

**Impacto de abejas invasoras sobre las interacciones planta-polinizador del  
matorral norpatagónico**

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

**Juan Ignacio Agüero**  
Licenciado en Ciencias Ambientales - UBA-2015

Lugar de trabajo: Cátedra de Botánica General, Departamento de Recursos  
Naturales y Ambiente, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires (UBA)



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

## **COMITÉ CONSEJERO**

Director de tesis

**Lucas A. Garibaldi**

Ing. Agr. (UBA)

Dr. Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Co-director

**Juan P. Torretta**

Lic. en Ciencias Biológicas (Universidad de Buenos Aires)

Dr. en Ciencias Biológicas (Universidad de Buenos Aires)

## **JURADO DE TESIS**

**Dr. Mariano Lucia**

Licenciado en Biología (Orientación Zoológica) (Universidad Nacional de la Plata)

Dr. en Ciencias Naturales (Universidad Nacional de la Plata)

**Dra. Cristina Malena Sabatino**

Lic. en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de Mar del Plata)

Dr. en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de Mar del Plata)

**Dra. Cristina Noemí Mazía**

Ing. Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)

Dr. en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Fecha de defensa de la tesis: 10 de marzo de 2022

## AGRADECIMIENTOS

A mi comité consejero, Lucas Garibaldi y Juan Pablo Torretta

A Carolina Coulin

A mi familia, amigos y pareja

A todas las personas que, de alguna manera u otra, participaron de este proyecto, especialmente a quienes colaboraron con el trabajo de campo y procesamiento de las muestras

A todas aquellas personas que colaboraron con mi formación antes de y a lo largo de este proyecto

## 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 identifique 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.*

A handwritten signature in black ink, consisting of several loops and a long horizontal stroke, positioned centrally on the page.

Juan Ignacio Agüero

## ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE GENERAL .....	V
PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS .....	VIII
ÍNDICE DE CUADROS .....	IX
ÍNDICE DE FIGURAS .....	XII
RESUMEN .....	XVIII
ABSTRACT .....	XX
<b>Capítulo 1. Introducción general</b> .....	<b>1</b>
1.1. Introducción general .....	2
1.2. Objetivo general .....	6
1.3. Objetivos específicos .....	7
1.4. Estructura de la tesis .....	8
<b>Capítulo 2. Impactos de la abeja melífera sobre plantas y abejas silvestres en hábitats naturales</b> .....	<b>10</b>
2.1. Introducción .....	11
2.2. Materiales y métodos .....	14
2.3. Resultados .....	14
2.3.1. Impactos en abejas silvestres .....	14
2.3.1.1. Impactos en abejas silvestres: competencia por recursos .....	15
2.3.1.2. Impactos en abejas silvestres: competencia por interferencia .....	19
2.3.1.3. Impactos en abejas silvestres: transmisión de patógenos .....	20
2.3.2. Impactos en especies vegetales .....	22
2.3.2.1. Impactos en especies vegetales: robo de polen y néctar .....	23
2.3.2.2. Impactos en especies vegetales: incremento de la abundancia del “pool” de polinizadores .....	26

2.3.2.3. Impactos en especies vegetales: mayor deposición de polen heteroespecífico en estigmas .....	27
2.3.2.4. Impactos en especies vegetales: aumento de la geitonogamia .....	28
2.3.3. Impactos en redes planta-polinizador .....	29
2.3.4. El rol del medio ambiente .....	32
2.4. Discusión .....	34
2.5. Conclusiones .....	36
<b>Capítulo 3. Impacto de las abejas invasoras en las interacciones planta-polinizador y éxito reproductivo de especies vegetales en matorrales norpatagónicos .....</b>	<b>38</b>
3.1. Introducción .....	39
3.2. Materiales y métodos .....	42
3.2.1. Sitio de estudio .....	42
3.2.2. Especies estudiadas .....	43
3.2.3. Diseño experimental .....	45
3.2.4. Tasas de visita y caracterización del parche floral .....	46
3.2.5. Deposición de polen .....	47
3.2.6. Éxito reproductivo .....	48
3.2.7. Análisis de los datos .....	49
3.3. Resultados .....	52
3.3.1. Tasas de visita y diversidad del parche floral .....	57
3.3.2. Competencia potencial con polinizadores nativos .....	57
3.3.3. Deposición de polen conoespecífico y heteroespecífico .....	58
3.3.4. Éxito reproductivo .....	59
3.4. Discusión .....	59
3.5. Conclusiones.....	64

