio de estudio, *H. incana* no fue una especie visitada por *A. mellifera* de manera habitual (67 visitas de *A. mellifera* que representaron el 0,08% de todas las visitas registradas en las plantas de crecimiento espontáneo de *H. incana*, capítulo 2). Los sírfidos fueron los visitantes más abundantes en las plantas de crecimiento espontáneo de *H. incana* dentro de los ELP (representaron el 55% de todas las visitas, capítulo 2). En *L. maritima*, los dípteros también constituyeron el orden más abundante de visitantes (82%), similar a lo encontrado en un ecosistema costero dominado por pinos (Gómez 2000). En *L. maritima*, una sola morfo-especie de Agromyzidae representó el 73% de todas las visitas, seguido por algunas especies de Formicidae (14%). Estos visitantes más frecuentes (Agromyzidae), al ser muy pequeños y de movimientos más lentos, probablemente no son demasiado eficientes en el traslado de polen (Rader *et al.* 2011; Inouye *et al.* 2015).

La riqueza de plantas y la abundancia de flores influyeron en el servicio de polinización de los jardines de manera diferente según la especie. Con mayor abundancia de flores en los ELP, aumentó la cantidad de visitas sólo en los jardines de *L. maritima* (Fig. 4.5). El número de granos de polen conoespecífico disminuyó junto con la riqueza de plantas en los ELP, sólo en jardines de *L. maritima* (Fig. 4.8). Esto sugiere que ambas especies de plantas poseen diferentes comportamientos reproductivos, dependiendo tanto de su tamaño y densidad en el ambiente, como del tipo de polinizador y su estrategia de forrajeo (Kwak *et al.* 1998; Schulke y Waser 2001; Adler y Irwin 2006). *L. maritima* es una especie menos preferida por los visitantes que *H. incana*, debido posiblemente a su menor atractivo, menor tamaño individual y a su desconocimiento por parte de los polinizadores. Los visitantes más eficientes en este estudio, que fueron sírfidos y halíctidos (Rader *et al.* 2011), parecen visitar a *L. maritima* solo “accidentalmente”, mientras que la mayoría de los visitantes que observamos en ella probablemente tienen baja eficiencia en el traslado de polen, y son más específicos de especies con flores más pequeñas (Agromyzidae).

4.4.2 Servicio de polinización a escala puntual del ELP

Las características a escala puntual de los ELP (ancho, riqueza de plantas y abundancia de flores) fueron los principales determinantes en la calidad y cantidad del servicio de polinización. Como esperaba, la cantidad de visitas en los jardines fue mayor en aquellos ELP más anchos (Fig. 4.3). En general, en aquellos ELP angostos, la abundancia de flores por unidad de superficie fue más alta en comparación con la de ELP más anchos (ver Fig. 2.10, capítulo 2). La floración conjunta de plantas

heteroespecíficas puede dar lugar a una mayor competencia interespecífica por los polinizadores, principalmente en los ELP más angostos, lo que reduciría las visitas en plantas individuales (Ghazoul 2006). En un experimento en el noroeste de los EE.UU., con fragmentos de diferentes tamaños rodeados por pasturas, también se registró una relación positiva entre la densidad de abejas silvestres y el mayor tamaño de los parches, aunque esta relación fue negativa para los sírfidos (Blaauw y Isaacs 2004). Los sírfidos, que representaron gran parte de los visitantes en nuestro estudio (44% en *H. incana*), son, a diferencia de las abejas, predadores en su estado larval por lo que los adultos también pueden responder a otros factores que no medí en esta tesis, como son la densidad de presas para las larvas y la calidad de las plantas para su oviposición (Sutherland *et al.* 2001; Blaauw y Isaacs 2004).

Contrariamente a lo que esperaba, la cantidad de granos de polen conoespecífico disminuyó con mayor abundancia de flores en los ELP (Fig. 4.5), de manera similar a estudios previos (Veddeler *et al.* 2006; Evans *et al.* 2017). Las demás especies de plantas que florecen simultáneamente pueden estar compitiendo con las plantas de los jardines por los polinizadores, afectando negativamente a la transferencia y depósito de granos de polen (Ghazoul 2006; Van Geert *et al.* 2014). La mayor diversidad de plantas, principalmente de aquellas con flores más atractivas, puede resultar en una disminución de la cantidad de granos de polen conoespecífico en las plantas individuales. Entre las especies con flores más atractivas para los polinizadores (principalmente abejas y sírfidos), *Melilotus albus* Desr., fue en esta tesis la especie más abundante, ya que representó el 50% del total de la abundancia en las banquinas (anexo II.A) Por lo tanto, la sobreabundancia de flores, en especial en los ELP más angostos, puede perjudicar funcionalmente a las plantas individuales, limitando su éxito reproductivo y la producción de semillas (Wilcock y Neiland 2002; Wagenius *et al.* 2007).

Con el incremento de la riqueza de plantas en los ELP, aumentó la cantidad de visitas en los jardines que se encontraron dentro del lote agrícola adyacente, pero disminuyó en los jardines de los ELP (Fig. 4.4). En general, la riqueza de plantas suele ser un buen indicador de la diversidad de polinizadores, ya que proporcionan mayor diversidad de recursos florales (Kallioniemi *et al.* 2017). Aunque para plantas individuales, en concordancia con otros trabajos (Veddeler *et al.* 2006; Evans *et al.* 2017), las visitas de los polinizadores disminuyen en hábitats con mayor riqueza de especies de plantas (ELP) y aumentan en ambientes pobres en especies (como lotes adyacentes cultivados). En los cultivos, los visitantes disponibles se concentrarían en los jardines, ya que los competidores heteroespecíficos poseen flores menos atractivas, aumentando la tasa de visitas potenciales en las plantas individuales (Veddeler *et al.* 2006; Tschardtke *et al.* 2012; Evans *et al.* 2017). Por lo tanto, el efecto de “derrame” (i.e. spillover) hacia los lotes adyacentes (Rand *et al.* 2006) beneficiaría a las plantas y cultivos presentes en ellos.

Cuando los ELP tuvieron mayor abundancia de unidades florales, la proporción de jardines con polvo fluorescente disminuyó en el lote agrícola (Fig. 4.7). Esto indica que, en ELP con mayor cantidad de flores, podría generarse un efecto de “concentración”, donde los visitantes tienden a desplazarse dentro de los ELP y, en consecuencia, a depositar más polen que en el lote adyacente (Klaus *et al.* 2015). En tanto que, la menor abundancia de flores en los ELP, favorecería el efecto “derrame” hacia el lote aledaño.

4.4.3 Servicio de polinización a escala local

El servicio de polinización fue semejante en los distintos tipos de ambientes (ELP y lote agrícola), aunque la ubicación de los jardines tuvo influencia en el servicio de polinización en interacción con otras variables (Fig. 4.4 y Fig. 4.7). En contraste con mis resultados, en agroecosistemas de Inglaterra, se reportaron más visitas de abejas en flores silvestres dentro de ambientes no cultivados que en cultivados, aunque para las visitas de dípteros el tipo de ambiente no influyó (Hardman *et al.* 2016). Con respecto a esto, en esta tesis el orden Díptera fue el mayormente representado, con un 77% de las visitas a los jardines. En comparación con las abejas, los dípteros pueden lidiar mejor con las áreas agrícolas manejadas intensivamente (Jauker *et al.* 2009; Garibaldi *et al.* 2011b), ya que no deben regresar a la colmena repetidamente después de forrajear, permitiéndole a las hembras dispersarse linealmente, alternando entre alimentación y oviposición (Kleijn y van Langevelde 2006).

De manera similar a la cantidad de visitas, el número de granos de polen conoespecífico y la proporción de jardines con polvo fluorescente no presentaron diferencias entre los jardines ubicados en el lote agrícola o en el ELP. Probablemente, las plantas silvestres frecuentes en lotes agrícolas son preferidas por los polinizadores nativos, en desmedro de la mayoría de los cultivos que esos lotes poseen (soja y maíz principalmente) (Erickson 1975).

Las diferencias entre los jardines dentro de ELP con distinta ocupación de los lotes adyacentes coinciden con lo que esperaba (predicción 2.3), sólo para *L. marítima*, ya que la cantidad de granos de polen en sus estigmas fue mayor en jardines dentro de ELP adyacentes a lotes no cultivados que a cultivados (Fig. 4.9). Las especies de polinizadores que forrajearon en los jardines de *L. marítima*, pudieron permanecer más tiempo visitando las flores en aquellos ELP adyacentes a lotes no cultivados, donde generalmente, las flores del ELP se encontraban más dispersas que en aquellos aledaños a lotes cultivados. En los ELP lindantes a lotes cultivados, la competencia entre especies de plantas individuales puede aumentar al estar más concentradas, y la calidad del servicio de polinización que recibe *L. marítima* disminuye, ya que es menos atractiva para los polinizadores. La menor riqueza de plantas y menor abundancia de recursos florales (Cole *et al.* 2017) junto con el mayor nivel de agro-químicos nocivos (Hallmann *et al.* 2017) en los lotes cultivados puede explicar estos resultados (Van Geert *et al.* 2010).

Con el aumento de la riqueza de plantas en los ELP también se incrementó el número de granos de polen por estigma en los jardines, pero sólo dentro de los ELP adyacentes a lotes no cultivados (Fig. 4.10). Los polinizadores pueden forrajear más lentamente a través de hábitats ricos en plantas, y evitar o atravesar puntualmente los hábitats florales pobres (Pasquet *et al.* 2008; Lander *et al.* 2011). Por lo tanto, en ELP aledaños a lotes no cultivados, el “derrame” de los visitantes puede ser mayor cuando hay más riqueza de plantas. Cuando el lote lindante es menos atractivo, por ejemplo cuando es cultivado con soja o maíz, los visitantes se mueven preferentemente dentro el ELP. De acuerdo con esto, el efecto de “concentración” de los visitantes nombrado anteriormente, se presentaría en mayor medida en aquellos ELP adyacentes a lotes cultivados (Molina *et al.* 2014; Molina *et al.* 2016)

4.4.4 Servicio de polinización a escala de paisaje

La heterogeneidad del paisaje circundante no afectó la calidad y cantidad del servicio de polinización. Estudios comparables también encontraron un efecto pobre del paisaje sobre la visita de polinizadores (Winfree *et al.* 2007a; Winfree *et al.* 2008; Sutter *et al.* 2017). En agroecosistemas del noreste de los EE.UU., el aumento de la complejidad del paisaje tuvo un efecto positivo en la visitas de los polinizadores a los cultivos de calabaza, principalmente en abejas (Petersen y Nault 2014), grupo poco representado entre los visitantes registrados en esta tesis. En un estudio llevado a cabo en agroecosistemas en varios países europeos (Bartomeus *et al.* 2014b), la heterogeneidad del paisaje no tuvo ningún efecto en la cantidad de visitas, aunque presentó una relación positiva con el número de visitas realizadas por la abeja melífera, especie no registrada en este estudio sobre los jardines. En conclusión, y concordantemente con los patrones reportados en los capítulos anteriores, al menos en esta zona de la región Pampeana, los ELP con anchos mayores y con alta calidad de hábitats, podrían ser más importantes que la heterogeneidad del paisaje para sostener la cantidad y calidad del servicio de polinización (Berg *et al.* 2011).

4.4.5 Flujo de polen en los ELP

El número de jardines con polvo fluorescente en los estigmas no tuvo la relación que esperaba (predicción 4.1) con la distancia de los jardines receptores hacia la fuente de polen. Los porcentajes de jardines con polvo fluorescente se repartieron en casi la misma proporción en todos los jardines, en ambas especies, siendo algo menor a 90 m. A diferencia de estos resultados, en la mayor parte de la bibliografía consultada (Van Rossum 2009; Van Geert *et al.* 2010; Van Rossum 2010; Van Rossum y Triest 2010; Mayer *et al.* 2012; Van Rossum y Triest 2012; Van Geert *et al.* 2014; Evans *et al.* 2017) se observó una caída en el depósito de polvo fluorescente a distancias crecientes de la fuente. En los ELP dentro de sistemas agrícolas en el Reino Unido, observaron que la mayor cantidad de polen es transportado a corta distancia (1 m; Evans *et al.* 2017), al igual que en Bélgica, donde el 80% de las partículas de polvo fluorescente fueron depositadas a corta distancia (menos de 85 m) en individuos receptores (Van Geert *et al.* 2010). Este último estudio, propone que el factor más importante para explicar el flujo de polen es el tipo de polinizador, por sobre el tamaño y la densidad de plantas de la población receptora de polen (Larsen *et al.* 2005; Greenleaf *et al.* 2007). Idéntica relación de la cantidad de partículas fluorescentes con la distancia a la fuente de polen obtienen en Mayer *et al.* (2012) y Van Rossum (2010), concluyendo que la mayor parte del transporte de partículas fluorescentes se da a menos de 20 m de la población fuente. Las diferencias con los resultados obtenidos en esta tesis pueden deberse a que, aquí transcurrieron sólo 24 h desde el agregado del polvo fluorescente hasta retirar los estigmas, mientras que otros estudios utilizaron periodos más largos (3 días en Mayer *et al.* 2012; y 4 días en Van Geert *et al.* 2010 y Van Rossum 2010). A pesar de esto, en este estudio, la proporción de jardines con polvo fluorescente a 90 m de la población fuente, siempre fue menor que en aquellos a 30 m y a 60 m. Por esta razón no puede descartarse que, si se utilizan especies de plantas ya presentes en el ambiente y se

incrementa el tiempo entre el marcado y recolección, se pudieran obtener resultados similares a los reportados en la bibliografía.

4.4.6 Conclusiones

Los ELP rodeados por monocultivos con especies poco atractivas para los polinizadores, como los presentes en la zona de estudio, pueden permitir su movimiento y el flujo de polen dentro de los ELP y también hacia lotes adyacentes. Basándome en mis resultados, el servicio de polinización está altamente determinado por las características puntuales del ELP, principalmente por el ancho, la riqueza de plantas y la abundancia de flores. Además, el lote agrícola adyacente no cultivado benefició el “derrame” de los visitantes y del polen hacia los ELP. La presencia de polvo fluorescente en los jardines del ELP indica que los polinizadores los usan como hábitats importantes de forrajeo. Aunque los ELP puedan no actuar como “corredores” propiamente dichos, pueden facilitar el movimiento de polinizadores dentro de ellos y mejorar la conectividad en el paisaje (Holzschuh *et al.* 2010). Sin embargo, el flujo de polen hacia el lote agrícola puede verse obstaculizado debido a un efecto de “concentración”, a causa de la composición de la matriz agrícola pobre en especies atractivas para los polinizadores y posiblemente a la constante aplicación de agroquímicos nocivos para los artrópodos.

La utilización de floreros en lugar de plantas en macetas o en el suelo, puede haber afectado este estudio, lo que constituye una de las mayores limitaciones de este trabajo. Las flores de *H. incana* no resultaron tan atractivas como esperaba, ya que probablemente las plantas de los floreros, con un menor vigor para soportar las condiciones climáticas y en general con menor altura, no resultaron similares en porte a aquellas plantas de *H. incana* que crecían espontáneamente en los ELP. Por ello es que, si hubiera podido realizar el ensayo con plantas *in situ*, el número de visitas, y la cantidad de polen y de polvo fluorescente depositados podrían haber sido mayores.

El flujo de partículas de polvo fluorescente puede haber subestimado el flujo de polen real. Esto es debido a que las partículas de polvo fluorescente son más pequeñas y volátiles, comparadas con los granos de polen (Adler y Irwin 2006; Van Geert *et al.* 2010). La transferencia secundaria de polen o polvo fluorescente puede generar que partículas depositadas en una flor sean removidas por un segundo polinizador, que lo deposite en estigmas de otras flores, contribuyendo a aumentar la distancia de dispersión desde la población fuente (Inouye *et al.* 1994; Thomson y Eisenhart 2003; Knight *et al.* 2005). Tampoco tuve en cuenta los mecanismos de limitación de polen y la incompatibilidad con el polen de las demás especies, como atributo adicional de la calidad del servicio de polinización. Por último, además de estar limitada por algunos mecanismos específicos de las plantas, la calidad del servicio de polinización también está afectada por la eficiencia de cada especie de polinizador como vector de polen, aspecto interesante para incluir en estudios futuros.

Aquí finalizo con el análisis de la funcionalidad de la comunidad de plantas y polinizadores, planteado también en el capítulo anterior (capítulo 3) y complementado con el análisis estructural que realicé en el capítulo 2. Los estudios de la polinización y del servicio que esta provee, son necesarios para comprender la dinámica que presentan

las comunidades que generan esos servicios en determinados ambientes. Debido a los inconvenientes que plantea, todavía existen pocos estudios en Sudamérica que evalúen la cantidad y calidad del servicio de polinización teniendo en cuenta, entre otras variables, el movimiento de polen realizado por los polinizadores, en condiciones reales de campo. En el próximo capítulo, último de esta tesis, presento una síntesis de los principales resultados, además de una discusión de las hipótesis planteadas, y las principales ideas y teorías expuestas en el primer capítulo, confrontándolas con lo discutido en los capítulos 2, 3 y 4..

CAPÍTULO 5

Discusión general

En esta tesis examiné la importancia de los ELP para la comunidad de plantas entomófilas y sus visitantes, y para el servicio de polinización que proveen, dentro de un agroecosistema de la Pampa interior. Este trabajo es el primero que conjuga factores a nivel estructural (riqueza y abundancia) y funcional (redes de interacciones y servicio de polinización), centrado en el estudio de la comunidad de plantas y polinizadores en los ELP de la región Pampeana. Otro aspecto novedoso de la tesis es la selección de tres escalas de observación; una puntual (ancho, riqueza de plantas y abundancia de flores), una local (ocupación del lote adyacente) y otra de paisaje (diversidad de hábitat y densidad de bordes).

En esta tesis, describo y caracterizo la riqueza y abundancia de la comunidad de plantas y sus visitantes (capítulo 2), y las redes de interacciones planta-visitante floral que conforman (capítulo 3). Además, evalué cómo las características puntuales y locales de los ELP y del paisaje circundante afectan a la estructura de las comunidades planta-visitante floral (capítulo 2), a la RPP (capítulo 3), y al servicio de polinización que reciben las plantas (capítulo 4). Por último, exploro el papel de estos ELP para facilitar el flujo de polen mediado por la actividad de visitantes florales (capítulo 4). Obtuve evidencia que apoya la mayoría de las hipótesis planteadas en el capítulo 1. No obstante, la hipótesis número 4, según la cual los ELP facilitan la transferencia del flujo de polen conespecífico, fue la única que no recibió apoyo empírico. A continuación, presento a modo de resumen visual un esquema con los principales resultados en cada una de las escalas de observación, junto con los procesos ecológicos involucrados (Fig. 5.1). Luego, señalo los principales avances y aportes al conocimiento que generó esta tesis y algunas recomendaciones para el manejo de los ELP, en las diferentes escalas. Por último, presento las conclusiones finales e identifico un conjunto de posibles líneas de investigación a seguir en el futuro.

La escala puntual fue la más influyente para la estructura y funcionalidad de la comunidad planta-polinizador de los ELP, siendo el ancho y la abundancia de flores las variables más importantes. Los ELP más anchos tuvieron mayor riqueza de plantas (Fig. 5a, Capítulo 2), mayor abundancia de visitantes florales (Fig. 5b, Capítulo 2) y mayor riqueza de interacciones en las RPP (Fig. 5c, Capítulo 3). Además, el número de visitas que recibieron las plantas individuales fue mayor en ELP más anchos (Fig. 5d, Capítulo 4). La cantidad de granos de polen conespecíficos disminuyó en los ELP con mayor abundancia de flores (Fig. 5e, Capítulo 4).

La escala local influyó en algunas variables que midieron la calidad y cantidad del servicio de polinización, en conjunto con algunas características puntuales del ELP. Con respecto a ello, con el incremento de la riqueza de plantas en los ELP, aumentó la cantidad de granos de polen conespecíficos en los jardines de ELP adyacentes a lotes no cultivados (Fig. 5f, Capítulo 4). En general, la escala de paisaje fue la de menor importancia para la diversidad de especies de las comunidades de plantas y polinizadores y para el servicio de polinización (actividad de los polinizadores y flujo de polen) en los ELP. Como excepción, la uniformidad de las interacciones en las RPP disminuyó

cuando la diversidad de paisaje a 500 m de radio del ELP fue mayor (Fig. 5g, Capítulo 3).