<b>Capítulo 4. Efecto de la intensidad de cosecha sobre la densidad de flores y de visitantes florales</b> .....	65
4.1. Introducción .....	66
4.2. Materiales y métodos .....	68
4.2.1. Sitio de estudio .....	68
4.2.2. Diseño experimental .....	70
4.2.3. Análisis de los datos .....	74
4.3. Resultados .....	78
4.3.1. Patrones generales de densidad floral .....	78
4.3.2. Patrones generales de densidad de visitantes florales .....	79
4.3.3. Efectos de la intensidad de cosecha sobre la densidad floral .....	80
4.3.4. Efectos de la intensidad de cosecha en la densidad de visitantes florales .....	84
4.4. Discusión .....	90
4.5. Conclusiones.....	94
<b>Capítulo 5. Conclusiones generales</b> .....	95
5.1. Resumen de los principales resultados .....	96
5.2. Aportes en el contexto del estado del conocimiento general .....	97
5.3. Implicancias locales para el manejo de matorrales .....	105
5.4. Limitaciones y desafíos futuros .....	112
<b>Bibliografía</b> .....	119

## PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS

### Capítulo 2

Agüero, J.I., Rollin, O., Torretta, J. P., Aizen, M.A., Requier, F. y Garibaldi, L.A. 2018. Impactos de la abeja melífera sobre plantas y abejas silvestres en hábitats naturales. *Revista Ecosistemas*, 27(2): 60-69.

### Capítulo 3

Agüero, J.I., Pérez-Méndez, N., Torretta, J.P. y Garibaldi, L.A. 2020. Impact of invasive bees on plant-pollinator interactions and reproductive success of plant species in mixed *Nothofagus antarctica* forests. *Neotropical Entomology*, 49(4): 557-567.

### Capítulo 4

Agüero, J.I., Coulin, C., Torretta, J.P. y Garibaldi, L.A. 2022. Invader complexes or generalist interactions? Seasonal effects of a disturbance gradient on plants and floral visitors. *Forest Ecology and Management*, 506: 119963.

## ÍNDICE DE CUADROS

- Cuadro 2.1.** Variable observada (efecto) y mecanismos asociados que fueron registrados frente a la introducción y aumento en abundancia de *Apis mellifera* L. sobre plantas y abejas silvestres en hábitats naturales ..... 16
- Cuadro 3.1.** Coeficientes de correlación de Pearson de todas las variables de interés para cada una de las especies vegetales estudiadas (a) *Oxalis valdiviensis*, (b) *Mutisia spinosa* and (c) *Cirsium vulgare*. Los asteriscos indican diferencias significativas (\*\*: valor  $P < 0.05$ ) o marginalmente significativas (\*: valor  $P = 0.05-0.1$ ) ..... 56
- Cuadro 3.2.** Promedio y error estándar (EE) del número de granos de polen conoespecífico y heteroespecífico depositados en estigmas; y del éxito reproductivo de las tres especies vegetales estudiadas (*Oxalis valdiviensis*, *Mutisia spinosa* y *Cirsium vulgare*). En cada columna, letras diferentes indican valores que difieren significativamente (primero ANOVA, luego prueba de Tukey: valor  $P < 0.05$ ) ..... 58
- Cuadro 4.1.** Lista de especies vegetales con polinización biótica presentes en los tres sitios, incluido el nombre científico, la familia, el hábito de crecimiento (herbácea, arbusto o árbol) y el estatus (exótica o nativa) ..... 76
- Cuadro 4.2.** Influencia del mes (M), sitio (S), intensidad de cosecha (IC) e intensidad de cosecha al cuadrado (IC<sup>2</sup>) sobre la densidad floral de grupos de plantas (herbáceas exóticas, herbáceas nativas, arbustos y árboles nativos); y sobre la densidad de visitantes florales (abeja melífera, abejorros exóticos, abejas y avispas nativas, sírfidos, otras

moscas, escarabajos y hormigas). Se muestra la importancia relativa de cada variable predictora del modelo en función del peso de Akaike de los modelos que incluyeron a dicha variable. Los valores de importancia relativa inferiores a 0,20 se eliminaron del cuadro para mayor claridad ..... 81

**Cuadro 4.3.** Influencia del mes (M), sitio (S), intensidad de cosecha (IC) e intensidad de cosecha al cuadrado (IC<sup>2</sup>) en la densidad floral (Log No./ha) de herbáceas exóticas, herbáceas nativas, arbustos y árboles nativos. Se muestran los estimadores del modelo (y los errores estándar) del modelo con el AIC más bajo. Los estimadores del modelo cuyo valor son más del doble que los de su error estándar se muestran en negrita. Se presentan los valores de AIC del modelo mínimo adecuado y del modelo nulo, así como su diferencia. Los estimadores son valores medios para efectos fijos y valores de varianza para efectos aleatorios. Abreviaturas: FN (Foyel Norte), R (Los Repollos), D (diciembre), E (enero) ..... 83

**Cuadro 4.4.** Influencia de mes (M), sitio (S), intensidad de cosecha (IC) e intensidad de cosecha al cuadrado (IC<sup>2</sup>) sobre la densidad de visitantes florales (abeja melífera, abejorros exóticos, abejas y avispas nativas, sírfidos, otras moscas, escarabajos y hormigas). Se muestra la importancia relativa de cada variable predictora del modelo en función del peso de Akaike de los modelos que incluyeron a dicha variable. Los valores de importancia relativa inferiores a 0,20 se eliminaron del cuadro para mayor claridad ..... 85

**Cuadro 4.5.** Influencia de mes (M), sitio (S), intensidad de cosecha (IC) e intensidad de cosecha al cuadrado (IC<sup>2</sup>) en la densidad (Log No./ha) de la abeja melífera, abejorros

exóticos, abejas y avispas nativas, sírfidos, otras moscas , escarabajos y hormigas. Se muestran los estimadores (y los errores estándar) del modelo con el menor valor de AIC. Los estimadores del modelo cuyo valor son más del doble que los de su error estándar se muestran en negrita. Se presentan los valores AIC del modelo mínimo adecuado y del modelo nulo, así como su diferencia. Las estimaciones son valores medios para efectos fijos y valores de varianza para efectos aleatorios. Abreviaturas: FN (Foyel Norte), R (Los Repollos), D (diciembre), E (enero), NE (no evaluado). (\*) para el modelo de hormigas, la varianza residual se modeló por mes y sitio ..... 87

**Cuadro 5.1.** Situación que maximiza cada variable especificada para cada sitio: sin cosecha (0% material cosechado), baja (30% de material cosechado), media (50% de material cosechado) o alta (70% de material cosechado). Las variables han sido categorizadas según estén relacionadas a la provisión de leña, a un grupo específicos de seres vivos, al riesgo de incendios o a la protección del suelo. Abreviaturas: NE (No Evaluada) significa que la variable en cuestión aún no fue evaluada para el sitio correspondiente, IR (Irrelevante) significa que el efecto de la intensidad de cosecha sobre la variable en cuestión para ese sitio es casi nulo. Para aquellas variables cuyo valor dependía de la estacionalidad (densidad de escarabajos y de otras moscas), se consideró el nivel de cosecha en el momento que se maximizaba dicha variable ..... 107

## ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.1.** Mapa conceptual del enfoque y la lógica de la presente tesis. Los recuadros en gris señalan los temas centrales ..... 8
- Figura 2.1.** Esquema representando los efectos directos (líneas llenas) e indirectos (líneas punteadas) provocados por un aumento en la abundancia de la abeja melífera (A) sobre plantas (P) o abejas silvestres (S). Los efectos pueden ser tanto positivos (+) como negativos (-). La especie de planta (P) y la especie de abeja (S) representan un mutualismo planta-polinizador, donde el balance neto de la interacción entre ambos es positivo ..... 12
- Figura 2.2.** Abeja melífera (*Apis mellifera*) recolectando néctar en flores de *Lupinus* sp. en el sitio El Foyel, Provincia de Río Negro, Argentina. Ambas especies son exóticas para la región ..... 32
- Figura 3.1.** Ubicación de todos los sitios de estudio de la presente tesis en la provincia de Río Negro, Argentina. En naranja se resalta el sitio de estudio El Foyel, correspondiente a este capítulo. El mapa fue construido mediante la herramienta SimpleMappr (Shorthouse 2010) ..... 43
- Figura 3.2.** Flores e inflorescencias de las tres especies estudiadas (a) *Oxalis valdiviensis*, (b) *Mutisia spinosa* y (c) *Cirsium vulgare* y una de las especies de abejorros invasores: *Bombus terrestris* ..... 44