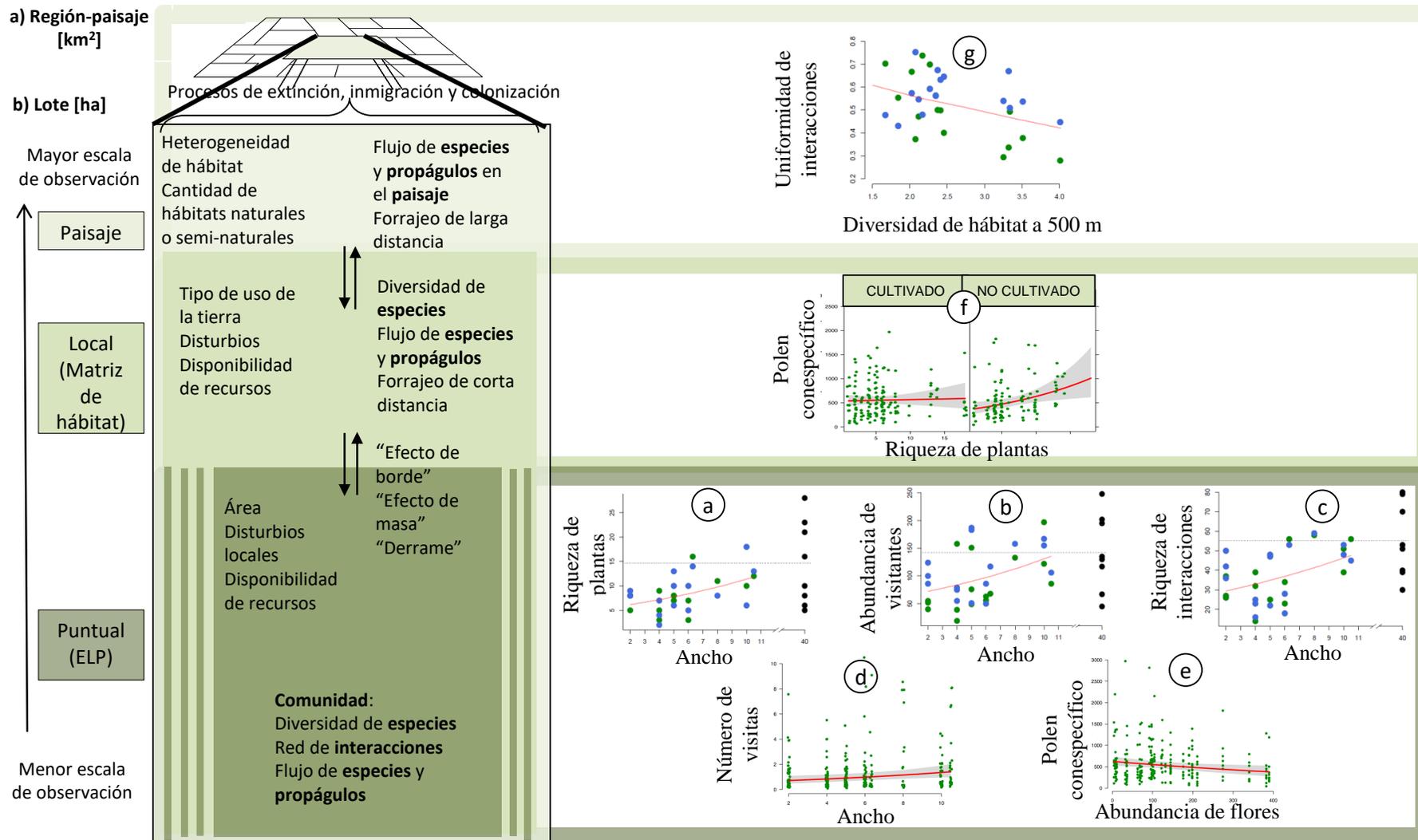


Figura 5.1. Esquema simplificado de la tesis (Capítulo 1, pág. 9), junto los principales resultados obtenidos en las diferentes escalas de observación (puntual, local y de paisaje).

5.1 Escala puntual de observación

Los ELP del área estudiada están dominados por especies exóticas de plantas y por una especie exótica de polinizador (*Apis mellifera*, 21% de la abundancia total). Las interacciones fueron dominadas por tres especies exóticas de plantas (*Melilotus albus*, *Hirschfeldia incana* y *Carduus acanthoides*) y tres de visitantes florales, una de ellas exótica (*A. mellifera*) y dos morfo-especies de insectos nativos (*Palpada* spp. y *Dialictus* spp.). La gran abundancia de especies de plantas exóticas anuales, puede estar determinada por los disturbios locales que sufren los ELP (ganadería, agricultura, aplicación de agro-químicos, desplazamiento de tierra, entre otros), por los disturbios que provienen del paisaje que los rodea (principalmente, deriva de agro-químicos, pastoreo y tránsito de maquinaria agrícola) y por la historia de uso de la tierra. Estas especies de plantas, muy abundantes y presentes en casi todos los sitios, colonizaron principalmente los bordes de los ELP, independientemente de su ancho. Estos bordes representan ambientes en etapas tempranas de sucesión ecológica con alta disponibilidad de recursos (Daehler 2003; Blumenthal 2006), que permiten su establecimiento y posterior dispersión hacia el centro de los ELP, proceso que puede ser entendido en el contexto de la teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson 1967).

En cuanto a los visitantes florales, los Dípteros, principalmente sírfidos, fueron los visitantes más abundantes. Los sírfidos suelen ser poco afectados por las condiciones ambientales de las áreas agrícolas intensivas (Biesmeijer *et al.* 2006; Jauker *et al.* 2009; Meyer *et al.* 2009), por lo que para este grupo, el efecto de “derrame” entre los ELP y el lote adyacente podría ser muy importante. La gran abundancia de dípteros estuvo en concordancia con otros ecosistemas templados del mundo (Kearns 1992; Kanstrup y Olesen 2000; Elberling y Olesen 2006; Klecka *et al.* 2018). Junto con las especies mencionadas anteriormente, en esta tesis presento evidencia que los ELP de la región Pampeana albergan gran diversidad de plantas y visitantes nativos. La presencia de plantas exóticas “súper-generalistas” en todos los ELP proporciona alta disponibilidad de recursos florales para muchos de estos polinizadores nativos, los que se benefician en cierta medida con la intensificación agrícola (Medan *et al.* 2011). Sin embargo, a causa de esta intensificación, los ELP pueden representar “islas” para la conservación de algunas de estas especies nativas, fuera de las cuales su subsistencia resulta poco viable.

El ancho de los ELP, según el resultado obtenido en esta tesis, es la variable más importante para manejar la riqueza de plantas entomófilas, la abundancia de visitantes y la riqueza de interacciones planta-polinizador. El ancho de los ELP aumentó la calidad ambiental del interior de los ELP, posiblemente por la reducción de la tasa de extinciones estocásticas que predice la Teoría de Biogeografía de Islas (MacArthur y Wilson 1967). En los ELP dominan los hábitats de borde debido a su forma alargada (Forman 1981) y a su ancho generalmente reducido. Sin embargo, en los ELP más anchos, el “efecto de borde” tiene una influencia menor en la comunidad, favoreciendo la mayor diversidad de especies, principalmente de aquellas menos tolerantes a las condiciones ambientales que impone la agricultura. El rol de los ELP de mayor ancho es más importante aún, si se tiene en cuenta que existen pocas áreas de gran tamaño en el

paisaje capaces de cumplir el papel de “continentes” del modelo de Mac Arthur y Wilson (1967).

Las redes de interacciones planta-visitante floral en esta región se presentan como robustas y relativamente estables a las perturbaciones del ELP y de las variaciones del ambiente circundante. La estructura de estas redes es mantenida por la presencia de especies de plantas “súper-generalistas” y de visitantes muy abundantes en todos los ELP, como los sírfidos y la abeja melífera, que son poco afectados por las condiciones de disturbio local y de los lotes adyacentes. En su interior, los ELP más anchos sostienen mayor cantidad de especies de visitantes generalistas que los ELP angostos. Junto con la robustez que le confieren estas especies “súper-generalistas” a la red de interacciones y al servicio de polinización, es crucial la conservación de especies e interacciones “periféricas”. El incremento en la biodiversidad, al incluir las especies “periféricas”, puede asociarse a niveles más altos de servicios ecosistémicos dentro de un ecosistema determinado (Balvanera *et al.* 2006; Cardinale *et al.* 2012). Los resultados ponen en relieve la necesidad de orientar el esfuerzo de manejo y gestión de los ELP en las características locales, principalmente en los ELP de mayores anchos.

En este estudio manifiesto que las características que definieron la calidad de los ELP a escala puntual, como el ancho, la riqueza de plantas y la abundancia de flores, fueron las más influyentes también en la funcionalidad del ELP (como facilitadoras del servicio de polinización que recibieron las plantas individuales). La competencia interespecífica entre plantas por los polinizadores, principalmente en los ELP más angostos, reduciría las visitas en plantas individuales. La sobreabundancia de flores en los ELP, principalmente de las especies “súper-generalistas” (*M. albus*, *C. acanthoides* y *H. incana*) puede perjudicar funcionalmente a las especies menos abundantes y menos atractivas (con menos recompensas o de menor calidad, con flores más pequeñas y menos llamativas).

La presencia de polvo fluorescente en los jardines del ELP indica que los polinizadores los usan como hábitats importantes de forrajeo. A pesar de ello, al menos para las dos especies de plantas individuales estudiadas (*Hirschfeldia incana* y *Lobularia marítima*), los ELP no facilitaron el flujo de polen lineal en comparación con los lotes aledaños. Por lo tanto, el rol de los ELP para el traslado de polen no queda claro para este sistema. Sin embargo, debido que a 90 m del jardín fuente la cantidad de jardines con fluorescencia siempre fue menor, el traslado de polen pudo ser subestimado. Son necesarios experimentos naturales que incluyan mayores escalas, con especies de plantas de origen diferentes (nativas y exóticas), distinto grado de especialización y que interaccionen con grupos de polinizadores diferentes (Schulke y Waser 2001), para dilucidar el papel de los ELP en el traslado de polen en sistemas como el estudiado.

En cuanto a recomendaciones prácticas, para la conservación de las comunidades de plantas y polinizadores en los paisajes agrícolas, el manejo y cuidado de los ELP debería ser prioritario. Debido al deterioro histórico y confinamiento de la vegetación natural en la región Pampeana, es preciso conservar especialmente aquellos ELP más anchos, que en este estudio correspondieron a los sitios de referencia de 40 m, por ser excepcionales en esta zona. Estos ELP sostienen mayor diversidad de plantas y visitantes, como lo muestran las curvas de riquezas y abundancias, que parecieran estabilizarse en valores cercanos al ancho de estos sitios de referencia (Figs., 2.5, 2.6 y

2.7; sección 2.3). Por lo tanto, estos ELP, con menor efecto de borde debido a su mayor ancho, son claves para la conservación de las especies nativas “periféricas”, menos frecuentes en las interacciones planta-polinizador. Los ELP más comunes, principalmente aquellos más angostos (2 a 6 m), podrían manejarse controlando la sobreabundancia de flores de aquellas especies “súper-generalistas”, a través de corte de en el periodo de floración y/o la siembra de especies menos frecuentes, con el objetivo de sostener el servicio de polinización y al mismo tiempo beneficiar a cultivo cercanos. Esto también podría beneficiar a las especies “periféricas” de plantas que poseen menor densidad de flores en los ELP (Van Rossum y Triest 2010), disminuyendo la competencia interespecífica y aumentando su tasa de visitas y flujo de polen (Evans *et al.* 2017).

5.2 Escala de observación local

En esta tesis revelo que la ocupación del lote adyacente influye en la calidad del servicio de polinización y que los ELP pueden funcionar como fuente de polinizadores para lotes adyacentes, principalmente aquellos no cultivados. Sin embargo, las características estructurales (riqueza y abundancia) y las redes de interacciones de la comunidad planta-polinizador, no resultaron afectadas por los diferentes usos del lote aledaño.

La sobreabundancia de flores en los ELP perjudica el “derrame” hacia el lote adyacente (disminuyendo el flujo de polen). En cambio, el aumento de la riqueza de plantas en los ELP favorece el servicio de polinización en los lotes lindantes (mayor cantidad de visitantes), principalmente en aquellos ELP adyacentes a lotes no cultivados. A pesar de los disturbios que tienen lugar en algunos lotes no cultivados (principalmente el pastoreo y la deriva de agro-químicos desde lotes cultivados), los polinizadores los utilizan para forrajeo. A diferencia de muchos lotes no cultivados, el efecto de borde es más “marcado” entre los ELP y los lotes cultivados adyacentes. Esta característica, junto con los disturbios que presentan los lotes cultivados, principalmente la aplicación de agro-químicos y la utilización de maquinaria agrícola en ellos, puede generar que los visitantes se “concentren” en los ELP, y tiendan a desplazarse y favorecer el flujo de polen dentro de los ELP. Por lo tanto, el “derrame” desde los ELP hacia los lotes cultivados (principalmente con soja y maíz), pareciera no ser tan común (Molina *et al.* 2014; Molina *et al.* 2016). Sin embargo, los lotes cultivados también son utilizados como fuente de alimento, principalmente por especies de mayor tamaño corporal, como los sírfidos, que visitan plantas silvestres.

5.3 Escala de observación de paisaje

Los resultados indican consistentemente que la estructura de las comunidades de plantas y visitantes y el servicio de polinización que estos proveen no fueron influenciadas por el paisaje circundante a 200 y 500 m de los ELP. La heterogeneidad del paisaje afectó solo a la uniformidad de interacciones en las RPP. Debido a la disminución de la uniformidad de interacciones, los ELP rodeados por un paisaje menos diverso tendrían mayor estabilidad a los disturbios y conservarían pocas interacciones

únicas. A pesar de ello, la degradación del paisaje, junto con los altos niveles de invasión de especies “súper-generalistas” muy atractivas para los polinizadores inducen a una homogeneización de las interacciones planta-visitante en todos los ELP. En concordancia con el modelo *parche-corredor-matriz*, la mayor parte del paisaje de la zona de estudio que rodea a los ELP perjudicaría a la diversidad de plantas y de visitantes, principalmente a los insectos de menor tamaño corporal (Greenleaf *et al.* 2007), y al servicio de polinización que ofrecen. Por lo tanto, la importancia de la calidad del hábitat de los ELP para aumentar el servicio de polinización hacia el lote adyacente (Garibaldi *et al.* 2014), también fue evidenciada en esta tesis, en comparación con el manejo del paisaje a escalas menores a 500m.

En un paisaje pampeano como el de la región estudiada, los ELP están conectados entre sí, y en sus cercanías existen pocas áreas con vegetación semi-natural del tamaño suficiente como para funcionar como parches fuente de individuos. Por lo tanto, en esta tesis se destaca el rol conjunto de los ELP como parches y “corredores”, a diferencia de lo planteado en la teoría de Biogeografía de Islas, en la teoría de metapoblaciones y en el modelo *parche-corredor-matriz*, los cuales separan esos roles. Es decir, además de cumplir una función de conservación de plantas y polinizadores (al proporcionar recursos de forrajeo y nidificación) también favorecen el movimiento de los polinizadores y, en comparación con los lotes adyacentes, el flujo de polen resultante.

Una de las principales causas de la menor importancia de los efectos del paisaje encontrados en esta tesis es la alta homogeneización de los campos de la región Pampeana. Esta homogeneización del paisaje agrícola, estuvo asociada a la gran cantidad de área cultivada (en promedio más de 55% y 60% de área cultivada a 200 m y 500 m de radio, respectivamente), a la baja diversidad de cultivos (soja y maíz principalmente) y al manejo semejante de los lotes (siembra directa, rotaciones, aplicación de agroquímicos, etc.). La diversidad de especies y los procesos ecológicos son dominados por el paisaje agrícola y su manejo equivalente (Soriano y Aguiar 1998). Es esperable que en la mayor parte de estos paisajes homogéneos, no se conserve una diversidad significativa de poblaciones como fuente de inmigración (Pickett y Tompson 1978; Bengtsson *et al.* 2003). La diversidad de coberturas en escala de paisaje es importante para mantener comunidades diversas, incluso en paisajes donde la intensidad de gestión en los campos es alta (Gámez-Virue´s *et al.* 2015), como en gran parte de la región Pampeana. En este sentido, algunos estudios han reportado que existe un valor umbral de 40% de cobertura de ambientes antrópicos, que puede favorecer la diversidad de interacciones y el servicio de polinización (Keitt 2009; Moreira *et al.* 2015), mientras que por encima de este umbral, la extinción puede afectar a las RPP.

5.4 Conclusiones finales

En esta tesis se aborda la importancia de los ELP de la región Pampeana teniendo en cuenta aspectos tradicionales del estudio de comunidades, como son la riqueza y abundancia de organismos, y además sus aspectos funcionales, como sus interacciones y los servicios ecosistémicos que proveen. El estudio de este complejo sistema jerárquico anidado implicó la utilización de diferentes escalas de observación y

análisis. En general, para los fenómenos considerados, la escala puntual fue la más importante, y en menor medida la ocupación del lote adyacente, mientras que la escala de paisaje tuvo menor influencia.

La conservación de los ELP excepcionalmente anchos y el manejo, principalmente de los más angostos (menores a 5 m), pareciera ser fundamental para sostener la biodiversidad en las comunidades y para aumentar la calidad del servicio de polinización en las plantas individuales. Para ello, la transformación de parte de las tierras no cultivadas (banquinas, bordes alrededor de las estancias, líneas de alumbrado y vías férreas abandonadas) en hábitat atractivo para los polinizadores y otros insectos beneficiosos (Kremen *et al.* 2004), puede reducir la distancia entre poblaciones intra-específicas (Van Rossum y Triest 2010), aumentando también el servicio de polinización a los hábitats adyacentes. El aumento de la calidad de los ELP, y de la diversidad de la matriz de cultivos, preferentemente de aquellos más atractivos para los polinizadores, podrían tener efectos positivos en el servicio de polinización y en la conservación de las comunidades. Conjuntamente con este trabajo y con la bibliografía presente, está claro que la conservación y gestión de estos ELP dependen de una comprensión más profunda de la ecología de estos paisajes y la biología local de las especies residentes.

5.5 Líneas de investigación a futuro

Durante la elaboración de esta tesis fueron identificados algunos aspectos que resultan promisorios para futuros estudios. Primero, el enfoque funcional de los ELP y, principalmente, el estudio experimental de la calidad del servicio de polinización en ellos es un aspecto que merece mayor atención, debido a la escasa información disponible para nuestra región. A futuro, es necesaria una línea de investigación que pueda evaluar el papel de los parches y ELP en la transferencia del polen en los paisajes agrícolas, utilizando plantas que se encuentren en el ambiente y polvo fluorescente, o marcadores moleculares para seguir el flujo de polen. Además, se debería tener en cuenta la eficiencia del traslado de polen por parte de los visitantes, que aumentaría o disminuiría la calidad del servicio de polinización.

Segundo, sería interesante considerar escalas de observación mayores, sobre todo para las variables que explican la funcionalidad de los ELP. La distancia a la que pueden dispersarse los polinizadores depende de la matriz que los rodea, de su tamaño corporal y su capacidad de vuelo (Steffan-Dewenter *et al.* 2002; Greenleaf *et al.* 2007; Rands y Whitney 2011). Dado que la mayoría de los visitantes nativos observados tuvieron pequeño tamaño, una red de ELP más conectada y de mejor calidad los beneficiaría. Junto con mayores escalas de observación, a futuro sería importante evaluar la relación entre el tamaño corporal de los visitantes y su eficiencia en la polinización.

Tercero, entre los recursos que los ELP pueden ofrecer, un aspecto no explorado es la posibilidad de nidificación de los visitantes. Cuarto, los recursos del ELP también dependen del nivel de disturbio local, que debería ser una variable a tener en cuenta en próximos estudios de este tipo. En estudios futuros, podría elaborarse una variable categórica que represente el índice de disturbio por sitio y relacionarlo con su

diversidad. Con respecto a ello, los factores que influyen en el disturbio local en estos ambientes son muy complejas y variables, ya que el mantenimiento de caminos y de los ELP se realiza de forma diferente dependiendo del estado de los mismos, de la época, del tránsito vehicular y del “manejo sitio-específico” que cada dueño del terreno agrícola aledaño puede realizar.

A través de los resultados y conclusiones de este trabajo, se pretende dar sustento empírico a la sanción de una ley, en concordancia con la Resolución (2018/2008) emitida por la Dirección Nacional de Vialidad, que impida el sembrar en los ELP de la provincia de Buenos Aires y que regule su manejo. Esto se torna prioritario si entendemos que, principalmente en la región Pampeana occidental y norte (Pampa interior y ondulada), los ELP parecen ser algunos de los pocos lugares capaces de mantener la estructura y funcionamiento de la comunidad planta-polinizador.

Bibliografía

- Aavik, T., Augenstein, I., Bailey, D., Herzog, F., Zobel, M. y Liira, J. (2008). What is the role of local landscape structure in the vegetation composition of field boundaries? *Applied Vegetation Science*, 11, 375-386.
- Aavik, T. y Liira, J. (2010). Quantifying the effect of organic farming, field boundary type and landscape structure on the vegetation of field boundaries. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 135, 178-186.
- Adams, L.W. (1984). Small Mammal use of an Interstate Highway Median Strip. *Journal of Applied Ecology*, 21, 175-178.
- Adler, L.S. y Irwin, R.E. (2006). Comparison of pollen transfer dynamics by multiple floral visitors: experiments with pollen and fluorescent dye. *Annals of Botany*, 97, 141-150.
- Aizen, M. y Harder, L.D. (2009). The global stock of domesticated honey bee is growing slower than agricultural demand for pollinitor. *Current biology*, 19, 915-918.
- Aizen, M., Morales, C. y Morales, J. (2008). Invasive mutualists erode native pollination webs. *PLoS Biology*, 6, 31.
- Aizen, M.A. y Feinsinger, P. (1994). Habitat Fragmentation, Native Insect Pollinators, and Feral Honey Bees in Argentine 'Chaco Serrano'. *Ecological Applications*, 4, 378-392.
- Aizen, M.A., Garibaldi, L.A. y Dondo, M. (2009). Expansión de la soja y diversidad de la agricultura argentina. *Ecología Austral*, 19, 45-54.
- Aizen, M.A., Sabatino, M. y Tylianakis, J.M. (2012). Specialization and rarity predict nonrandom loss of interactions from mutualistic networks. *Science*, 335, 1486-1489.
- Alarcón, R., Waser, N.M. y Ollerton, J. (2008). Year-to-year variation in the topology of a plant-pollinator interaction network. *Oikos*, 117, 1796-1807.
- Alatalo, R.V. (1981). Problems in the Measurement of Evenness in Ecology. *Oikos*, 37, 199-204.
- Albrecht, M., Duelli, P., Schmid, B. y Müller, C.B. (2007). Interaction diversity within quantified insect food webs in restored and adjacent intensively managed meadows. *Journal of Animal Ecology*, 76, 1015-1025.
- Almeida-Gomes, M., Vieira, M.V., Rocha, C.F.D., Metzger, J.P. y De Coster, G. (2016). Patch size matters for amphibians in tropical fragmented landscapes. *Biological Conservation*, 195, 89-96.
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães Jr, P.L., Loyola, R.D. y Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117, 1227-1239.
- Allen, T.F.H. y Hoekstra, T.W. (1992). *Towards a Unified Ecology*. Columbia University Press, New York.
- Allesina, S. y Tang, S. (2012). Stability criteria for complex ecosystems *Nature*, 483.
- Armsworth, P.R., Chan, K.M.A., Daily, G.C., Ehrlich, P.R., Kremen, C., Ricketts, T.H. et al. (2007). Ecosystem-service science and the way forward for conservation. *Conservation Biology* 21, 1383-1384.
- Arrhenius, O. (1921). "Species and Area" *Journal of Ecology*, 9, 95-99.
- Arroyave, M.E.d.P., Gómez, C., Gutiérrez, M.E., Múnera, D.P., Zapata, P.A., Vergara, I.C. et al. (2006). Impactos de las carreteras sobre la fauna silvestre y sus principales medidas de manejo. *Revista EIA*, 5, 45-57.
- Asmervik, I.F. (2017). Assessing the flower visitation to soybean (*Glycine max*) and different sampling methods in an intensive agricultural system of the Argentinian Pampas. In:

- Department of Biosciences, Faculty of Mathematics and Natural Sciences. University of Oslo Oslo, Norway, p. 83.*
- Austin, F.F. (2014). Mer-utils.R. GitHub repository, <https://github.com/aufrank/R-hacks/blob/master/mer-utils.R>.
- Aviron, S., Burel, F., Baudry, J. y Schermann, N. (2005). Carabid assemblages in agricultural landscapes: impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 108, 205-217.
- Baguette, M., Petit, S. y Quéva, F. (2000). Population spatial structure and migration of three butterfly species within the same habitat network: consequences for conservation. *Journal of Applied Ecology*, 37.
- Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.-S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D. *et al.* (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects. *Ecology Letters*, 9, 1146-1156.
- Ballantyne, G., Baldock, K.C.R. y Willmer, P.G. (2015). Constructing more informative plant-pollinator networks: visitation and pollen deposition networks in a heathland plant community. *Proceedings of the Royal Society B*, 282.
- Banco Mundial, (2017). Datos de libre acceso del Banco Mundial. Disponible en: <https://datos.bancomundial.org/indicador/AG.LND.AGRI.ZS?view=chart>. Último acceso el 31 de enero de 2018.
- Barreto, F. (2017). Influencia de las características locales y del paisaje circundante sobre la riqueza de plantas exóticas y nativas en los elementos lineales del paisaje. Tesina para optar por el título de Licenciada en Ciencias Biológicas. Universidad CAECE. Buenos Aires, p. 42.
- Bartomeus, I., Potts, S.G., Steffan-Dewenter, I., Vaissière, B.E., Woyciechowski, M., Krewenka, K.M. *et al.* (2014a). Contribution of insect pollinators to crop yield and quality varies with agricultural intensification. *PeerJ*, 2, e328.
- Bartomeus, I., Potts, S.P., Steffan-Dewenter, I., Vaissière, B.E., Woyciechowski, M., Krewenka, K.M. *et al.* (2014b). Contribution of insect pollinators to crop yield and quality varies with agricultural intensification. *PeerJ*, 2, e328.
- Bartomeus, I., Vila, M., Santamaría, L. y . (2008). Contrasting effects of invasive plants in plant-pollinator network. *Oecologia* 155, 761-770.
- Bascompte, J. y Jordano, P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 567-593.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C.J. y Olesen, J.M. (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 100, 9383-9387.
- Bascompte, J., Jordano, P. y Olesen, J.M. (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312, 431-433.
- Bascompte, J., Melian, C.J. y Sala, E. (2005). Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 5443-5447.
- Basilio, A.M., Medan, D., Torretta, J.P. y Bartoloni, N.J. (2006). A year-long plant - pollinator network. *Austral Ecology*, 31, 975-983.
- Bastolla, U., Fortuna, M.A., Pascual-García, A., Ferrera, A., Luque, B. y Bascompte, J. (2009). The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature*, 458, 1018-1020.
- Baudry, J. (1985). Utilisation des concepts de landscape ecology pour l'analyse de l'espace rural. Utilisation du sol et bocages. Université de Rennes I, p. 897.

- Begon, M., Townsend, C.R. y Harper, J.L. (2006). *Ecology From Individuals to Ecosystems - Fourth edition*. Blackwell.
- Bengtsson, J., Angelstam, P., Elmqvist, T., Emanuelsson, U., Folke, C., Ihse, M. *et al.* (2003). Reserves, Resilience and Dynamic Landscapes. *BioOne*, 32, 389-396.
- Bennett, G. y Mulongoy, K.J. (2006). Review of Experience with Ecological Networks, Corridors and Buffer Zones. Montreal: Secretariat of the Convention on Biological Diversity [Technical Series No. 23].
- Benton, T.G., Vickery, J.A. y Wilson, J.D. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? . *Trends in Ecology y Evolution*, 18, 182-188.
- Berg, A., Ahrné, K., Öckinger, E., Svensson, R. y Söderström, B. (2011). Butterfly distribution and abundance is affected by variation in the Swedish forest-farmland landscape. *Biological Conservation*, 144, 2819-2831.
- Bersier, L.F., Banašek-Richter, C. y Cattin, M.-F. (2002). Quantitative descriptors of food-web matrices *Ecology*, 83, 2394-2407.
- Biesmeijer, J., C, Roberts, S.P., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T. *et al.* (2006). Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313, 351-354.
- Billeter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I. *et al.* (2008). Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of Applied Ecology*, 45, 141-150.
- Blaauw, B.R. y Isaacs, R. (2004). Larger patches of diverse floral resources increase insect pollinator density, diversity, and their pollination of native wildflowers. *Basic and Applied Ecology*, 15, 701-711.
- Blitzer, E.J., Dormann, C.F., Holzschuh, A., Klein, A.M. y Rand, T.A. (2012). Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 146, 34-43.
- Blumenthal, D.M. (2006). Interactions between resource availability and enemy release in plant invasion. *Ecology Letters*, 9, 887-985.
- Blüthgen, N. (2010). Why network analysis is often disconnected from community ecology: A critique and an ecologist's guide. *Basic and Applied Ecology*, 11, 185-195.
- Blüthgen, N., Fründ, J., Vázquez, D.P. y Menzel, F. (2008). What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits. *Ecology*, 89, 3387-3399.
- Blüthgen, N. y Klein, A.M. (2011). Functional complementarity and specialisation: the role of biodiversity in plant–pollinator interactions. *Bassic*, 12, 288-291.
- Blüthgen, N., Menzel, F. y Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6.
- Bohan, D.A., Raybould, A., Mulder, C., Woodward, G., Tamaddoni-Nezhad, A., Bluthgen, N. *et al.* (2013). Networking Agroecology: Integrating the Diversity of Agroecosystem Interactions. In: *Advances in Ecological Research* (eds. Woodward, G y Bohan, DA). Academic Press Amsterdam, The Netherlands, pp. 1-67.
- Borror, D.J., Johnson, N.F. y Triplehorn, C.A. (1989). *An Introduction to the Study of Insects. 6th edition*. Saunders College Publishing, Philadelphia.
- Bouchard, M. y Hébert, C. (2016). Beetle community response to residual forest patch size in managed boreal forest landscapes: Feeding habits matter. *Forest Ecology and Management*, 368, 63-70.
- Boutin, C. y Jobin, B. (1998). Intensity of agricultural practices and effects on adjacent habitats. *Ecological Applications*, 8, 544-557.

- Boutin, C., Jobin, B., Bélanger, L. y Choinère, L. (2001). Comparing weed composition in natural and planted hedgerows and in herbaceous field margins adjacent to crop fields. *Canadian Journal of Plant Science* 81, 313-324.
- Brennan, L.A. y Kuvlesky, W.P.J. (2005). North American grassland birds: an unfolding conservation crisis? *The Journal of Wildlife Management* 69, 1-13.
- Brittain, C., Kremen, C., Garber, A. y Klein, A.M. (2014). Pollination and plant resources change the nutritional quality of almonds for human health. *PLoS ONE*, 9, e90082.
- Brooker, L. y Brooker, M. (2002). Dispersal and population dynamics of the Blue-breasted Fairy-Wren, *Malurus pulcherrimus*, in a fragmented habitat in the Western Australian wheatbelt. *Wildlife Research*, 29, 225-233.
- Brown, G.P., Phillips, B.L., Webb, J.K. y Shine, R. (2006). Toad on the road: use of roads as dispersal corridors by cane toads (*Bufo marinus*) at an invasion front in tropical Australia. *Biological Conservation*, 133, 88-94.
- Burel, F. (1989). Landscape structure effects on carabid beetles spatial patterns in Western France. *Landscape Ecology*, 2, 215-226.
- Burgos, E., Ceva, H., Perazzo, R.P.J., Devoto, M., Medan, D., Zimmermann, M. *et al.* (2007). Why nestedness in mutualistic networks? . *Journal of Theoretical Biology*, 249, 307-313.
- Burkle, L.A. y Knight, T.M. (2012). Shifts in pollinator composition and behavior cause slow interaction accumulation with area in plant–pollinator networks. *Ecology*, 93, 2329-2335.
- Butler, S.J., Vickery, J.A. y Norris, K. (2007). Farmland biodiversity and the footprint of agriculture. *Science*, 315, 381-384.
- CABI, (2017). Invasive Species Compendium: *Hirschfeldia incana* (shortpod mustard). Disponible en: <http://www.cabi.org/isc/datasheet/114820>. Último acceso en septiembre de 2017.
- Cabrera, A.L. y Zardini, E.M. (1993). *Manual de la flora de los alrededores de Buenos Aires*. ACME, Buenos Aires.
- Camp, M. y Best, L.B. (1994). Nest density and nesting success of birds in roadsides adjacent to rowcrop fields. *American Midland Naturalist*, 131, 347-358.
- Cardinale, B.J., Emmett Duffy, J., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P. *et al.* (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486, 59-67.
- Cerezo, A., Conde, M.C. y Poggio, S.L. (2011). Pasture area and landscape heterogeneity are key determinants of bird diversity in intensively managed farmland. *Biodiversity and Conservation*, 20, 2649-2667.
- Clarke, D.J., Pearce, K.A. y White, J.G. (2006). Powerline corridors: degraded ecosystems or wildlife havens? *Wildlife Research*, 33, 615-626.
- Closset-Kopp, D., Wasof, S. y Decocq, G. (2016). Using process-based indicator species to evaluate ecological corridors in fragmented landscapes. *Biological Conservation*, 201, 152-159.
- Cole, L.J., Brocklehurst, S., Robertson, R., Harrison, W. y McCracken, D.I. (2017). Exploring the interactions between resource availability and the utilisation of semi-natural habitats by insect pollinators in an intensive agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 246, 157-167.
- Concepción, E., Díaz, M. y Baquero, R. (2008). Effects of landscape complexity on the ecological effectiveness of agri-environment schemes. *Landscape Ecology*, 23, 135-148.

- Connelly, H., Povedaa, K. y Loebb, G. (2015). Landscape simplification decreases wild bee pollination services to strawberry. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 211, 51-56.
- Cook, R.R. y Quinn, J.F. (1998). An evaluation of randomization models for nested species subsets analysis. *Oecología*, 113, 584-592.
- Cook, W.M., Lane, K.T., Foster, B.L. y Holt, R.D. (2002). Island theory, matrix effects and species richness patterns in habitat fragments. *Ecology Letters*, 5, 619-623.
- Corbet, S.A. (2000). Conserving Compartments in Pollination Webs. *Conservation Biology*, 14, 1229-1231.
- Corbit, M., Marks, P.L. y Gardescu, S. (1999). Hedgerows as habitat corridors for forest herbs in central New York, USA. *Journal of Ecology*, 87, 220-232.
- Cranmer, L., McCollin, D. y Ollerton, J. (2012). Landscape structure influences pollinator movements and directly affects plant reproductive success. *Oikos*, 121, 562-568.
- Croxton, P.J., Hann, J.P., Greatorex-Davies, J.N. y Sparks, T.H. (2005). Linear hotspots? The floral and butterfly diversity of green lanes. *Biological Conservation*, 121, 579-584.
- Cully, A.C., Cully Jr., J.F. y R.D., H. (2003). Invasion of Exotic Plant Species in Tallgrass Prairie Fragments. *Conservation Biology*, 17, 990-998.
- Cunningham, S.A. (2000). Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. *Proceedings of the Royal Society B*, 267, 1149-1152.
- Chacoff, N.P., Vázquez, D.P., Lomáscolo, S.B., Stevani, E.L., Dorado, J. y Padrón, B. (2012). Evaluating sampling completeness in a desert plant-pollinator network. *Journal of Animal Ecology*, 81, 190-200.
- Chamberlain, D.E., Fuller, R.J., Bunce, R.G.H., Duckworth, J.C. y Shrubbs, M. (2000). Changes in the abundance of farmland birds in relation to the timing of agricultural intensification in England and Wales. *Journal of Applied Ecology* 37, 771-788.
- Chaneton, E.J., Omacini, M., Trebino, H.J. y León, R.J.C. (2001). Disturbios, dominancia y diversidad de especies nativas y exóticas en pastizales pampeanos húmedos. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Buenos Aires*, 53, 121-140.
- Chittka, L. y Schürkens, S. (2001). Successful invasion of a floral market. *Nature*, 411, 653.
- Daehler, C.C. (2003). Performance Comparisons of Co-Occurring Native and Alien Invasive Plants: Implications for Conservation and Restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 183-211.
- Dafni, A., Kevan, P.G. y Husband, B.C. (2005). *Practical pollination biology*. Enviroquest, Ltd edn, Cambridge (Ontario, Canada).
- De Cauwer, B., Reheul, D., Nijs, I. y Milbau, A. (2006). Effect of margin strips on soil mineral nitrogen and plant biodiversity. *Agronomy for Sustainable Development* 26, 117-126.
- De Groot, R.S. (1992). *Functions of Nature: Evaluation of Nature in Environmental Planning, Management and Decision Making*. Wolters-Noordhoff, Groningen
- de Groot, R.S., Wilson, M.A. y Boumans, R.M.J. (2002). A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological Economics*, 41, 393-408.
- de la Fuente, E.B. (2010). Impacto de la heterogeneidad del paisaje sobre la red trófica y la estabilidad del rendimiento del cultivo de soja en agroecosistemas de la Pampa Ondulada. In: *Tesis doctoral* (ed. Aires, UoB) Buenos Aires.
- de la Fuente, E.B., Suárez, S.A. y Ghera, C.M. (2006). Soybean weed community composition and richness between 1995 and 2003 in the Rolling Pampas (Argentina). *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 115, 229-236.

- De Snoo, G.R. y Van der Poll, R.J. (1999). Effect of herbicide drift on adjacent boundary vegetation. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 73, 1-6.
- Dearing, J., Battarbee, R., Dikau, R., Larocque, I. y Oldfield, F. (2006). Human–environment interactions: learning from the past. *Regional Environmental Change*, 6, 1-16.
- Devictor, V. y Jiguet, F. (2007). Community richness and stability in agricultural landscapes: the importance of surrounding habitats. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 120, 179-184.
- Devlaeminck, R., Bossuyt, B. y Hermy, M. (2005). Seed dispersal from a forest into adjacent cropland. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 107, 57-64.
- Devoto, M., Bailey, S., Craze, P. y Memmott, J. (2012). Understanding and planning ecological restoration of plant–pollinator networks. *Ecology Letters*, 15, 319-328.
- Didham, R.K. (2010). *Ecological Consequences of Habitat Fragmentation*. The University of Western Australia and CSIRO Ecosystem Sciences, Perth WA, Australia.
- Dormann, C.F., Frund, J., Blüthgen, N. y Gruber, B. (2009). Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2, 7-24.
- Dover, J. y Sparks, T. (2000). A review of the ecology of butterflies in British hedgerows. *Journal of Environmental Management*, 60, 51-63.
- Duelli, P. y Obrist, M.K. (2003). Regional biodiversity in an agricultural landscape: the contribution of seminatural habitat islands. *Basic and Applied Ecology*, 4, 129-138.
- Dunne, J.A., Williams, R.J. y Martinez, N.D. (2002). Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, 5, 558-567.
- Dupont, Y.L. y Olesen, J.M. (2009). Ecological modules and roles of species in heathland plant–insect flower visitor networks. *Journal of Animal Ecology*, 78, 346-353.
- Elberling, H. y Olesen, J.M. (2006). The structure of a high latitude plant–flower visitor system: the dominance of flies. *Ecography*, 22, 314-323.
- Elmqvist, T., Folke, C., Nystrom, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B. *et al.* (2003). Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1, 488-494.
- Ellis, E.C., Goldewijk, K.K., Siebert, S., Lightman, D. y Ramankutty, N. (2010). Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 589-606.
- Ellis, E.C. y Ramankutty, N. (2008). Putting people in the map: anthropogenic biomes of the world. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6, 439-447.
- Erickson, E.H. (1975). Effect of Honey Bees on Yield of Three Soybean Cultivars. *Crop Sci.*, 15, 84-86.
- Evans, D.M., Pocock, M.J.O. y Memmott, J. (2013). The robustness of a network of ecological networks to habitat loss. *Ecology Letters*, 16, 844-852.
- Evans, T.M., Cavers, S., Ennos, R., Vanbergen, A.J. y Heard, M.S. (2017). Florally rich habitats reduce insect pollination and the reproductive success of isolated plants. *Ecology and Evolution*, 7, 6507-6518.
- Ewers, R.M. y Didham, R.K. (2006). Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*, 81, 117-142.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487-515.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J. *et al.* (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14, 101-112.

- FAO (UN Food and Agriculture Organization) (2013). Pollination Services for Sustainable Agriculture. *Disponible en: http://www.fao.org/fileadmin/templates/aqphome/documents/Biodiversity-pollination/Pollination-FolderFlyer_web.pdf*. Último acceso el 20 Noviembre de 2017
- Fernández, F. y Sharkey, M.J. (2006). *Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical*. Sociedad Colombiana de Entomología y Univ. Nacional de Colombia, Bogota, D.C.
- Fernández, G.J., Posse, G., ferretti, V. y Gabelli, F.M. (2004). Bird–habitat relationship for the declining Pampas meadowlark populations in the southern Pampas grasslands. *Biological Conservation*, 115, 139-148.
- Ferreira, P.A., Boscolo, D. y Viana, B.F. (2013). What do we know about the effects of landscape changes on plant–pollinator interaction networks? *Ecological Indicators*, 31, 35-40.
- Fischer, J. y Lindenmayer, D.B. (2002). Treating the nestedness temperature calculator as a “black box” can lead to false conclusions. *Oikos*, 99, 193-199.
- Flynn, D.F.B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Trautman Richers, B., Lin, B.B. *et al.* (2009). Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters*, 12, 22-33.
- Foley, J.A., De Fries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R. *et al.* (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309, 570-574.
- Fontaine, C., Collin, C.L. y Dajoz, I. (2008). Generalist foraging of pollinators: diet expansion at high density. *Journal of Ecology*, 96, 1002-1010.
- Forman, R.T.T. (1981). Patches and structural components for a landscape ecology. *Bioscience*, 31, 733-744.
- Forman, R.T.T. (1995). *Land Mosaics: The Ecology of Landscape and Regions*. Cambridge University Press, Cambridge, Uk.
- Forman, R.T.T. y Godron, M. (1986). *Landscape ecology*. John Wiley y Sons, New York.
- Forman, R.T.T., Sperling, D., Bissonette, J.A., Clevenger, A.P., Cutshall, C.D., Dale, V.H. *et al.* (2003). *Road Ecology: Science and Solutions*. Island Press, Washington.
- Fort, H., Vázquez, D.P. y Lan, B.L. (2016). Abundance and generalisation in mutualistic networks: solving the chicken-and-egg dilemma. *Ecology Letters*, 19, 4-11.
- Forup, M.L. y Memmott, J. (2005). The restoration of plant-pollinator interactions in Hay Meadows. *Restoration Ecology*, 13, 265-274.
- Gámez-Virue´s, S., Perovic´, D.J., Gossner, M.M., Börschig, C., Blüthgen, N., de Jong, H. *et al.* (2015). Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nature Communications*, 20, 8568.
- Garibaldi, L.A., Aizen, M.A., Klein, A.M., Cunningham, S.A. y Harder, L.D. (2011a). Global growth and stability of agricultural yield decrease with pollinator dependence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 5909–5914.
- Garibaldi, L.A., Carvalheiro, L.G., Leonhardt, S.D., Aizen, M.A., Blaauw, B.R., Isaacs, R. *et al.* (2014). From research to action: enhancing crop yield through wild pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12, 439-447.
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Kremen, C., Morales, J.M., Bommarco, R., Cunningham, S.A. *et al.* (2011b). Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecology Letters*, 14, 1062–1072.
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M.A., Bommarco, R., Cunningham, S.A. *et al.* (2013). Wild Pollinators Enhance Fruit Set of Crops Regardless of Honey Bee Abundance. *Science*, 339, 1608-1611.