**Figura 3.3.** Zona de emplazamiento de las colmenas en el sitio de estudio ..... 46

**Figura 3.4.** Fotografías de preparados histológicos mostrando los granos de polen depositados en los estigmas de las tres especies estudiadas (a) *Oxalis valdiviensis*, (b) *Mutisia spinosa* y (c) *Cirsium vulgare* ..... 48

**Figura 3.5.** Análisis de senderos teórico incorporando todas las relaciones hipotéticas entre las variables de interés para las 3 especies vegetales. Variables: Índice de Simpson (1-D), t. v. abeja melífera (tasa de visita de la abeja melífera), t. v. polinizadores nativos (tasa de visita de los polinizadores nativos), t. v. abejorros exóticos (tasa de visita de los abejorros exóticos *Bombus terrestris* y *B. ruderatus*), granos de polen conoespecífico, granos de polen heteroespecífico y éxito reproductivo (número de semillas viables/número total de óvulos para *O. valdiviensis* y aquenios sanos/número total de aquenios para *M. spinosa* y *C. vulgare*). Las líneas llenas representan los efectos positivos y las punteadas a los negativos ..... 51

**Figura 3.6.** Gráfico de barras mostrando la tasa de visita promedio para cada categoría de polinizador (abejorros exóticos, abeja melífera, polinizadores nativos) para cada una de las tres especies estudiadas (*Oxalis valdiviensis*, *Mutisia spinosa* y *Cirsium vulgare*). Las líneas de error indican los errores estándar (EE). Para cada especie de planta, las letras distintas indican valores que difieren significativamente (primero ANOVA, luego prueba de Tukey: valor  $P < 0.05$ ) ..... 53

**Figura 3.7.** Análisis de senderos mostrando las relaciones causales más importante entre las variables de interés para cada una de las especies estudiadas (a) *Oxalis*

*valdiviensis*, (b) *Mutisia spinosa* y (c) *Cirsium vulgare*. Variables: Índice de Simpson (1-D), t. v. abeja melífera (tasa de visita de la abeja melífera), t. v. polinizadores nativos (tasa de visita de los polinizadores nativos), t. v. abejorros exóticos (tasa de visita de los abejorros exóticos *Bombus terrestris* y *B. ruderatus*), granos de polen conespecífico, granos de polen heteroespecífico y éxito reproductivo (número de semillas viables / número total de óvulos para *O. valdiviensis* o aquenios sanos / número total de aquenios para *M. spinosa* y *C. vulgare*). El modelo muestra la magnitud de coeficiente estandarizado de cada sendero (ancho de la flecha) y su significancia (\*\*: valor  $P < 0.05$ ) o significancia marginal (\*: valor  $P = 0.05 - 0.1$ ). Las líneas llenas representan los efectos positivos y las punteadas, los negativos ..... 54

**Figura 4.1.** Ubicación de los sitios de estudio en la provincia de Río Negro, Argentina. Debido a su proximidad, los sitios FS (Foyel Sur) y FN (Foyel Norte) se incluyen ambos en la cercanía del punto denominado El Foyel. El mapa fue construido mediante la herramienta SimpleMappr (Shorthouse 2010) ..... 69

**Figura 4.2.** Matorral norpatagónico correspondiente al sitio El Foyel (a) Visualización general del sitio de estudio, (b) especie de planta nativa *Alstroemeria aurea*, (c) especie de planta nativa *Embothrium coccineum*, (d) especie de planta nativa *Vicia nigricans* .... 70

**Figura 4.3.** Tratamientos de intensidad de cosecha aplicados a las parcelas (a) Esquema demostrativo a nivel de sitio de los tratamientos (0%, 30%, 50% y 70% de remoción de biomasa), mostrando las 6 franjas de remoción de biomasa de distinto ancho para cada

parcela, (b) Visualización aérea de las parcelas luego de haber sido aplicados los  
tratamientos ..... 71

**Figura 4.4.** Densidad total de visitantes florales. Abreviaciones: FS (Foyel Sur), FN  
(Foyel Norte) y R (Repollos) ..... 73