- Ghazoul, J. (2005). Pollen and seed dispersal among dispersed plants *Biological Reviews*, 80, 413-443.
- Ghazoul, J. (2006). Floral diversity and the facilitation of pollination. *Journal of Ecology*, 94, 295-304.
- Gibson, R.H., Pearce, S., Morris, R.J., Symondson, W.O. y Memmott, J. (2007). Plant diversity and land use under organic and conventional agriculture: a whole-farm approach. *Journal of Applied Ecology*, 44, 792-803.
- Goldwasser, L., Roughgarden, J. (1997). Sampling effects and the estimation of foodweb properties. *Ecology*, 78, 41-54.
- Gómez, J.M. (2000). Effectiveness of ants as pollinators of *Lobularia maritima*: effects on main sequential fitness components of the host plant. *Oecologia*, 122, 90-97.
- González, D.A., Solari, L.M., Cerezo, A., Zaccagnini, M.E. y Gavier-Pizarro, G. (2014). Conservación en agroecosistemas: importancia de remanentes de vegetación de escala espacial fina para aves insectívoras de la región pampeana y espinal. In: *Jornadas Nacionales de Ambiente Tandil*, Buenos Aires.
- González, E., Salvo, A., Defagó, M.T. y Valladares, G.R. (2016). A Moveable Feast: Insects Moving at the Forest-Crop Interface Are Affected by Crop Phenology and the Amount of Forest in the Landscap. *PLoS ONE*, 11, e0158836.
- Goosen, M. (1997). Internal fragmentation : the effects of roads, highways and powerline clearings on movements and mortality of rainforest vertebrates. In: *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities* (eds. Laurance, WF y Bierregard junior, RO). University of Chicago Press Chicago, pp. 241-255.
- Gotelli, N.J. y Graves, G.R. (1996). *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Goulson, D., Lepais, O., O'Connor, S., Osborne, J.L., Sanderson, R.A., Cussans, J. *et al.* (2010). Effects of land use at a landscape scale on bumblebee nest density and survival. *Journal of Applied Ecology*, 47, 1207-1215.
- Goulson, D., Nicholls, E., Botías, C. y E.L., R. (2015). Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science*, 347.
- Greenleaf, S.S., Williams, N.M., Winfree, R. y Kremen, C. (2007). Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*, 153, 589-596.
- Grime, J.P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*, 111, 1169-1194.
- Haddad, N.M. y Tewksbury, J.J. (2005). Low-Quality Habitat Corridors as Movement Conduits for Two Butterfly Species. *Ecological Applications*, 15, 250-257.
- Hallmann , C.A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H. *et al.* (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS ONE*, 12, e0185809.
- Hansen, D.M. y Galetti, M. (2009). Ecology: the forgotten megafauna. *Science*, 324, 42-43.
- Hanski, I. (1999). *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, UK.
- Hanski, I. y Ovaskainen, O. (2000). The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature*, 404, 755-758.
- Hanski, K. y Ovaskainen, O. (2003). Metapopulation theory for fragmented landscapes. *Theoretical Population Biology*, 64, 119-127.
- Hanski, L. y Gilpin, M. (1991). Metapopulation Dynamics: Brief History and Conceptual Domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42, 3-16.

- Hardman, C.J., Norris, K., Nevard, T.D., Hughes, B. y Potts, S.G. (2016). Delivery of floral resources and pollination services on farmland under three different wildlife-friendly schemes. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 220, 142-151.
- Harrell, F.E. (2001). *Regression modelling strategies*. Springer, New York, NY, US.
- Heap I., (2015). Group B/2 Resistant Shortpod Mustard (*Hirschfeldia incana*). The International Survey of Herbicide Resistant Weeds. Disponible en: <http://weedscience.org/details/case.aspx?ResistID=11008>. Último acceso en septiembre de 2017.
- Helm, A., Hanski, I. y Pärtel, M. (2006). Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. *Ecology Letters*, 9, 72-77.
- Herrera, L., Sabatino, M., Gastón, A. y Saura, S. (2016). Grassland connectivity explains entomophilous plant species assemblages in an agricultural landscape of the Pampa Region, Argentina. *Austral Ecology*, 42, 486-496.
- Herzon, I. y Helenius, J. (2008). Agricultural drainage ditches, their biological importance and functioning. *Biological Conservation*, 141, 1171-1183.
- Hess, G.H. y Fischer, R.A. (2001). Communicating clearly about conservation corridors. *Landscape and Urban Planning*, 55, 195-208.
- Hobbs, R.J. (1992). The Role of Corridors in Conservation: Solution or Bandwagon? . *TREE*, 7, 389-392.
- Hoehn, P., Tschardtke, T., Tylianakis, J.M. y Steffan-Dewenter, I. (2008). Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of the Royal Society B*, 275, 2283-2291.
- Hogsden, K.L. y Hutchinson, T.C. (2004). Butterfly assemblages along a human disturbance gradient in Ontario, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 82, 739-748.
- Holden, C. (2006). Report warns of looming pollination crisis in North America. *Science*, 314, 397.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I. y Tschardtke, T. (2010). How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids? *Journal of Animal Ecology*, 79, 491-500.
- Hopwood, J.L. (2008). The contribution of roadside grassland restorations to native bee conservation. *Biological Conservation*, 141, 2632-2640.
- Huston, M.A. (1994). *Biological Diversity: the Coexistence of Species in a Changing Landscape*. Cambridge University Press, Cambridge
- Inouye, D.W., Gill, D.E., Dudash, M.R. y Fenster, C.B. (1994). A model and lexicon for pollen fate. *American Journal of Botany*, 81, 1517-1530.
- Inouye, D.W., Larson, B.M.H., Ssymank, A. y Kevan, P.G. (2015). Flies and flowers III: Ecology of foraging and pollination. *Journal of Pollination Ecology*, 16, 115-133.
- INTA, (2017). Atlas de malezas: *Hirschfeldia incana* (L.) Lagrèze Fossatt. Disponible en: <http://rian.inta.gov.ar/atlasmalezas/atlasmalezasportal/DetalleMaleza.aspx?paqante=CXF&idmaleza=22840>. Último acceso en septiembre de 2017.
- Ives, A.R. y Carpenter, S.R. (2007). Stability and Diversity of Ecosystems. *Science*, 317, 58-62.
- Jackson, H.B. y Fahrig, L. (2012). What size is a biologically relevant landscape? . *Landscape Ecology*, 27, 929-941.
- Jackson, H.B. y Fahrig, L. (2014). Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Global Ecology and Biogeography*, 24, 52-63.
- Jacobs, J.H., Clark, S.J., Denholm, I., D., G., Stoaate, C. y Osborne, J. (2009). Pollination biology of fruit-bearing hedge-row plants and the role of flower-visiting insects in fruit-set. *Annals of Botany*, 104, 1397-1404.

- Jauker, F., Diek, T., Schwarzbach, F. y Wolters, V. (2009). Pollinator dispersal in an agricultural matrix: opposing responses of wild bees and hoverflies to landscape structure and distance from main habitat. *Landscape Ecology*, 24, 547-555.
- Jennersten, O. (1988). Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): Effects of Habitat Fragmentation on Visitation and Seed Set. *Conservation Biology*, 2, 359-366.
- Jha, S. y Vandermeer, J.H. (2009). Contrasting bee foraging in response to resource scale and local habitat management. *Oikos*, 118, 1174-1180.
- Jha, S. y Vandermeer, J.H. (2010). Impacts of coffee agroforestry management on tropical bee communities. *Biological Conservation*, 143, 1423-1431.
- Joenje, W. (1999). Measuring plant diversity in crop edges. In: *Proceedings of the 11th EWRS Symposium*. Basel, European Weed Research Society Doorwerth, p. 43.
- Jonsen, L.D. y Fahrig, L. (1997). Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure. *Landscape Ecology*, 12, 185-197.
- Jordano, P., Bascompte, J. y Olesen, J.M. (2003). Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters*, 6, 69-81.
- Jordano, P., Bascompte, J. y Olesen, J.M. (2006). The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. In: *From specialization to generalization in plant/pollinator interactions* (eds. Waser, NM y Ollerton, J). Univ. of Chicago Press., pp. 173-199.
- Jordano, P., Vázquez, D. y Bascompte, J. (2009). Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. In: *Ecología y evolución de interacciones planta-animal* (eds. Medel, R, Aizen, MA y Zamora, R). Universitaria Santiago de Chile pp. 17-42.
- Jørgensen, S. (2012). *Introduction to Systems Ecology*. CRC Press.
- Kaiser-Bunbury, C.N., Muff, S., Memmott, J., Muller, C.B. y Caflisch, A. (2010). The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative approach incorporating pollinator behaviour. *Ecology Letters*, 13, 442-452.
- Kallioniemi, E., Aström, J., Rusch, G.M., Dahle, S., Aström, S. y Gjershaug, J.O. (2017). Local resources, linear elements and mass-flowering crops determine bumblebee occurrences in moderately intensified farmlands. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 239, 90-100.
- Kanstrup, J. y Olesen, J.M. (2000). Plant-flower visitor interactions in a neotropical rain forest canopy: community structure and generalisation level. In: *The Scandinavian Association for Pollination Ecology honours Knut Fægri* (eds. Totland, Armbruster, WS, Fenster, C, Molau, U, Nilsson, LA, Olesen, JM et al.). The Norwegian Academy of Science and Letters Oslo, pp. 33-41.
- Kareiva, P., Watts, S., McDonald, R. y Boucher, T. (2007). Domesticated nature: shaping landscapes and ecosystems for human welfare. *Science*, 316, 1866-1869.
- Keals, N. y Mayer, J.D. (1991). The conservation status of ants communities along the Wubin-Perenjori Corridor. In: *Nature Conservation 2: The Role of Corridors* (eds. Saunders, DA y Hobbs, RJ). Surrey Beatty and Sons Chipping Norton, Australia, pp. 387-393.
- Kearns, C.A. (1992). Anthophilous Fly Distribution Across an Elevation Gradient. *The American Midland Naturalist*, 127, 172-182.
- Kearns, C.A. y Inouye, D.W. (1993). *Techniques for Pollination Biologists*, University Press of Colorado, Colorado
- Keitt, T.H. (2009). Habitat conversion, extinction thresholds, and pollination services in agroecosystems. *Ecological Applications*, 19, 1561-1573.

- Kéry, M., Matthies, D. y Spillmann, H.-H. (2000). Reduced fecundity and offspring performance in small populations of the declining grassland plants *Primula veris* and *Gentiana lutea*. *Journal of Ecology*, 88, 17-30.
- Kessler, M., Abrahamczyk, S., Bos, M., Buchori, D., Putra, D.D., Gradstein, S.R. *et al.* (2009). Alpha and beta diversity of plants and animals along a tropical land-use gradient. *Ecological Applications*, 19, 2142-2156.
- Klatt, B.K., Holzschuh, A., Westphal, C., Clough, Y., Smit, I., Pawelzik, E. *et al.* (2013). Bee pollination improves crop quality, shelf life and commercial value. *Proceedings of the Royal Society B*, 281, 20132440.
- Klaus, F., Bass, J., Marholt, L., Müller, B., Klatt, B.K. y Kormann, U. (2015). Hedgerows have a barrier effect and channel pollinator movement in the agricultural landscape. *Journal of Landscape Ecology*, 8, 23-31.
- Klecka, J., Hadrava¹, J., Biella, P. y Akter, A. (2018). Flower visitation by hoverflies (Diptera: Syrphidae) in a temperate plant-pollinator network. *PeerJ*, *in press*.
- Kleijn, D. y Snoeijs, G.I.J. (1997). Field boundary vegetation and the effects of agrochemical drift: botanical change caused by low levels of herbicide and fertilizer. *Journal of Applied Ecology*, 34, 1413-1425.
- Kleijn, D. y Sutherland, W.J. (2003). How effective are European agri-environment schemes in conserving and promoting biodiversity? *Journal of Applied Ecology*, 40, 947-969.
- Kleijn, D. y van Langevelde, F. (2006). Interacting effects of landscape context and habitat quality on flower visiting insects in agricultural landscapes. *Basic and Applied Ecology*, 7, 201-214.
- Kleijn, D. y Verbeek, M. (2000). Factors affecting the species composition of arable field boundary vegetation. *Journal of Applied Ecology*, 37, 256-266.
- Kleijn, D., Winfree, R., Bartomeus, I., Carvalheiro, L.G., Henry, M., Isaacs, R. *et al.* (2015). Delivery of crop pollination services is an insufficient argument for wild pollinator conservation. *Nature Communications*, 6.
- Klein, A.M., Vaissière, M.E., H., C.J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C. *et al.* (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society of London b*, 274, 303-313.
- Knight, M.E., Martin, A.P., Bishop, S., Osborne, J.L., Hale, R.J., Sanderson, A. *et al.* (2005). An interspecific comparison of foraging range and nest density of four bumblebee (*Bombus*) species. *Molecular Ecology*, 14, 1811-1820.
- Kremen, C., Williams, N.M., Bugg, R.L., Fay, J.P. y Thorp, R.W. (2004). The area requirements of an ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California. *Ecology Letters*, 7, 1109-1119.
- Kütt, L., Lõhmus, K., Rammi, I.-J., Paal, T. y Liira, J. (2016). The quality of flower-based ecosystem services in field margins and road verges from human and insect pollinator perspectives. *Ecological Indicators*, 70, 409-419.
- Kwak, N.M., Velterop, O. y van Andel, J. (1998). Pollen and gene flow in fragmented habitats. *Applied Vegetation Science*, 1, 37-54.
- La Notte, A., D'Amato, D., Mäkinen, H., Paracchini, M.L., Liqueste, C., Egoh, B. *et al.* (2017). Ecosystem services classification: A systems ecology perspective of the cascade framework. *Ecological Indicators*, 74, 392-402.
- Lander, T.A., Bebber, D.P., Choy, C.T.L., Harris, S.A. y Boshier, D.H. (2011). The circe principle explains how resource-rich land can waylay pollinators in fragmented landscapes. *Current Biology*, 21, 1302-1307.

- Larsen, T.H., Williams, N.M. y Kremen, C. (2005). Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 8, 538-547.
- Le Cœur, D., Baudry, J., Burel, F. y Thenail, C. (2002). Why and how we should study field boundary biodiversity in an agrarian landscape context. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 89, 23-40.
- Le Viol, I., Julliard, R., Kerbiriou, C., Redon (de), L., Carnino, N., Machon, N. *et al.* (2008). Plant and spider communities benefit differently from the presence of planted hedgerows in highway verges. *Biological Conservation*, 141, 1581-1590.
- Lee, P.L.M., Patel, R.M., Conlan, R.S., Wainwright, S.J. y Hipkin, C.R. (2004). Comparison of Genetic Diversities in Native and Alien Populations of Hoary Mustard (*Hirschfeldia incana* [L.] Lagreze-Fossat). *International Journal of Plant Sciences*, 165, 833-843.
- Lee, T.N. y Snow, A.A. (1998). Pollinator preferences and the persistence of crop genes in wild radish populations (*Raphanus raphanistrum*, Brassicaceae). *American Journal of Botany* 85, 333-339.
- Leimu, R., Mutikainen, P., Korichevas, J. y Fischer, M. (2006). How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? *Journal of Ecology*, 94, 942-952.
- Lentini, P.E., Gibbons, P., Fischer, J., Law, L., Hanspach, J. y T.G., M. (2012). Bats in a Farming Landscape Benefit from Linear Remnants and Unimproved Pastures. *PLoS ONE*, 7, 1-13.
- Lever, J.J., van Nes, E.H., Scheffer, M. y Bascompte, J. (2014). The sudden collapse of pollinator communities. *Ecology Letters*, 17, 350-359.
- Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15, 237-240.
- Levins, R. (1970). Complex systems. In: *Towards a theoretical biology* (ed. Waddington, CH) Chicago, pp. 73-88.
- Lichtenberg, E.M., Kennedy, C.M., Kremen, C., Batáry, P., Berendse, F., Bommarco, R. *et al.* (2017). A global synthesis of the effects of diversified farming systems on arthropod diversity within fields and across agricultural landscapes. *Global Change Biology*, 1-12.
- Liira, J., Schmidt, T., Aavik, T., Arens, P., Augenstein, I., Bailey, D. *et al.* (2008). Plant functional group composition and large-scale species richness in the agricultural landscapes of Europe. *Journal of Vegetation Science*, 19, 3-14.
- Lion, M.B., Garda, A.A. y Fonseca, C.R. (2014). Split distance: a key landscape metric shaping amphibian populations and communities in forest fragments. *Diversity and Distributions*, 20, 1245-1257.
- Ma, M., Tarmi, S. y Helenius, J. (2002). Revisiting the species-area relationship in a semi-natural habitat: floral richness in agricultural buffer zones in Finland. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 89, 137-148.
- MacArthur, R.H. y Wilson, E.O. (1967). *The Theory of island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Machera, M. (2006). La invasión de pastizales por especies exóticas: el papel de disturbios de diferentes escala espacial. In: *Facultad de Agronomía*. UBA Buenos Aires, p. 122.
- Marilus, J.C. y Schnack, J.A. (2002). Calliphoridae de la Argentina. Sistemática, ecología e importancia sanitaria (Insecta, Diptera). In: *Actualizaciones en Artropodología Sanitaria Argentina* (ed. Salomón, OSe). Fundación Mundo Sano Buenos Aires, pp. 23-37.

- Marini, L., Öckinger, E., Bergman, K.O., Jauker, B., Krauss, J., Kuussaari, M. *et al.* (2014). Contrasting effects of habitat area and connectivity on evenness of pollinator communities. *Ecography*, 37, 544-551.
- Marrero, H.J., Torretta, J.P., Vásquez, D.P., Hodara, K. y Medan, D. (2017). Exotic plants promote pollination niche overlap in an agroecosystem. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 239, 304-309.
- Marrero, H.J., Torretta, J.P. y Medan, D. (2014). Effect of land use intensification on specialization in plant-floral visitor interaction networks in the Pampas of Argentina. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 188, 63-71.
- Marshall, E.J.P. y Moonen, A.C. (2002). Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agricultura. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 89, 5-21.
- Martin, C. (2015). A re-examination of the pollinator crisis. *Current Biology*, 25, 11-15.
- Martínez-Ghersa, M.A. y Ghersa, C.M. (2005). Consecuencias de los recientes cambios agrícolas. *Ciencia Hoy*, 15, 37-45.
- Marzoca, A. (1976). *Manual de Malezas*. Editorial Hemisferio Sur, Buenos Aires.
- Matthews, T.J., Cottee-Jones, H.E.W. y Whittake, R.J. (2015). Quantifying and interpreting nestedness in habitat islands: a synthetic analysis of multiple datasets. *Biodiversity Research*, 21, 392-404.
- Matthies, D., Bräuer, I., Maibom, W. y Tschardtke, T. (2004). Population size and the risk of local extinction: empirical evidence from rare plants. *Oikos*, 105, 481-488.
- Mayer, C., Van Rossum, F. y Jacquemart, A.L. (2012). Evaluating pollen flow indicators for an insect-pollinated plant species. *Basic and Applied Ecology*, 13, 690-697.
- Mazía, C.N., Chaneton, E.J., Machera, M., Uchitel, A., Feler, M.V. y Ghersa, C.M. (2010). Antagonistic effects of large- and small-scale disturbances on exotic tree invasion in a native tussock grassland relict. *Biological Invasions*, 12, 3109-3122.
- McCann, K. (2007). Protecting biostructure. *Nature*, 446, 29.
- McCann, K., Hastings, A. y Huxel, G.R. (1998). Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, 395, 794-798.
- McCann, K.S. (2000). The diversity-stability debate. *Nature*, 405, 228-233.
- McLaughlin, A. y Mineau, P. (1995). The impact of agricultural practices on biodiversity. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 55, 201-212.
- Medan, D., Torretta, J.P., Hodara, K., De la Fuente, E. y Montaldo, N.H. (2011). Effects of agriculture expansion and intensification on the vertebrate and invertebrate diversity in the Pampas of Argentina. *Biodiversity and Conservation* 20, 3077-3100
- Memmott, J. (1999). The structure of a plant-pollinator food web. *Ecology Letters*, 2, 276-280.
- Memmott, J., Carvell, C., Pywell, R.F. y Craze, P.G. (2010). The potential impact of global warming on the efficacy of field margins sown for the conservation of bumble-bees. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 365, 2071-2079.
- Memmott, J. y Waser, N.M. (2002). Integration of alien plants into a native flower-pollinator visitation web. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 269, 2395-2399.
- Memmott, J., Waser, N.M. y Price, M.V. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings Biological Sciences*, 271, 2605-2611.
- Mercer, C., Cherrill, A., Tudor, G. y Andrews, M. (1999). Hedgerow plant communities: relationship with adjacent land use and aspect. *Aspects of Applied Biology*, 54, 345-352.

- Meyer, B., Jauker, F. y Steffan-Dewenter, I. (2009). Contrasting resource-dependent responses of hoverfly richness and density to landscape structure. *Basic and Applied Ecology*, 10, 178-186.
- Michener, C.D. (2000). *The Bees of the World*. The John Hopkins University Press, Baltimore and London
- Mills, J.N., Ellis, B.A., McKee, K.T., Maiztegui, J.I. y Childs, J.E. (1991). Habitat Associations and Relative Densities of Rodent Populations in Cultivated Areas of Central Argentina. *Journal of Mammalogy*, 72, 470-479.
- Ministerio de Agroindustria de Argentina (2017). Datos industriales, Estimaciones agrícolas. Disponible en: <https://datos.agroindustria.gob.ar/dataset/estimaciones-agricolas/archivo/95d066e6-8a0f-4a80-b59d-6f28f88eacd5>. Último acceso en noviembre de 2017.
- Molina, G.A.R., Poggio, S.L. y Ghersa, C.M. (2014). Epigeal arthropod communities in intensively farmed landscapes: Effects of land use mosaics, neighbourhood heterogeneity, and field position. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 192, 135-143.
- Monasterolo, M., Musicante, M.L., Valladares, G.R. y Salvo, A. (2015). Soybean crops may benefit from forest pollinators. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 202, 217-222.
- Morandin, L.A. y Winston, M.L. (2006). Pollinators provide economic incentive to preserve natural land in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 116, 289-292.
- Moreira, E.F., Boscolo, D. y Viana, B.F. (2015). Spatial Heterogeneity Regulates Plant-Pollinator Networks across Multiple Landscape Scales. *PLoS ONE*, 10, 1-19.
- Morris, R.J., Gripenberg, S., Lewis, O.T. y Roslin, T. (2014). Antagonistic interaction networks are structured independently of latitude and host guild. *Ecology Letters*, 17, 340-349.
- Morrone (2014). Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa* 3782.
- Müller, C.B., Adriaanse, I.C.T., Belshaw, R. y Godfray, H.C.J. (1999). The structure of an aphid-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, 68, 146-370.
- Munguira, M.L. y Thomas, J.A. (1992). Use of road verges by butterfly and burnet populations, and the effect of roads on adult dispersal and mortality. *Journal of Applied Ecology*, 29, 316-329.
- Murcia, C. (1995). Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 58-62.
- Musicante, M.L. (2013). Efectos de la fragmentación del hábitat sobre himenópteros antófilos (Insecta) en el Bosque Chaqueño Serrano. Tesis para optar por el título de Dra. en Ciencias Biológicas. IMBIV-CONICET y CIEC. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, p. 174.
- Naeem, S., Bunker, D.E., Hector, A., Loreau, M. y Peerings, C. (2009). *Biodiversity, ecosystem functioning and human wellbeing*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Naeem, S. y Li, S. (1997). Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature*, 390, 507-509.
- National Research Council (U.S.) , C.o.E.I.o.R.D. (2005). *Assessing and managing the ecological impacts of paved roads*. Washington, DC: National Academies Press.
- Nielsen, A. y Totland, Ø. (2014). Structural properties of mutualistic networks withstand habitat degradation while species functional roles might change. *Oikos*, 123, 323-333.
- Noriega, J.A., Hortal, J., Azcárate, F.M., Berg, M.P., Bonada, N., Briones, M.J.I. et al. (2017). Research trends in ecosystem services provided by insects. *Basic and Applied Ecology*, In press.

- NRC (2007). *Status of Pollinators in North America*. The National Academies Press, Washington, DC.
- O'Farrell, P.J. y Milton, S.J. (2006). Road verge and rangeland plant communities in the southern Karoo: exploring what influences diversity, dominance and cover. *Biodiversity and Conservation*, 15, 921-938.
- Öckinger, E. y Smith, H. (2008). Do corridors promote dispersal in grassland butterflies and other insects? *Landscape Ecology*, 23, 27-40.
- Öckinger, E. y Smith, H.G. (2007). Semi-natural grasslands as population sources for pollinating insects in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 44, 50-59.
- Okuyama, T. y Holland, J.N. (2008). Network structural properties mediate the stability of mutualistic communities. *Ecology Letters*, 11, 208-216.
- Oldroyd, B.P. (2007). What's killing American honey bees? *PLoS ONE*, 5, e168.
- Olesen, J.M., Dupont, Y.L., Hagen, M., Rasmussen, C. y Trøjelsgaard, K. (2012). *Structure and dynamics of pollination networks: the past, present and future*, Cambridge University Press.
- Olesen, J.M. y Jordano, P. (2002). Geographic patterns in plant–pollinator mutualistic networks. *Ecology*, 83, 2416-2424.
- Olson, D.M. y Wäckers, F.L. (2006). Management of field margins to maximize multiple ecological services. *Journal of Applied Ecology*, 44, 13-21.
- Ollerton, J., Winfree, R. y Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120, 321-326.
- Oostermeijer, J.G.B., Eijck, M.W. y Nijs, J.C.M. (1994). Offspring fitness in relation to population size and genetic variation in the rare perennial plant species *Gentiana pneumonanthe* (Gentianaceae). *Oecologia*, 97, 289-296.
- Orford, K.A., Vaughan, I.P. y Memmott, J. (2015). The forgotten flies: the importance of non-syrphid Diptera as pollinators. *Proceedings of the Royal Society B*, 282.
- Pärtel, M. y Zobel, M. (1999). Small-scale plant species richness in calcareous grasslands determined by the species pool, community age and shoot density. *Ecography*, 22, 153-159.
- Paruelo, J.M., Guerschman, J.P. y Verón, S.R. (2005). Expansión agrícola y cambios en el uso del suelo. *Ciencia Hoy*, 15, 14-23.
- Pasquet, R.S., Peltier, A., Hufford, M.B., Oudin, E., Saulnier, J., Paul, L. *et al.* (2008). Long-distance pollen flow assessment through evaluation of pollinator foraging range suggests transgene escape distances. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 13456-13461.
- Patefield, W.M. (1981). An efficient method of generating random $r \times c$ tables with given row and column totals. *Applied Statistics*, 30, 91-97.
- Penone, C., Machon, N., Julliard, R. y Le Viol, I. (2012). Do railway edges provide functional connectivity for plant communities in an urban context? *Biological Conservation*, 148, 126-133.
- Perfectti, F., Gómez, J.M. y Bosch, J. (2009). The functional consequences of diversity in plant–pollinator interactions. *Oikos*, 118, 1430-1440.
- Petanidou, T., Kallimanis, A.S., Tzanopoulos, J., Sgardelis, S.P. y Pantis, J.D. (2008). Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. *Ecology Letters*, 11, 564-575.

- Petersen, J.D. y Nault, B.A. (2014). Landscape diversity moderates the effects of bee visitation frequency to flowers on crop production. *Journal of Applied Ecology*, 51, 1347-1356.
- Peterson, A., Bartish, I.V. y Peterson, J. (2008). Effects of Population Size on Genetic Diversity, Fitness and Pollinator Community Composition in Fragmented Populations of *Anthericum liliago* L. *Plant Ecology*, 198, 101-110.
- Petit, S., Griffiths, L., Smart, S.S., Smith, G.M., Stuart, R.C. y Wright, S.M. (2004). Effects of area and isolation of woodland patches on herbaceous plant species richness across Great Britain. *Landscape Ecology*, 19, 463-471.
- Pickett, S.T.A. y Tompson, J.N. (1978). Patch Dynamics and Design of Nature Reserves. *Biological Conservation*, 13, 27-37.
- Pocock, M.J.O., Evans, D.M. y Memmott, J. (2012). The Robustness and Restoration of a Network of Ecological Networks. *Science*, 335, 973-977.
- Poggio, S.L. (2012). Cambios florísticos en comunidades de malezas: un marco conceptual basado en reglas de ensamblaje. *Ecología Austral*, 22, 150-158.
- Poggio, S.L., Chaneton, E.J. y Ghera, C.M. (2010). Landscape complexity differentially affects alpha, beta, and gamma diversities of plants occurring in fencerows and crop fields. *Biological Conservation*, 143, 2477-2486.
- Poggio, S.L., Chaneton, E.J. y Ghera, C.M. (2013). The arable plant diversity of intensively managed farmland: effects of field position and crop type at local and landscape scales. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 166, 55-64.
- Post, W.M. y Pimm, S.L. (1983). Community assembly and food web stability. *Mathematical Biosciences*, 64, 169-192.
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O. y Kunin, W.E. (2010). Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology y Evolution*, 25, 345-353.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G. y Willmer, P. (2003). Linking Bees and Flowers: How Do Floral Communities Structure Pollinator Communities? *Ecology*, 84, 2628-2642.
- Power, A.G. (2010). Ecosystem services and agriculture: tradeoffs and synergies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365, 2959-2971.
- Prinzing, A., Durka, W., Klotz, S. y Brandl, R. (2002). Which species become aliens? *Evolutionary Ecology Research*, 4, 385-405.
- Rademaker, M.C.J. y De Jong, T.J. (1998). Effects of flower number on estimated pollen transfer in natural populations of three hermaphroditic species: an experiment with fluorescent dye. *Journal of Evolutionary Biology*, 11, 623-641.
- Rader, R., Bartomeus, I., Garibaldi, L.A., Garratt, M.P.D., Howlett, B.G., Winfree, R. et al. (2016). Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113, 146-151.
- Rader, R., Edwards, W., Westcott, D.A., Cunningham, S.A. y Howlett, B.G. (2011). Pollen transport differs among bees and flies in a human-modified landscape. *Diversity and Distributions*, 17, 519-529.
- Raemakers, I.P., Schaffers, A.P., Sykora, K.V. y Heijerman, T. (2001). The importance of plant communities in road verges as habitats for insects. *Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology of the Netherlands Entomological Society (NEV)* 12 (2002), 101-106.

- Ramírez, C. (2013). Bordes de vías y banquetas, ¿a quién le sirven? In: *UNICENdivulga*. Instituto Multidisciplinario sobre Ecosistemas y Desarrollo Sustentable, UNICEN Tandil, Buenos Aires.
- Rand, T.A., Tylianakis, J.M. y Tschardtke, T. (2006). Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology Letters*, 9, 603-614.
- Rands, S.A. y Whitney, H.M. (2011). Field Margins, Foraging Distances and Their Impacts on Nesting Pollinator Success. *PLoS ONE*, 6, e25971.
- Ranta, P., Blom, T., Niemelä, J., Joensuu, E. y Siitonen, M. (1998). The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. *Biodiversity and Conservation*, 7, 385-403.
- Rapoport, E.H. (1996). The flora of Buenos Aires: low richness or mass extinction? *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, 22, 217-242.
- Redon (de), L., Le Viol, I., Jiguet, F., Machon, N., Scherc, O. y Kerbiriou, C. (2015). Road network in an agrarian landscape: Potential habitat, corridor or barrier for small mammals? *Oecologia*, 62, 58-65.
- Reitan, T. y Nielsen, A. (2016). Do not divide count data with count data; a story from pollination ecology with implications beyond *PLoS ONE*, 11, e0149129.
- Rezende, E.L., Jordano, P. y Bascompte, J. (2007). Effects of phenotypic complementarity and phylogeny on the nested structure of mutualistic networks. *Oikos*, 116, 1919-1929.
- Ricketts, T.H. (2001). The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *The American Naturalist*, 158, 87-99.
- Ricketts, T.H., Daily, G.C., Ehrlich, P.R. y Michener, C.D. (2004). Economic value of tropical forest to coffee production. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 101, 12579-12582.
- Ricketts, T.H., Regetz, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Bogdanski, A. et al. (2008). Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? *Ecology Letters*, 11, 499-515.
- Ries, L., Debinski, D.M. y Wieland, M.L. (2001). Conservation value of roadside prairie restoration to butterfly communities. *Conservation Biology*, 15, 401-411.
- Rivera-Hutinel, A., Bustamante, R.O., Marán, V.H. y Medel, R. (2012). Effects of sampling completeness on the structure of plant-pollinator networks. *Ecology*, 93, 1593-1603.
- Robinson, R.A. y Sutherland, W.J. (2002). Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology*, 39, 157-176.
- Rolls, E.C. (1999). Land of Grass: the Loss of Australia's Grasslands. *Australian Geographical Studies* 37, 197-213.
- Rosenberg, D.K., Noon, B.R. y Meslow, E.C. (1995). Towards definition of biological corridor. In: *Integrating People and Wildlife for a Sustainable Future* (eds. Bissonette, JA y Krausman, PR). The Wildlife Society Bethesda, MD, pp. 436-439.
- Rosenberg, D.K., Noon, B.R. y Meslow, E.C. (1997). Biological corridors: form, function and efficacy. *Bioscience*, 47, 677-687.
- Rosenzweig, M.L. (1995). *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Roubik, D.W. (1995). *Pollination of Cultivated Plants in the Tropics*. FAO Agricultural services bulletin Bull. 118, Rome, Italy.
- Sabatino, M., Maceira, N. y Aizen, M.A. (2010). Direct effects of habitat area on interaction diversity in pollination webs. *Ecological Applications*, 20, 1491-1497.

- Sáez, A., M., S. y Aizen, M.A. (2014). La diversidad floral del borde afecta la riqueza y abundancia de visitantes florales nativos en cultivos de girasol. *Ecología Austral*, 24, 94-102.
- Sala, O.E., Chapin, I.F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R. *et al.* (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 1770-1774.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J. y Margules, C.R. (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 5, 18-32.
- Scardina, H.L. (2012). Native Pollinators in Agricultural Hedgerows: An Alternative to Honeybee Colonies for Crop Pollination. ES Senior Thesis Projects. In: *University of California Berkely, EEUU.*, p. 17.
- Scheper, J., Bommarco, R., Holzschuh, A., Potts, S.G., Riedinger, V., Roberts, S.P.M. *et al.* (2015). Local and landscape-level floral resources explain effects of wildflower strips on wild bees across four European countries. *Journal of Applied Ecology*, 52, 1165-1175.
- Scheper, J., Holzschuh, A., Kuussaari, M., Potts, S.G., Rundlöf, M., Smith, H.G. *et al.* (2013). Environmental factors driving the effectiveness of European agrienvironmental measures in mitigating pollinator loss: a meta analysis. *Ecology Letters*, 16, 912-920.
- Schippers, P. y Joenje, W. (2002). Modelling the effect of fertiliser, mowing, disturbance and width on the biodiversity of plant communities of field boundaries. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 93, 351-365.
- Schneider, C. y Fry, G.L.A. (2001). The Influence of Landscape Grain Size on Butterfly Diversity in Grasslands. *Journal of Insect Conservation*, 5, 163-171.
- Schulke, B. y Waser, N.M. (2001). Long-distance pollinator flights and pollen dispersal between populations of *Delphinium nuttallianum*. *Oecologia*, 127, 239-245.
- Severns, P. (2003). Inbreeding and small population size reduce seed set in a threatened and fragmented plant species, *Lupinus sulphureus* ssp *kincaidii* (Fabaceae). *Biological Conservation*, 110.
- Simberloff, D.F. (1974). Equilibrium theory of island biogeography and ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 5, 161-182.
- Simberloff, D.F. y Cox, J. (1987). Consequences and Costs of Conservation Corridors. *Conservation Biology*, 1, 63-71.
- Smith, M.D. y Knapp, A.K. (2001). Size of the local species pool determines invasibility of a C4 – dominated grassland. *Oikos*, 92, 55-61.
- Soares, R.G.S., Ferreira, P.A. y Lopes, L.E. (2017). Can plant-pollinator network metrics indicate environmental quality? *Ecological Indicators*, 78, 361-370.
- Soliveres, S., Manning, P., Prati, D., Gossner, M.M., Alt, F., Arndt, H. *et al.* (2016). Locally rare species influence grassland ecosystem multifunctionality. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 371.
- Soriano, A. y Aguiar, M.R. (1998). Estructura y funcionamiento de agroecosistemas. *Ciencia e Investigación*, 50, 63-74.
- Soriano, A., León, R.J.C., Sala, O.E., Lavado, R.S. y Deregibus, V.A. (1991). Río de la Plata Grasslands. In: *Natural Grasslands. Introduction and Western Hemisphere. Ecosystems of the World 8* (ed. Coupland, RT). Elsevier Amsterdam, pp. 367-407.
- Sosnoskie, L.M., Luschei, E.C. y Fanning, M.A. (2007). Field Margin Weed-Species Diversity in Relation to Landscape Attributes and Adjacent Land Use. *Weed Science*, 55, 129-136.
- Sotherton, N.W. (1984). Land use changes and the decline of farmland wildlife an appraisal of the set-aside approach. *Biological Conservation*, 83, 259-268.

- Soulé, M.E., Bolger, D.T., Alberts, A.C., Wrights, J., Sorice, M. y Hill, S. (1988). Reconstructed Dynamics of Rapid Extinctions of Chaparral-Requiring Birds in Urban Habitat Islands *Conservation Biology*, 2, 75-92.
- Spencer, M. y Warren, P.H. (1996). The Effects of Habitat Size and Productivity on Food Web Structure in Small Aquatic Microcosms. *Oikos*, 75, 419-430.
- Spiesman, B.J. y Inouye, D.W. (2013). Habitat loss alters the architecture of plant-pollinator interaction networks. *Ecology*, 94, 2688-2696.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C. y Tschardtke, T. (2002). Scale-dependent effects of landscape structure on three pollinator guilds. *Ecology*, 83, 1421-1432.
- Steffan-Dewenter, I. y Tschardtke, T. (1999). Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia*, 121, 432-440.
- Steffan-Dewenter, I. y Westphal, C. (2008). The interplay of pollinator diversity, pollination services and landscape change. *Journal of Applied Ecology*, 45, 737-741.
- Stephens, D.W. y Krebs, J.R. (1986). *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. .
- Suarez, A.W., Bolger, D.T. y Case, T.J. (1998). Effects of fragmentation and invasion on native ant communities in coastal southern California. *Ecology*, 79, 2014-2056.
- Sugiura, S. (2010). Species interactions–area relationships: biological invasions and network structure in relation to island area. *Proceedings Biological Sciences*, 277, 1807-1815.
- Sutherland, J.P., Sullivan, M.S. y Poppy, G.M. (2001). Distribution and abundance of aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae) in wildflower patches and field margin habitats. *Agricultural and Forest Entomology*, 3, 57-64.
- Sutter, L., Jeanneret, P., Bartual, A.M., Bocci, G. y Albrecht, M. (2017). Enhancing plant diversity in agricultural landscapes promotes both rare bees and dominant crop-pollinating bees through complementary increase in key floral resources. *Journal of Animal Ecology*, en prensa.
- Szpeiner, A., Martínez-Ghersa, M.A. y Ghersa, C.M. (2007). Agricultura pampeana, corredores biológicos y biodiversidad. *Ciencia Hoy*, 17, 38-46.
- Taki, H., Okabe, K., Yamaura, Y., Matsuura, T., Sueyoshi, M., Makino, S. *et al.* (2010). Effects of landscape metrics on *Apis* and non-*A-pis* pollinators and seed set in common buckwheat. *Basic and Applied Ecology*, 11, 594-602.
- Tallis, H., Kareiva, P., Marvier, M. y Chang, A. (2008). An ecosystem services framework to support both practical conservation and economic development. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 9457-9464.
- Tewksbury, J.J., Levey, D.J., Haddad, N.M., Sargent, S., Orrock, J.L., Weldon, A. *et al.* (2002). Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99, 12923-12926.
- Thébaud, E. y Fontaine, C. (2010). Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*, 329, 853-856.
- Thomas, J.A., Telfer, M.G., Roy, D.B., Preston, C.D., Greenwood, J.J.D., Asher, J. *et al.* (2004). Comparative losses of British butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis. *Science*, 303, 1879-1881.
- Thomson, J.D. y Eisenhart, K.S. (2003). Rescue of stranded pollen grains by secondary transfer. *Plant Species Biology*, 18, 67-74.
- Tikka, P.M., Högmander, H. y Koski, P.S. (2001). Road and railway verges serve as dispersal corridors for grassland plants. *Landscape Ecology*, 16, 659-666.

- Tognetti, P.M., Chaneton, E.J., Omacini, M., Trebino, H.J. y León, R.J.C. (2010). Exotic vs. native plant dominance over 20 years of old-field succession on set-aside farmland in Argentina. *Biological Conservation*, 143, 2494-2503.
- Torretta, J.P. y Poggio, S.L. (2013). Species diversity of entomophilous plants and flower-visiting insects is sustained in the field margins of sunflower crops. *Journal of Natural History*, 47, 139–165.
- Traveset, A., Heleno, R., Chamorro, S., Vargas, P., McMullen, C.K., Castro-Urgal, R. *et al.* (2013). Invaders of pollination networks in the Galápagos Islands: emergence of novel communities. *Proceedings of the Royal Society B*, 280.
- Traveset, A., Tur, C., Trøjelsgaard, K., Heleno, R., Castro-Urgal, R. y Olesen, J.M. (2016). Global patterns of mainland and insular pollination networks. *Global Ecology and Biogeography*, 25, 880-890.
- Trøjelsgaard, K. y Olesen, J.M. (2013). Macroecology of pollination networks. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 149-162.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. y Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8, 857–874.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P. *et al.* (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87, 661-685.
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J. y Wardle, D.A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11, 1351-1363.
- Tylianakis, J.M., Etienne, L., Nielsen, A. y Bascompte, J. (2010). Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation*, 143, 2270–2279.
- Tylianakis, J.M., Tscharntke, T. y Lewis, O.T. (2007). Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature*, 445, 202-205.
- Ulrich, W. y Almeida-Neto, M. (2012). On the meanings of nestedness: back to the basics. *Ecography*, 35, 865-871.
- Ulrich, W. y Gotelli, N.J. (2007). Null model analysis of species nestedness patterns. *Ecology*, 88, 1824-1831.
- Ulrich, W. y Gotelli, N.J. (2012). A null model algorithm for presence–absence matrices based on proportional resampling. *Ecological Modelling*, 224, 20-27.
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M.A., Alcántara, J.M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M. *et al.* (2015). Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology*, 29, 299-307.
- Van Geert, A., Triest, L. y Van Rossum, F. (2014). Does the surrounding matrix influence corridor effectiveness for pollen dispersal in farmland? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 16, 180-189.
- Van Geert, A., Van Rossum, F. y Triest, L. (2008). Genetic diversity in adult and seedling populations of *Primula vulgaris* in a fragmented agricultural landscape. *Conservation Genetics*, 9, 845-853.
- Van Geert, A., Van Rossum, F. y Triest, L. (2010). Do linear landscape elements in farmland act as biological corridors for pollen dispersal? *Journal of Ecology*, 98, 178-187.
- Van Rossum, F. (2009). Pollen dispersal and genetic variation in an early-successional forest herb in a peri-urban forest. *Plant Ecology*, 11, 725-737.

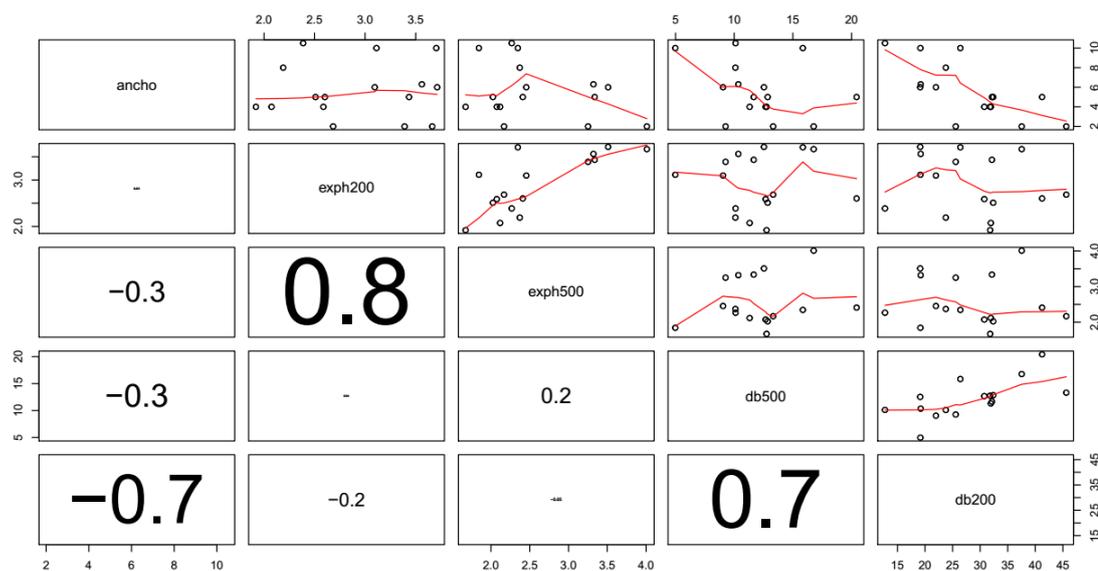
- Van Rossum, F. (2010). Reproductive success and pollen dispersal in urban populations of an insect-pollinated hay-meadow herb. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12, 21-29.
- Van Rossum, F., Echchgadda, G., Szabadi, I. y Triest, L. (2002). Commonness and long-term survival in fragmented habitats: *Primula elatior* as study case. *Conservation Biology*, 16, 1286–1295.
- Van Rossum, F., Stiers, I., Van Geert, A., Triest, L. y Hardy, O.J. (2011). Fluorescent dye particles as pollen analogues for measuring pollen dispersal in an insect-pollinated forest herb. *Oecologia*, 165, 663-674.
- Van Rossum, F. y Triest, L. (2010). Pollen dispersal in an insect-pollinated wet meadow herb along an urban river. *Landscape and Urban Planning*, 95, 201-208.
- Van Rossum, F. y Triest, L. (2012). Stepping-stone populations in linear landscape elements increase pollen dispersal between urban forest fragments. *Plant Ecology and Evolution*, 145, 332-340.
- Vanbergen, A.J., Woodcock, B.A., Heard, M.S. y Chapman, D.S. (2017). Network size, structure and mutualism dependence affect the propensity for plant–pollinator extinction cascades. *Functional Ecology*, 31, 1285-1293.
- Vanbergen, A.J. and the Insect Pollinators Initiative (2013). Threats to an ecosystem service: pressures on pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11, 251-259.
- Vázquez, D.P. y Aizen, M.A. (2003). Null model analyses of specialization in plant–pollinator interactions. *Ecology*, 84, 2493-2501.
- Vázquez, D.P. y Aizen, M.A. (2006). Community-wide patterns of specialization in plant–pollinator interactions revealed by null-models. In: *Plant–pollinator interactions: from specialization to generalization* (eds. Waser, NM y Ollerton, J). University of Chicago Press; Chicago, pp. 200-219.
- Vázquez, D.P., Melián, C.J., Williams, N.M., Blüthgen, N., Krasnov, B.R. y Poulin, R. (2007). Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Synthesizing Ecology*, 116, 1120-1127.
- Vázquez, D.P., Morris, W.F. y Jordano, P. (2005). Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. *Ecology Letters*, 8, 1088-1094.
- Veddeler, D., Klein, A.M. y Tschardtke, T. (2006). Contrasting responses of bee communities to coffee flowering at different spatial scales. *Oikos*, 112, 594-601.
- Vermeulen, H.J.W. (1993). The composition of the carabid fauna on poor sandy road-side verges in relation to comparable open areas. *Biodiversity and Conservation*, 2, 331-350.
- Vermeulen, H.J.W. y Opdam, P.F.M. (1995). Effectiveness of roadside verges as dispersal corridors for small ground-dwelling animals: A simulation study. *Landscape and Urban Planning*, 31, 233-248.
- Vieira, M.V., Olifiers, N., Delciellos, A.C., Antunes, V.Z., Bernardo, L.R., Grelle, C.E.V. et al. (2009). Land use vs. fragment size and isolation as determinants of small mammal composition and richness in Atlantic Forest remnants. *Biological Conservation*, 142, 1191–1200.
- Vilà, M., Bartomeus, I., Dietzsch, A.C., Petanidou, T., Steffan-Dewenter, I., Stout, J.C. et al. (2009). Invasive plant integration into native plant–pollinator networks across Europe. *Proceedings Biological Sciences*, 279, 3887-38893.

- Wagenius, S., Lonsdorf, E. y Neuhauser, C. (2007). Patch aging and the S-allee effect: Breeding system effects on the demographic response of plants to habitat fragmentation. *American Naturalist*, 169, 383-397.
- Wang, Y., Ding, P., Chen, S. y Zheng, G. (2013). Nestedness of bird assemblages on urban woodlots: implications for conservation. *Landscape and Urban Planning*, 111, 59-67.
- Waser, N.M., Chittka, L., Price, M.V., Williams, N.M. y Ollerton, J. (1996). Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77, 1043-1060.
- Waser, N.M. y Price, M.V. (1982). A Comparison of Pollen and Fluorescent Dye Carry-Over by Natural Pollinators of *Ipomopsis Aggregata* (Polemoniaceae). *Ecology*, 63, 1168-1172.
- Wehling, S. y Diekmann, M. (2008). Factors influencing the spatial distribution of forest plant species in hedgerows of North-western Germany. *Biodiversity and Conservation*, 17, 2799-2813.
- Weibull, A.-C., Bengtsson, J. y Nohlgren, E. (2000). Diversity of butterflies in the agricultural landscape: the role of farming system and landscape heterogeneity. *Ecography*, 23, 743-750.
- Weibull, A.-N., Östman, O. y Granqvist, A. (2003). Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. *Biodiversity and Conservation*, 12, 1335-1355.
- Weiner, C.N., Werner, M., Linsenmair, K.E. y Blüthgen, N. (2011). Land use intensity in grasslands: Changes in biodiversity, species composition and specialisation in flower visitor networks. *Basic and Applied Ecology*, 12, 292-299.
- Westphal, C., Bommarco, R., Carré, G., Lamborn, E., Morrison, N., Petanidou, T. *et al.* (2008). Measuring bee diversity in different European habitats and biogeographical regions. *Ecological Monographs*, 78, 653-671.
- Whittaker, R.J. (1998). *Island theory and conservation. Island Biogeography: Ecology, Evolution, and Conservation*. Oxford University Press, New York.
- Wilcock, C. y Neiland, R. (2002). Pollination failure in plants: Why it happens and when it matters. *Trends in Plant Science*, 7, 270-277.
- Wilson, E.O. y Willis, E.O. (1975). *Applied biogeography*. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Winfree, R., Aguilar, A., Vázquez, D.P., LeBuhn, G. y Aizen, M.A. (2009). A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology*, 90, 2068-2076.
- Winfree, R., Bartomeus, I. y Cariveau, D.P. (2011). Native Pollinators in Anthropogenic Habitats. *Annual Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 42, 1-22.
- Winfree, R., Griswold, T. y Kremen, C. (2007a). Effect of Human Disturbance on Bee Communities in a Forested Ecosystem. *Conservation Biology*, 21, 213-223.
- Winfree, R., Williams, N.M., Dushoff, J. y Kremen, C. (2007b). Wild bees provide insurance against ongoing honey bee losses. *Ecology Letters*, 10, 1105-1113.
- Winfree, R., Williams, N.M., Gaines, H., Ascher, J. y Kremen, C. (2008). Wild pollinators provide the majority of crop visitation across land use gradients in New Jersey and Pennsylvania. *Journal of Applied Ecology*, 45, 793-802.
- Wojcik, V.A. y Buchmann, S. (2012). Pollinator conservation and management on electrical transmission and roadside rights-of-way: A review. *Journal of Pollination Ecology*, 7, 16-26.
- Wolff, A., Dieuleveut, T., Martin, J.-L. y Bretagnolle, V. (2002). Landscape context and little bustard abundance in a fragmented steppe: implications for reserve management in mosaic landscapes. *Biological Conservation*, 107, 211-220.

- Wratten, S.D., Bowie, M.H., Hickman, J.M., Evans, A.M., Sedcole, J.R. y Tylianakis, J.M. (2003). Field boundaries as barriers to movement of hover flies (Diptera: Syrphidae) in cultivated land. *Oecologia*, 134, 605-611.
- Wright, D.H., Patterson, B.D., Mikkelsen, G.M., Cutler, A. y Atmar, W. (1998). Comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia*, 113, 1-20.
- Young, A., Boyle, T. y Brown, T. (1996). The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 413-418.
- Zarlavsky, G.E. (2014). *Histología Vegetal: Técnicas simples y complejas*. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires.
- Zulian, G., Maes, J. y Paracchini, M.L. (2013). Linking land cover data and crop yields for mapping and assessment of pollination services in Europe. . *Land*, 2, 472-492.
- Zurbuchen, A., Landert, L., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S. y Dom, S. (2010). Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biological Conservation*, 143, 669-676.
- Zuur, A., Ieno, E. y Elphick, C. (2009). A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1, 3-14.
- Zuur, A.F., Hilbe, J.M. y Ieno, E.N. (2013). *A Beginner's Guide to GLM and GLMM with R: A Frequentist and Bayesian Perspective for Ecologists*, Newburgh, UK.

Anexos

Anexo I – Correlograma - Capítulo 2



Correlograma para detectar colinealidad entre las variables explicativas (ancho; exp200 y exp500=índices de diversidad de hábitat a 200 y 500 m, respectivamente; db500 y db200=índices de densidad de bordes a 200 y 500 m, respectivamente).

Anexo II – Especies de plantas entomófilas y abundancia de sus unidades florales (A), y morfo-especies de visitantes florales y su abundancia (B), encontrados en los sitios muestreados durante las temporadas de muestreo 2013-2014 y 2014-2015 - Capítulo 2

Anexo II.A

FAMILIA	ESPECIE	ABUNDANCIA DE FLORES	SITIOS PRESENTES	ORIGEN
Apiaceae	<i>Ammi majus</i> L.	38	4	E
Apiaceae	<i>Ammi visnaga</i> (L.) Lam.	127	2	E
Apiaceae	<i>Conium maculatum</i> L.	283	6	E
Apiaceae	<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist	68	2	N
Apiaceae	<i>Eryngium ebracteatum</i> Lam.	718	4	N
Apiaceae	<i>Eryngium elegans</i> Cham. y Schltld	955	5	N
Apiaceae	<i>Eryngium pandanifolium</i> Cham. y Schltld.	253	4	N
Apiaceae	<i>Foeniculum vulgare</i> Mill.	3	1	E
Araliaceae	<i>Hydrocotyle bonaeriensis</i> Lam.	3078	12	N
Iridaceae	<i>Sisyrinchium angustifolium</i> Lam.	4	1	N
Asteraceae	<i>Anthemis cotula</i> L.	698	4	E
Asteraceae	<i>Carduus acanthoides</i> L.	673	15	E
Asteraceae	<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	24	4	E

Asteraceae	<i>Crepis setosa</i> Hallier f.	15	3	E
Asteraceae	<i>Eclipta prostrata</i> (L.) L.	53	3	N
Asteraceae	<i>Eupatorium</i> sp.	468	6	N
Asteraceae	<i>Gamochaeta</i> sp.	115	1	N
Asteraceae	<i>Hypochaeris radicata</i> L.	28	3	E
Asteraceae	<i>Lactuca serriola</i> L.	27	2	E
Asteraceae	<i>Matricaria recutita</i> L.	318	12	E
Asteraceae	<i>Solidago chilensis</i> Meyen	1	1	N
Asteraceae	<i>Sonchus oleraceus</i> L.	8	3	E
Campanulaceae	<i>Triodanis perfoliata</i> (L.) Nieuwl.	26	6	N
Campanulaceae	<i>Wahlenbergia linarioides</i> (Lam.) A. DC.	13	2	N
Brassicaceae	<i>Diplotaxis tenuifolia</i> (L.) DC	49	1	E
Brassicaceae	<i>Hirschfeldia incana</i> (L.) Lagr.-Foss.	835	14	E
Brassicaceae	<i>Raphanus sativus</i> L.	1	2	E
Dipsacaceae	<i>Dipsacum sativus</i> (L.) Honck.	35	7	E
	<i>Alternanthera philoxeroides</i> (Mart.)			
Amaranthaceae	Griseb. f. philoxeroides	179	3	N
Amaranthaceae	<i>Amaranthus albus</i> L.	250	5	E
Amaranthaceae	<i>Amaranthus muricatus</i> (Moq.) Hieron.	169	4	N
	<i>Chenopodiastum murale</i> (L.) S.			
Amaranthaceae	Fuentes, Uotila y Borsch	14	3	E
Caryophyllaceae	<i>Silene antirrhina</i> L.	1	1	E
Caryophyllaceae	<i>Silene gallica</i> L.	22	4	E
	<i>Spergularia ramosa</i> (Cambess.) D.			
Caryophyllaceae	Dietr.	5	1	N
Portulacaceae	<i>Portulaca oleracea</i> L.	7	2	E
Commelinaceae	<i>Commelina erecta</i> L.	1	1	N
Cucurbitaceae	<i>Cucurbita maxima</i> Duchesne	1	1	N
Myrsinaceae	<i>Anagallis arvensis</i> L.	78	4	E
Fabaceae	<i>Adesmia bicolor</i> (Poir.) DC	52	3	N
Fabaceae	<i>Glycine max</i> L.	19	1	E
Fabaceae	Medicago lupulina L.	1581	10	E
Fabaceae	<i>Medicago sativa</i> L.	30	3	E
Fabaceae	<i>Melilotus albus</i> Desr.	4814	16	E
Fabaceae	<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Lam.	178	7	E
Fabaceae	<i>Poiretia tetraphylla</i> (Poir.) Burkart	7	2	N
Fabaceae	<i>Rhynchosia senna</i> Gillies ex Hook.	1	1	N
Fabaceae	<i>Trifolium repens</i> L.	81	7	E
Gentianaceae	<i>Centaurium pulchellum</i> (Sw.) Druce	402	9	E
	<i>Borreria dasycephala</i> (Cham. y			
Rubiaceae	Schltl.) Bacigalupo y E.L. Cabral	11	2	N
Geraniaceae	<i>Geranium</i> sp1	2	1	N

Boraginaceae	<i>Heliotropium curassavicum</i> L.	118	1	N
Lamiaceae	<i>Scutellaria racemosa</i> Pers.	3	2	N
	<i>Agalinis communis</i> (Cham. y Schltld.)			
Orobanchaceae	D'Arcy	19	6	N
Verbenaceae	<i>Glandularia peruviana</i> (L.) Small	68	2	N
Verbenaceae	<i>Glandularia tenera</i> (Spreng.) Cabrera	27	1	N
Verbenaceae	<i>Phyla canescens</i> (Kunth) Greene	62	4	N
Verbenaceae	<i>Verbena bonaerensis</i> L.	152	11	N
Verbenaceae	<i>Verbena gracilescens</i> (Cham.) Herter	31	2	N
	<i>Verbena intermedia</i> Gillies y Hook. ex			
Verbenaceae	Hook.	290	7	N
Verbenaceae	<i>Verbena montevidensis</i> Spreng.	594	4	N
Violaceae	<i>Viola arvensis</i> Murray	7	3	N
Malvaceae	<i>Modiolastrum gilliesii</i> (Steud.) Krapov.	2	1	N
	<i>Ludwigia grandiflora</i> (Michx.) Greuter			
	y Burdet ssp. <i>hexapetala</i> (Hook. y			
Onagraceae	Arn.) G.L. Nesom y Kartesz	19	1	N
Onagraceae	<i>Oenothera mollissima</i> L.	7	4	N
Oxalidaceae	<i>Oxalis</i> sp1	1	1	N
Scrophulariaceae	<i>Verbascum thapsus</i> L.	10	1	N
Solanaceae	<i>Physalis viscosa</i> L.	11	4	N
Solanaceae	<i>Solanum glaucophyllum</i> Desf.	7	2	N
Solanaceae	<i>Solanum pilcomayense</i> Morong.	30	1	N
Solanaceae	<i>Solanum</i> sp1	86	10	N
Solanaceae	<i>Solanum</i> sp2	3	1	N
Solanaceae	<i>Solanum sisymbriifolium</i> Lam.	5	1	N

Anexo II.B

FAMILIA	Especie	ABUNDANCIA	SITIOS	
			PRESENTES	ORIGEN
Trochilidae	<i>Chlorostilbon lucidus</i> (Shaw)	1	1	N
Ectobiidae	<i>Pseudomops neglecta</i> Shelford	10	7	N
Cantharidae	(Cantharidae) sp1	8	5	N
Cantharidae	(Cantharidae) sp2	7	7	N
Cantharidae	<i>Chauliognathus scriptus</i> (Germ.)	172	17	N
Chrysomelidae	(Chrysomelidae) sp1	1	1	N
Chrysomelidae	(Chrysomelidae) sp2	1	1	N
Chrysomelidae	(Chrysomelidae) sp3	4	2	N
Chrysomelidae	(Chrysomelidae) sp4	40	9	N
Chrysomelidae	(Chrysomelidae) sp7	23	9	N

Chrysomelidae	<i>Bruchidius endotubercularis</i> (Arora)	2	2	E
Chrysomelidae	<i>Dachrys cruciata</i> (Lacordaire)	8	2	N
Chrysomelidae	<i>Diabrotica speciosa</i> (Germ.)	85	17	N
Chrysomelidae	<i>Lexiphanes biplagiatus</i> (Boheman)	17	5	N
Chrysomelidae	<i>Lexiphanes coenobita</i> (Suffrian)	2	2	N
Chrysomelidae	<i>Spintherophyta</i> sp1	6	5	N
Chrysomelidae	<i>Spintherophyta</i> sp2	12	5	N
Coccinelidae	(Coccinelidae) sp1	1	1	N
Coccinelidae	<i>Cycloneda ancoralis</i> (Germ.)	5	3	N
Coccinelidae	<i>Cycloneda sanguinea</i> L.	6	5	E
Coccinelidae	<i>Eriopis connexa</i> (Germ.)	8	4	N
Curculionidae	(Curculionidae) sp1	5	4	N
Curculionidae	(Curculionidae) sp3	2	2	N
Elateridae	(Elateridae) sp1	1	1	N
Lampyridae	<i>Photinus fuscus</i> (Germ.)	2	2	N
Melyridae	<i>Astylus quadrilineatus</i> (Germ.)	160	11	N
Mordellidae	(Mordellidae) sp1	3	3	N
Agromyzidae	(Agromyzidae) sp3	1	1	N
Agromyzidae	(Agromyzidae) sp6	1	1	N
Agromyzidae	(Agromyzidae) sp7	1	1	N
Agromyzidae	(Agromyzidae) sp4	6	4	N
Anthomyiidae	(Anthomyiidae) sp1	18	6	N
Anthomyiidae	(Anthomyiidae) sp2	8	3	N
Anthomyiidae	(Anthomyiidae) sp3	7	2	N
Anthomyiidae	(Anthomyiidae) sp4	1	1	N
Anthomyiidae	(Anthomyiidae) sp5	1	1	N
Asilidae	(Asilidae) sp1	1	1	N
Asilidae	(Asilidae) sp2	1	1	N
Asilidae	(Asilidae) sp3	1	1	N
Asilidae	<i>Atomosia</i> sp1	1	1	N
Asilidae	<i>Lastaurina ardens</i> (Wiedemann)	1	1	N
Bibionidae	(Bibionidae) sp1	1	1	N
Bombyliidae	(Bombyliidae) sp1	1	1	N
Bombyliidae	(Bombyliidae) sp2	5	1	N
Bombyliidae	<i>Parasystoechus</i> sp1	14	7	N
Calliphoridae	(Calliphoridae) sp1	1	2	N
Calliphoridae	<i>Chrysomya albiceps</i> (Wiedemann)	7	3	E
Calliphoridae	<i>Cochliomyia hominivorax</i> (Coquerel)	2	1	N
Calliphoridae	<i>Cochliomyia macellaria</i> (Fabricius)	35	10	N
Calliphoridae	<i>Lucilia ochricornis</i> (Wiedemann)	3	2	N
Calliphoridae	<i>Paralucilia pseudolyrcea</i> (Mello)	7	1	N
Calliphoridae	<i>Phaenicia cluvia</i> (Walker)	1	1	N

Calliphoridae	<i>Sarconesia chlorogaster</i> (Wiedemann)	1	2	N
Conopidae	(Conopidae) sp1	2	2	N
Culicidae	(Culicidae) sp1	3	3	N
Fanniidae	(Fanniidae) sp1	2	2	N
Fanniidae	<i>Euryomma</i> sp1	1	1	N
Muscidae	(Coenosiini) sp.1	1	4	N
Muscidae	(Limnophorini) sp1	1	3	N
Muscidae	(Muscidae) sp1	3	3	N
Muscidae	(Muscidae) sp2	3	3	N
Muscidae	(Muscidae) sp3	1	3	N
Muscidae	(Muscidae) sp4	1	1	N
Muscidae	(Muscidae) sp5	1	3	N
Muscidae	(Muscidae) sp6	1	1	N
Muscidae	<i>Graphomyia</i> sp1	3	3	N
Muscidae	<i>Limnophora</i> sp1	15	8	N
Muscidae	<i>Limnophora</i> sp2	4	4	N
Muscidae	<i>Musca domestica</i> L.	1	1	E
Muscidae	<i>Schoenomyza</i> sp1	2	1	
Nemestrinidae	(Nemestrinidae) sp1	5	2	N
Sarcophagidae	(Sarcophagidae) sp.	6	5	N
Sarcophagidae	(Sarcophagidae) sp1	9	3	N
Sarcophagidae	<i>Blaesoxipha</i> sp1	1	1	N
Sarcophagidae	<i>Blaesoxipha</i> sp2	2	1	N
Sarcophagidae	<i>Lepidodexia</i> sp1	1	1	N
Sarcophagidae	<i>Oxysarcodexia paulistanensis</i> (Mattos)	29	8	N
Sarcophagidae	<i>Oxysarcodexia terminalis</i> (Wiedemann)	12	5	N
Sarcophagidae	<i>Oxysarcodexia varia</i> (Walker)	80	17	N
Sarcophagidae	<i>Senotainia</i> sp1	1	1	N
Sarcophagidae	<i>Tricharaea occidua</i> (Fabricius)	21	5	N
Sepsidae	<i>Archiseopsis ecalcarata</i> (Thomson)	1	1	N
Stratiomyidae	(Stratiomyidae) sp1	9	7	N
Stratiomyidae	(Stratiomyidae) sp2	17	7	N
Stratiomyidae	(Stratiomyidae) sp3	7	6	E
Stratiomyidae	(Stratiomyidae) sp4	1	1	N
Syrphidae	(Microdontinae) sp1	1	1	N
Syrphidae	<i>Alograpta</i> sp1	336	20	N
Syrphidae	<i>Erystalis tennax</i> L.	4	3	E

	<i>Palpada</i> spp. (<i>elegans</i> , <i>meijenii</i> , <i>rufiventris</i> , <i>signata</i> , <i>distinguenda</i> , <i>albiventris</i>)	823	20	N
Syrphidae	<i>Pseudodoros clavatus</i> Fabricius	2	2	N
Syrphidae	<i>Syritta</i> sp1	4	4	N
Syrphidae	<i>Syritta</i> sp2	1	1	N
Syrphidae	<i>Syrphus</i> sp1	1	2	N
Syrphidae	<i>Toxomerus</i> sp1	366	20	N
Syrphidae	<i>Toxomerus</i> sp2	1	1	N
Tabanidae	<i>Tabanidae</i> sp1	1	1	N
Tachinidae	(<i>Cylindromyia</i>) sp1	2	2	N
Tachinidae	(<i>Tachinidae</i>) sp6	3	3	N
Tachinidae	(<i>Tachinidae</i>) sp7	5	4	N
Tachinidae	(<i>Tachinidae</i>) sp8	1	1	N
Tachinidae	<i>Phasiinae</i> sp1	2	2	N
Tachinidae	<i>Phasiinae</i> sp2	2	1	N
Tachinidae	<i>Tachininae</i> sp1	6	1	N
Tachinidae	<i>Trichopoda giacomelli</i> (Blanchard)	9	7	N
Tachinidae	(<i>Tachinidae</i>) sp1	5	3	N
Tachinidae	(<i>Tachinidae</i>) sp2	2	2	N
Tachinidae	(<i>Tachinidae</i>) sp3	18	6	N
Tachinidae	(<i>Tachinidae</i>) sp4	21	9	N
Tachinidae	(<i>Tachinidae</i>) sp5	1	1	N
Tephritidae	(<i>Tephritidae</i>) sp1	1	1	N
	(<i>Diptera</i>) sp.	13	9	
Coreidae	(<i>Coreidae</i>) sp1	1	1	N
Fulgoridae	(<i>Fulgoridae</i>) sp1	1	1	N
Miridae	(<i>Miridae</i>) sp1	5	2	N
Nabidae	(<i>Nabidae</i>) sp1	1	1	N
Nabidae	(<i>Nabidae</i>) sp2	1	1	N
Nabidae	(<i>Nabidae</i>) sp3	4	1	N
Pentatomidae	(<i>Pentatomidae</i>) sp1	1	1	E
Membracidae	(<i>Membracidae</i>) sp1	2	2	N
Andrenidae	(<i>Andrenidae</i>) sp2	1	1	N
Andrenidae	(<i>Rophitulus</i> sp.) Duce s. str.	1	2	N
Andrenidae	<i>Anthrenoides</i> sp1	2	1	N
Andrenidae	<i>Callonychium</i> sp2	7	1	N
Andrenidae	<i>Callonychium</i> sp3	5	1	N
Andrenidae	<i>Callonychium</i> sp4	1	1	N
Andrenidae	<i>Callonychium</i> sp5	1	1	N
Andrenidae	<i>Parapsaenythia</i> sp1	4	2	N
Andrenidae	<i>Parapsaenythia</i> sp2	3	2	N

Andrenidae	<i>Psaenythia</i> sp1	2	2	N
Andrenidae	<i>Psaenythia</i> sp2	1	1	N
Andrenidae	<i>Psaenythia</i> sp3	2	2	N
Andrenidae	<i>Psaenythia</i> sp4	1	1	N
Andrenidae	<i>Psaenythia</i> sp5	2	2	N
Andrenidae	<i>Psaenythia</i> sp6	1	1	N
Apidae	(Emphorini) sp1	1	1	N
Apidae	<i>Apis mellifera</i> L.	1165	20	E
Apidae	<i>Bombus bellicosus</i> (Smith)	11	5	N
Apidae	<i>Ceratina</i> sp1	8	5	N
Apidae	<i>Isepeolus</i> sp1	1	1	N
Apidae	<i>Melissodes rufithorax</i> Brèthes	5	5	N
Apidae	<i>Melissodes tintinnans</i> (Holmberg)	12	9	N
Apidae	<i>Melissoptila tandiliensis</i> Holmberg	5	4	N
Apidae	<i>Parepedus</i> (Parepedus s. str.) sp2	2	1	N
Apidae	<i>Parepedus</i> (Parepedus s. str.) sp1	2	2	N
Apidae	<i>Thygater</i> (Nectarodiaeta) sp1	3	2	N
Apidae	<i>Thygater analis</i> (Lepeletier)	4	3	N
Apidae	<i>Thygater</i> sp2	1	1	N
Apidae	<i>Xylocopa ciliata</i> (Burmeister)	7	7	N
Apidae	<i>Xylocopa augusti</i> Lepeletier	1	1	N
Apidae	<i>Xylocopa splendidula</i> (Lepeletier)	2	1	N
Braconidae	(Agathidinae) sp1	1	1	N
Braconidae	(Agathidinae) sp2	1	1	N
Braconidae	(Aphidiinae?) sp1	1	1	N
Braconidae	(Braconinae) sp1	1	1	N
Braconidae	(Microgastrinae) sp1	4	1	N
Chrysididae	<i>Chrysididae</i> sp1	1	1	N
Colletidae	<i>Chilicola</i> sp1	1	1	N
Colletidae	<i>Colletes</i> sp1	6	3	N
Colletidae	<i>Leioproctus deltivaga</i> (Ogloblin)	19	1	N
Crabronidae	(Benbicini) sp1	1	1	N
Crabronidae	<i>Astata</i> sp1	3	3	N
Crabronidae	<i>Astata</i> sp2	2	1	N
Crabronidae	<i>Astata</i> sp3	1	1	N
Crabronidae	<i>Cerceris</i> sp1	2	2	N
Crabronidae	<i>Cerceris</i> sp2	3	1	N
Crabronidae	<i>Larra bicolor</i> Fabricius / <i>L. predatix</i> (Strang)	8	6	N
Crabronidae	<i>Larra</i> sp1	5	2	N
Crabronidae	<i>Liris</i> sp1	1	1	N
Crabronidae	<i>Oxibelus</i> sp1	1	1	N

Crabronidae	<i>Oxibelus</i> sp2	3	1	N
Crabronidae	<i>Oxibelus</i> sp3	1	1	N
Crabronidae	<i>Tachysphex</i> sp1	1	1	N
Crabronidae	<i>Tachytes amazonus</i> F. Smith	3	2	N
Crabronidae	<i>Tachytes fraternus</i> (Taschenberg)	3	2	N
Crabronidae	<i>Tachytes</i> sp1	4	2	N
Crabronidae	<i>Tachytes stangei</i> (Bohart)	4	4	N
Crabronidae	<i>Trachypus</i> sp1	2	1	N
Crabronidae	<i>Trachypus</i> sp2	2	2	N
Formicidae	(Formicidae) sp.	18	7	N
Formicidae	<i>Acromyrmex</i> sp1	17	4	N
Formicidae	<i>Crematogaster</i> sp1	8	3	N
Formicidae	<i>Pseudomyrmex</i> sp1	2	2	N
Formicidae	<i>Solenopsis</i> sp1	6	2	N
Halictidae	<i>Augochlora</i> (<i>Augochlora</i>)	3	6	N
Halictidae	<i>Augochlora</i> (<i>Oxistoglossella</i>)	2	2	N
Halictidae	<i>Augochlorella ephyra</i> (Schrottky)	17	10	N
Halictidae	<i>Augochloropsis</i> sp1	22	11	N
Halictidae	<i>Augochloropsis</i> sp2	2	2	N
Halictidae	<i>Augochloropsis</i> sp3	2	2	N
Halictidae	<i>Augochloropsis</i> sp4	5	3	N
Halictidae	<i>Augochloropsis</i> sp5	4	2	N
Halictidae	<i>Augochloropsis</i> sp6	1	1	N
Halictidae	<i>Augochloropsis</i> sp7	1	1	N
Halictidae	<i>Augochloropsis</i> sp8	1	1	N
Halictidae	<i>Augochloropsis tupacamaru</i> (Holberg)	8	5	N
Halictidae	<i>Dialictus</i> spp.	568	20	N
Halictidae	<i>Pseudogapostemon pampeanus</i> (Holmberg)	23	11	N
Halictidae	<i>Pseudogapostemon puelchanus</i> (Holmberg)	5	5	N
Halictidae	<i>Sphecodes</i> sp1	1	1	N
Megachilidae	<i>Megachile</i> sp1	8	6	N
Megachilidae	<i>Megachile</i> sp2	3	2	N
Megachilidae	<i>Megachile</i> sp3	4	4	N
Megachilidae	<i>Megachile</i> sp4	1	1	N
Megachilidae	<i>Megachile</i> sp5	2	1	N
Pompilidae	<i>Anoplius</i> sp1	4	2	N
Pompilidae	<i>Anoplius</i> sp2	8	4	N
Pompilidae	<i>Anoplius</i> sp3	3	2	N
Pompilidae	<i>Ceropaes</i> sp1	1	1	N

Pompilidae	<i>Entypus ferrugipennis</i> (Haliday)	27	7	N
Sphecidae	<i>Prionyx thomae</i> (Fabricius)	2	2	N
Sphecidae	<i>Sphex dorsalis</i> (Lepeletier)	1	1	N
Thiphiidae	<i>Eucyrtothynnus</i> sp1	4	3	N
Thiphiidae	<i>Eucyrtothynnus</i> sp2	3	2	N
Thiphiidae	<i>Myzinum</i> sp1	3	3	N
Thiphiidae	<i>Myzinum</i> sp2	2	2	N
Vespidae	<i>Brachygastra lecheguana</i> (Latrielle)	9	6	N
Vespidae	<i>Mischocyttarus drewseni</i> Saussure	8	2	N
Vespidae	<i>Pachodynerus argentinus</i> Saussure	1	1	N
Vespidae	<i>Pachyminixi</i> sp1	1	1	N
Vespidae	<i>Pachyminixi</i> sp2	1	1	N
Vespidae	<i>Polistes cinerascens</i> Saussure	2	1	N
Vespidae	<i>Polybia scutellaris</i> (White)	321	13	N
Hesperidae	<i>Ancyloxypha nitidula</i> (Burmeister)	12	6	N
Hesperidae	<i>Epargyreus tmolis</i> (Burmeister)	2	2	N
Hesperidae	<i>Hylephila phyleus</i> (Drury)	16	10	N
Hesperidae	<i>Lerodea eufala</i> (Edwards)	12	7	N
Hesperidae	<i>Mellona clavus flavens</i> (Harward)	10	5	N
Hesperidae	<i>Pyrgus communis</i> (Grote)	6	6	N
Hesperidae	<i>Vinius pulcherrimus</i> (Hadwars)	4	3	N
Lycaenidae	<i>Strymon bazochii</i> (Godart)	2	2	N
Lycaenidae	<i>Strymon eurytulus</i> (Hübner)	151	19	N
Nymphalidae	<i>Agraulis vanillae</i> (Stichel)	4	4	N
Nymphalidae	<i>Danaus erippus</i> (Cramer)	3	2	N
Nymphalidae	<i>Euptoieta claudia</i> (Blanchard)	18	7	N
Nymphalidae	<i>Euptoieta hortensia</i> (Staudinger)	8	7	N
Nymphalidae	<i>Junonia genoveva hilaris</i> C. y R. Felder	2	1	N
Nymphalidae	<i>Libytheana carinenta</i> (Cramer)	2	2	N
Nymphalidae	<i>Vanessa braziliensis</i> Moore	22	7	N
Noctuidae	<i>Rachiplusia nu</i> (Ghueneé)	3	3	N
Pieridae	<i>Colias lesbia</i> (Hübner)	8	5	N
Pieridae	<i>Eurema deva</i> (E. Doubleday)	6	4	N
Pieridae	<i>Tatochila vanvolxemii</i> (Capronnier)	13	8	N
Pieridae	<i>Teochila maenacte</i> (Boisduval)	23	11	N
Pyralidae	<i>Achyra bifidalis</i> (Fabricius)	1	1	N
Pyralidae	<i>Nomophyla indistinctalis</i> (Walter)	1	1	N
Riodinidae	<i>Audre epulus</i> (Stichel)	8	7	N
Riodinidae	<i>Audre guttata</i> (Stichel)	1	1	N
Satyridae	<i>Euptychia periphias</i> (Godart)	1	1	N
Tineidae	(Tineidae) sp1	7	4	N

Tineidae	(Tineidae) sp3	1	1	N
	(Lepidoptera) sp1	2	2	

Anexo II.C – Abundancia de unidades florales*m²: Test de Kuskal Wallis para diferencias en las medias de densidad floral.

Kruskal-Wallis chi-cuadrado = 0,19218, gl = 3; p-value = 0,9788

Anexo III – Índices o propiedades de las redes planta-visitante calculados - Capítulo 3

1. Riqueza de interacciones (RI): Es la suma total de las interacciones diferentes en toda la red, siendo una medida cualitativa del número de interacciones.

2. Anidamiento: Aquí usamos el NODF^R (anidamiento corregido por el tamaño de la red), este algoritmo fue propuesto por (Almeida-Neto *et al.* 2008) y, aunque es argumento de debate, generalmente se considera como una de las medidas más apropiadas para el anidamiento (Almeida-Neto *et al.* 2008; Ulrich y Almeida-Neto 2012; Wang *et al.* 2013). En muestreos limitados, el anidamiento puede deberse al número de registros totales por especie en las redes de interacción, ya que es una propiedad sensible al tamaño de la red (Blüthgen *et al.* 2008; Bohan *et al.* 2013), aunque el NODF resulta menos sensible al tamaño de muestreo que otros índices (Nielsen y Totland 2014). El NODF toma valores de 0 a 100 indicando estructuras no anidadas y anidamiento perfecto, respectivamente. También existe el debate en relación a cómo se debe determinar la significancia de los resultados observados con respecto a las expectativas aleatorias. El protocolo usual ha sido comparar el valor métrico de anidamiento observado con una distribución de valores generados usando un modelo nulo, con mucha discusión sobre la elección de algoritmos (Wright *et al.* 1998; Ulrich y Gotelli 2012; Matthews *et al.* 2015).

3. Generalidad (G): La generalidad de los visitantes florales (generality) indica el promedio del número de especies de plantas por especies de visitantes y puede llegar a ser un buen indicador de la robustez de la red en respuesta a perturbaciones (Blüthgen 2010). La medida recíproca para las especies de plantas, la vulnerabilidad (Bersier *et al.* 2002), indica el promedio de especies de polinizadores con las que interactúa una planta. Ambas medidas se encuentran ponderadas para tener en cuenta el tamaño de la red (G^R). Aunque este índice fue más usado en trabajos de redes antagonistas (Bersier *et al.* 2002; Tylianakis *et al.* 2007), algunos trabajos recientes lo utilizan en redes mutualistas (Traveset *et al.* 2013; Ballantyne *et al.* 2015).

4. Uniformidad de interacciones (UI): es la uniformidad de Shannon de las frecuencias de las interacciones en la red, contraria a la dominancia de interacciones (Blüthgen *et al.* 2006). Esta última es muy común en las RPP, debido a la mayor proporción de interacciones especialista-generalista que especialista-especialista (Thébaud y Fontaine 2010). Cada interacción con su frecuencia se calcula de igual manera a la uniformidad de Shannon en una comunidad, con cada especie y su abundancia (Blüthgen *et al.* 2006). En este estudio se utilizó la uniformidad de interacciones de Alatalo (Alatalo interaction evenness) (Alatalo 1981), que fue propuesta por Müller *et al.* (1999) y es una alternativa al cálculo de uniformidad, particularmente resistente a la influencia de valores extremos. Esta propiedad es calculada como

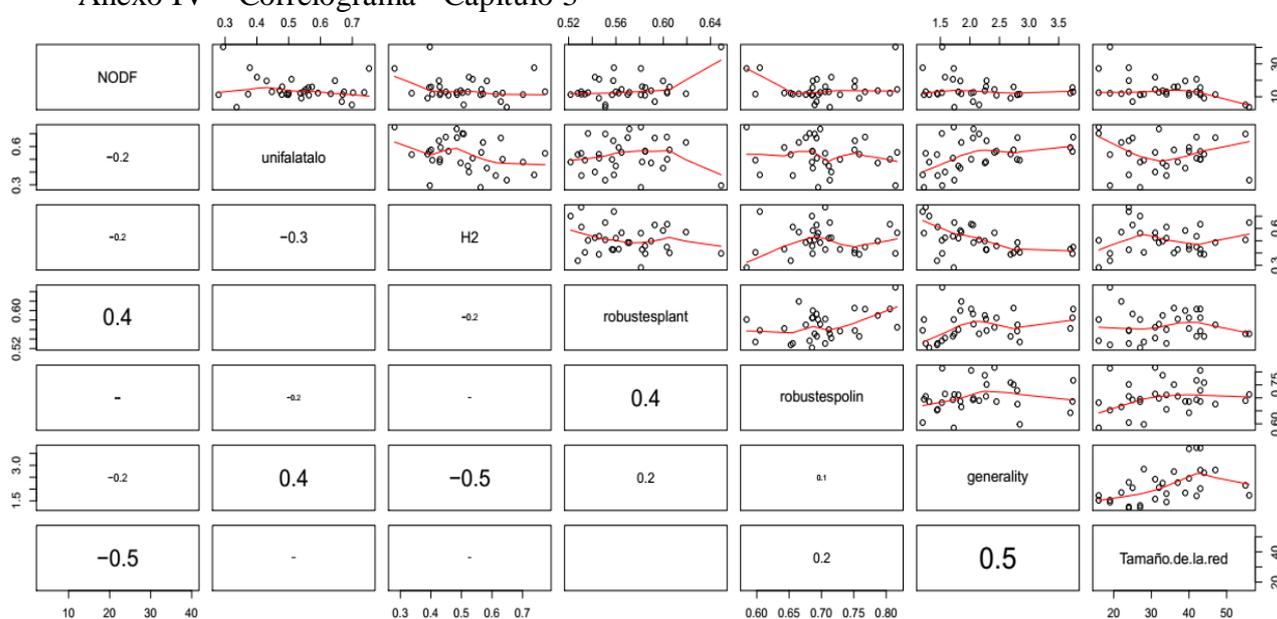
$$E = \frac{(\sum p_k^2)^{-1} - 1}{\prod p_k^{p_k}}$$

donde E es la uniformidad y p es la proporción de interacciones. Este índice toma valores de 1 cuando la cantidad de interacciones entre plantas y visitantes están uniformemente distribuidas.

5. Robustez funcional (R): Calcula el área por debajo de la curva de extinción generada por second.extinct como una medida de la robustez del sistema a la pérdida de especies (Burgos et al. 2007). El índice toma valores de 1 cuando el sistema es muy robusto, donde por ejemplo, la mayoría de las especies de plantas sobreviven incluso si se elimina una gran fracción de la especie animal. Por el contrario, cuando el índice toma valores cercanos a 0, es consistente con un sistema frágil en el cual, por ejemplo, incluso si se elimina una fracción muy pequeña de la especie animal, la mayoría de las plantas pierden todas sus interacciones y se extinguen.

6. El índice de selectividad (H_2) fue propuesto para describir el grado de especialización de toda la red (Blüthgen et al. 2006), aunque algunos autores señalan que sería correcto interpretarlo como un índice de selectividad de las interacciones en la red en lugar de la especialización (Burkle y Knight 2012). H_2 indica el grado en que las interacciones entre especies se desvían de lo esperado en proporción a su abundancia. La ecuación subyacente es igual a la diversidad de interacciones (Shannon H_2), pero el valor calculado para la red dada está estandarizado contra el mínimo (H_{2min}) y máximo (H_{2max}) posible. H_2 toma valores entre 0 (sin selectividad) y 1 (selectividad completa para los totales de interacción dados) (Blüthgen et al. 2006; Morris et al. 2014). Es una medida robusta al tamaño de la red y al esfuerzo de muestreo (Burkle y Knight 2012; Chacoff et al. 2012).

Anexo IV – Correlograma - Capítulo 3



Correlograma para detectar colinealidad entre los índices y el tamaño de las redes.

Anexo V – Cuadros donde se muestran los valores calculados para los índices de las redes (RI=riqueza de interacciones; $NODF^R$ = anidamiento corregido por el tamaño de

la red; UI= uniformidad de Alatalo; Rplantas= robustez de plantas; R visitantes=robustez de visitantes; H2= selectividad de la red; generality^R =generalidad corregida) y las variables explicativas (ancho; LA Cultivado= Lote adyacente cultivado (SI o NO); expH200 y expH500=índices de diversidad de hábitat a 200 y 500 m, respectivamente; db500 y db200= índices de densidad de bordes a 200 y 500 m, respectivamente).

Anexo V.A – Valores calculados para los índices de las redes

ELP	Temporada	RI	NODF ^R	G ^R	UI	RPLANTAS	RVISITANTES	H2
1	1	32	4,870112	0,1142437	0,3725357	0,5308221	0,6557454	0,6122532
2	1	56	2,109505	0,2629242	0,3363968	0,5509247	0,7129753	0,6482875
3	1	79	3,133893	0,5957647	0,5335117	0,575299	0,6832849	0,4430137
4	1	37	2,387323	0,1730585	0,7376031	0,5713659	0,6981342	0,4844663
5	1	25	1,573353	0,3030035	0,6669628	0,5928411	0,6924181	0,6289101
6	1	30	1,114638	0,4824138	0,7102619	0,54266	0,6826559	0,4758385
7	1	53	2,788841	0,2580812	0,5997871	0,5653412	0,6953954	0,716491
8	1	70	1,660177	0,5093214	0,4029052	0,5770138	0,7523004	0,5461965
9	1	23	5,69389	0,0386222	0,3777081	0,5582755	0,6047501	0,738098
10	1	26	2,233335	0,1579931	0,2940469	0,6489279	0,8143113	0,3965097
11	1	58	1,476714	0,1502676	0,5002195	0,6033406	0,8058219	0,6347464
12	1	14	1,475458	0,2599191	0,7024817	0,5363889	0,6815397	0,5033095
13	1	39	1,712295	0,6324001	0,471578	0,5897333	0,7870652	0,4973027
14	1	39	1,319453	0,8128673	0,5536739	0,5647754	0,8170257	0,5650223
15	1	56	2,254524	0,3801547	0,6986891	0,5510242	0,6894464	0,5072543
16	1	51	1,455463	0,4568797	0,563674	0,5845549	0,6857889	0,4573369
17	1	34	4,184931	0,1487501	0,4003684	0,5422112	0,7152296	0,5246272
18	1	48	3,128965	0,9830306	0,4986171	0,5567439	0,7286829	0,42959
19	1	25	2,95141	1,0487505	0,4929269	0,5338061	0,5978674	0,4048267
20	1	27	2,019245	0,1361282	0,2793813	0,5810782	0,6948588	0,5623772
1	2	16	2,567568	0,0859913	0,7526658	0,5810898	0,5843306	0,2809042
2	2	53	4,106955	0,6026528	0,6695961	0,5699994	0,6758353	0,4854097
3	2	80	3,978962	0,5546108	0,3466856	0,6093568	0,651872	0,513108
4	2	42	4,143171	0,5075329	0,479449	0,582134	0,7059873	0,4286435
5	2	48	1,960099	0,6697509	0,5734001	0,6053089	0,7511211	0,4007544
6	2	39	2,737447	0,2901942	0,5921312	0,5597623	0,6979298	0,5174832
7	2	51	1,966894	0,3088131	0,4730103	0,5811763	0,7887635	0,557048
8	2	40	1,610239	0,5317437	0,6140228	0,5660133	0,7245703	0,5465651
9	2	18	1,256131	0,1831534	0,5368937	0,5277778	0,6525091	0,3370869
10	2	50	2,223217	0,8531082	0,5396492	0,5456243	0,7585178	0,3890481
11	2	59	2,155946	0,8740138	0,6741665	0,6030768	0,7673192	0,4486036
12	2	25	3,223042	0,075776	0,4780414	0,5216711	0,6853206	0,701446

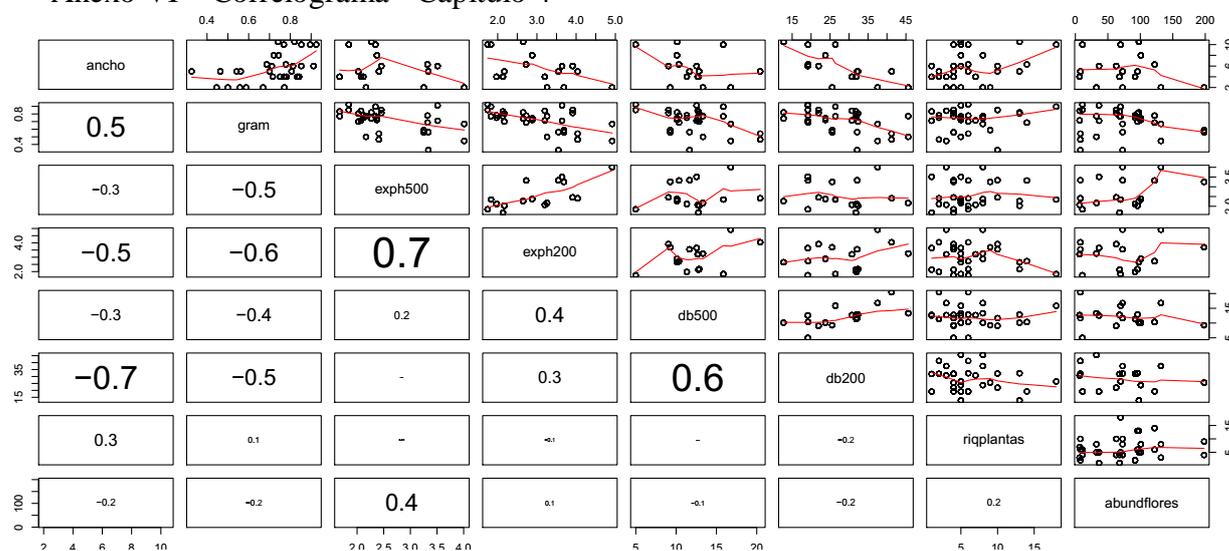
13	2	23	1,597928	0,0289194	0,5466626	0,5306413	0,7057331	0,7738467
14	2	48	3,28405	0,2624041	0,4306567	0,5998544	0,6866106	0,5834291
15	2	45	3,304054	0,9539897	0,5923279	0,5623128	0,6425598	0,4315243
16	2	53	3,086852	0,9514104	0,561916	0,5848133	0,6862893	0,3944858
17	2	28	1,351498	0,4506716	0,6454834	0,5577927	0,7517393	0,426389
18	2	22	2,856215	0,1092204	0,6321231	0,6192396	0,6651137	0,570636
19	2	47	3,799342	0,2508109	0,5088851	0,545835	0,6929262	0,5366396
20	2	36	3,986792	0,302279	0,4471803	0,5598741	0,7114375	0,5209895

Anexo V.B – Cuadros donde se muestran los valores calculados para las variables explicativas.

ELP	Temporada	ancho	LA Cultivado	exph500	exph200	db500	db200
1	1	4	SI	2,07489558	3,20250566	12,6776561	30,7493631
2	1	6,3	NO	3,32175522	2,72407845	10,353465	19,2195064
3	1	39	SI	1,70209301	2,6731765	16,1653503	52,9726911
4	1	2	SI	2,16828852	3,25849667	13,3196943	45,6020701
5	1	5	SI	2,0251211	2,16850844	12,8524459	32,3588376
6	1	39	SI	1,78080642	2,40656608	17,3883185	32,4428344
7	1	39	NO	3,49236516	4,19782483	10,0454395	21,6188694
8	1	39	SI	2,28436191	2,89042142	13,080879	32,7609076
9	1	6	NO	3,51070756	3,64192228	12,5367134	19,1322452
10	1	2	NO	3,25210934	3,68986713	9,26490446	25,5675159
11	1	8	SI	2,37156849	2,88169832	10,1028662	23,7721338
12	1	4	SI	1,672356	2,13223752	12,7611338	31,8076433
13	1	4	SI	2,11766271	1,97068628	11,3192229	31,930414
14	1	10	SI	1,84393137	1,74391659	4,9791465	19,1701433
15	1	10,5	NO	2,26764705	2,64791241	10,1167389	12,7480096
16	1	10	SI	2,3464541	1,82720363	15,8507389	26,4090764
17	1	6	NO	2,45552825	3,91309584	9,05024204	21,9784236
18	1	5	SI	2,41032174	4,03909804	20,4282038	41,2184713
19	1	5	NO	3,3376207	3,54916736	11,6632484	32,1298567
20	1	2	NO	4,01065377	4,91944029	16,7735287	37,5271497
1	2	4	SI	2,07489558	3,20250566	12,6776561	30,7493631
2	2	6,3	NO	3,32175522	2,72407845	10,353465	19,2195064
3	2	39	SI	1,70209301	2,6731765	16,1653503	52,9726911
4	2	2	SI	2,16828852	3,25849667	13,3196943	45,6020701
5	2	5	SI	2,0251211	2,16850844	12,8524459	32,3588376
6	2	39	SI	1,78080642	2,40656608	17,3883185	32,4428344
7	2	39	NO	3,49236516	4,19782483	10,0454395	21,6188694
8	2	39	SI	2,28436191	2,89042142	13,080879	32,7609076
9	2	6	NO	3,51070756	3,64192228	12,5367134	19,1322452

10	2	2	NO	3,25210934	3,68986713	9,26490446	25,5675159
11	2	8	SI	2,37156849	2,88169832	10,1028662	23,7721338
12	2	4	SI	1,672356	2,13223752	12,7611338	31,8076433
13	2	4	SI	2,11766271	1,97068628	11,3192229	31,930414
14	2	10	SI	1,84393137	1,74391659	4,9791465	19,1701433
15	2	10,5	NO	2,26764705	2,64791241	10,1167389	12,7480096
16	2	10	SI	2,3464541	1,82720363	15,8507389	26,4090764
17	2	6	NO	2,45552825	3,91309584	9,05024204	21,9784236
18	2	5	SI	2,41032174	4,03909804	20,4282038	41,2184713
19	2	5	NO	3,3376207	3,54916736	11,6632484	32,1298567
20	2	2	NO	4,01065377	4,91944029	16,7735287	37,5271497

Anexo VI – Correlograma - Capítulo 4



Correlograma para detectar colinealidad entre las variables explicativas (ancho; gram= porcentaje de gramíneas; exph500 y exph200=índices de diversidad de hábitat a 500 y 200 m, respectivamente; db500 y db200= índices de densidad de bordes a 500 y 200 m, respectivamente; riqplantas=riqueza de plantas, abundflores=abundancia de flores).

Anexo VII –Morfo-especies de visitantes florales y su abundancia, encontrados en los jardines de los sitios muestreados durante las temporadas de muestreo 2015 y 2016 – Capítulo 4.

FAMILIA	ESPECIE	ABUNDANCIA	SITIOS PRESENTES	ORIGEN	PLANTA VISITADA
Cantharidae	<i>Chaulignatus scriptus</i> (Germ.)	3	3	N	<i>Hirschfeldia incana</i> y <i>Lobularia maritima</i>
Chrysomelidae	(Chrysomelidae) sp4	1	1	N	<i>Hirschfeldia incana</i>
Chrysomelidae	<i>Diabrotica speciosa</i> (Germ.)	4	4	N	<i>Hirschfeldia incana</i> y <i>Lobularia maritima</i>

Chrysomelidae	<i>Lexiphanes biplagiatus</i> (Boheman)	3	2	N	<i>Hirschfeldia incana</i> y <i>Lobularia maritima</i>
Coccinelidae	<i>Eriopis connexa</i> (Germ.)	1	1	N	<i>Hirschfeldia incana</i>
Melyridae	(Melyridae) sp1	1	1	N	<i>Hirschfeldia incana</i>
Mordellidae	(Mordellidae) sp1	1	1	N	<i>Lobularia maritima</i>
Agromyzidae	(Agromyzidae) sp4	291	20	N	<i>Hirschfeldia incana</i> y <i>Lobularia maritima</i>
Anthomyiidae	(Anthomyiidae) sp3	2	1	N	<i>Hirschfeldia incana</i>
Sarcophagidae	(Sarcophagidae) sp1	1	1	N	<i>Hirschfeldia incana</i>
Sarcophagidae	<i>Oxysarcodexia terminalis</i> (Wiedemann)	1	1	N	<i>Hirschfeldia incana</i>
Sarcophagidae	<i>Oxysarcodexia varia</i> (Walker)	8	5	N	<i>Hirschfeldia incana</i> y <i>Lobularia maritima</i>
Sarcophagidae	<i>Tricharaea occidua</i> (Fabricius)	4	3	N	<i>Hirschfeldia incana</i> y <i>Lobularia maritima</i>
Stratiomyidae	(Stratiomyidae) sp2	11	6	N	<i>Hirschfeldia incana</i> y <i>Lobularia maritima</i>
Syrphidae	(Microdontinae) sp1	1	1	N	<i>Hirschfeldia incana</i>
Syrphidae	<i>Alograpta</i> sp1	51	17	N	<i>Hirschfeldia incana</i> y <i>Lobularia maritima</i>
Syrphidae	<i>Palpada</i> sp. (<i>elegans</i> , <i>meijenii</i> , <i>rufiventris</i> , <i>signata</i> , <i>distinguenda</i> , <i>albiventris</i>)	17	9	N	<i>Hirschfeldia incana</i> y <i>Lobularia maritima</i>
Syrphidae	<i>Pseudodoros clavatus</i> Fabricius	2	2	N	<i>Hirschfeldia incana</i>
Syrphidae	<i>Syrriha</i> sp2	1	1	N	<i>Hirschfeldia incana</i>
Syrphidae	<i>Toxomerus</i> sp1	24	12	N	<i>Hirschfeldia incana</i> y <i>Lobularia maritima</i>
Pentatomidae	(Pentatomidae) sp1 <i>Rophitulus</i>	1	1	E	<i>Lobularia maritima</i>
Andrenidae	(<i>Rophitulus</i>) Ducke s. str.	2	2	N	<i>Hirschfeldia incana</i>
Apidae	<i>Ceratina</i> sp1	1	1	N	<i>Lobularia maritima</i>
Apidae	<i>Ceratina</i> sp2	1	1	N	<i>Hirschfeldia incana</i>
Apidae	<i>Melissodes tintinnans</i> (Holmberg)	1	1	N	<i>Hirschfeldia incana</i>
Colletidae	<i>Chilicola</i> sp2	1	1	N	<i>Lobularia maritima</i>
Formicidae	(Formicidae) sp.	56	15	N	<i>Hirschfeldia incana</i> y <i>Lobularia maritima</i>
Formicidae	(Formicidae) sp2	3	1	N	<i>Lobularia maritima</i>

Formicidae	<i>Crematogaster sp1</i>	1	1	N	<i>Lobularia maritima</i>
Formicidae	<i>Pseudomyrmex sp1</i>	2	1	N	<i>Hirschfeldia incana</i> y <i>Lobularia maritima</i>
Formicidae	<i>Solenopsis sp1</i>	1	1	N	<i>Hirschfeldia incana</i>
Halictidae	<i>Augochlorella ephyra</i> (Schrottky)	4	3	N	<i>Hirschfeldia incana</i> y <i>Lobularia maritima</i>
Halictidae	<i>Augochlora</i> (<i>Augochlora</i>) sp1	1	1	N	<i>Hirschfeldia incana</i>
Halictidae	<i>Dialictus</i> spp.	25	12	N	<i>Hirschfeldia incana</i> y <i>Lobularia maritima</i>
Megachilidae	<i>Megachile sp1</i>	1	1	N	<i>Hirschfeldia incana</i>
Hesperidae	<i>Pyrgus</i> <i>communis</i> (Grote)	1	1	N	<i>Hirschfeldia incana</i>
Licaenidae	<i>Strymon</i> <i>eurytulus</i> (Hübner)	1	1	N	<i>Lobularia maritima</i>
Pieridae	<i>Teochila</i> <i>maenacte</i> (Boisduval)	1	1	N	<i>Hirschfeldia incana</i>
Tineidae	(Tineidae) sp1	1	1	N	<i>Lobularia maritima</i>
Tineidae	(Tineidae) sp2	1	1	N	<i>Lobularia maritima</i>
Yponomeutidae	<i>Atteva punctella</i> Cramer	1	1	N	<i>Hirschfeldia incana</i>