**Figura 4.5.** Visitantes florales registrados durante los censos de visita. (a) Abeja nativa  
*Ruizanthedella mutabilis* en flores de *Phacelia secunda*, (b) *Bombus dahlbomii* en flores  
de *Lathyrus* sp., (c) Abeja exótica *Apis mellifera* en flores de *Ribes magellanicum* (d)  
Escarabajo de la familia Buprestidae en flores de *Geranium magellanicum* ..... 74

**Figura 4.6.** Densidad floral según cada grupo de plantas para los principales meses de  
floración y para cada uno de los sitios estudiados (**panel superior**). Densidad de  
visitantes florales según grupos para los principales meses de floración y cada uno de  
los sitios estudiados (**panel inferior**). Abreviaturas de los sitios: FS (Foyel Sur), FN  
(Foyel Norte), R (Los Repollos) ..... 80

**Figura 4.7.** Efecto de la intensidad de cosecha (IC) sobre la densidad floral de grupos  
de plantas para los principales meses de floración y para cada sitio. Los puntos  
corresponden a los valores promedio y las curvas representan los valores predichos por  
los modelos de efectos mixtos. Las curvas están ausentes si IC no está incluido en el  
modelo mínimo adecuado seleccionado por AIC (Akaike Information Criteria). Si el  
mes está ausente en el modelo mínimo, se muestra una sola curva. La densidad floral de  
los árboles no fue relevante en el sitio R o en enero, por lo que fueron eliminados del

análisis de datos. Abreviaturas de los sitios: FS (Foyel Sur), FN (Foyel Norte), R (Los Repollos) ..... 82

**Figura 4.8.** Efecto de la intensidad de cosecha (IC) sobre la densidad de la abeja melífera, abejorros exóticos y abejas y avispa nativas para los principales meses de floración y para cada sitio. Los puntos corresponden a los valores promedio y las curvas representan los valores predichos por modelos de efectos mixtos. Las curvas están ausentes si IC no está incluido en el modelo mínimo adecuado seleccionado mediante AIC (Akaike Information Criteria). La densidad de abejorros exóticos no fue relevante en el sitio R. Abreviaturas de los sitios: FS (Foyel Sur), FN (Foyel Norte), R (Los Repollos) ..... 86

**Figura 4.9.** Efecto de la intensidad de cosecha (IC) sobre la densidad de sírfidos, otras moscas, escarabajos y hormigas para los principales meses de floración y para cada sitio. Los puntos corresponden a los valores promedio y las curvas representan los valores predichos por los modelos de efectos mixtos. Abreviaturas de los sitios: FS (Foyel Sur), FN (Foyel Norte), R (Los Repollos) ..... 89

**Figura 5.1.** Niveles de cosecha a los cuales se maximiza cada variable para cada sitio. Cada eje corresponde a niveles crecientes de intensidad de cosecha: sin cosecha (0% de material cosechado), baja (30% de material cosechado), media (50% de material cosechado) o alta (70% de material cosechado). Por ejemplo, el máximo nivel de energía se obtiene a una intensidad de cosecha del 70 % en FS, mientras que se obtiene a un nivel del 50% en R. Las variables son: rebrote (tasa de rebrote m<sup>3</sup>/ha.año), cobertura (cobertura aérea del suelo %), hojarasca (%), min. combustible (mínima

cantidad de combustible  $m^2/ha$ ), LFMC (Leaf Moisture Content, contenido de humedad de hojas de *N. antártica* %), hormigas (densidad de hormigas Log No./ha), escarabajos (densidad de escarabajos Log No./ha), moscas (densidad de otras moscas Log No./ha), sírfidos (densidad de sírfidos Log No./ha), abejas (densidad de abejas y avispa nativas Log No./ha), min. abejorros exót. (mínima densidad de abejorros exóticos Log No./ha), arbustos (densidad floral de arbustos nativos Log No./ha), herbáceas (densidad floral de herbáceas nativas Log No./ha), min. plantas exót. (mínima densidad floral de herbáceas exóticas Log No./ha), div. plantas 3 (diversidad funcional de plantas Rao Q), div. plantas 2 (diversidad taxonómica de plantas Chao q1), div. plantas 1 (diversidad de plantas Shannon index  $H'$ ), energía (oferta energética GJ/ha). Abreviaturas de los sitios: FS (Foyel Sur), FN (Foyel Norte), R (Los Repollos). Nótese que el nivel de cosecha correspondiente a la mínima densidad de abejorros exóticos no se estimó para Los Repollos (R) debido a los bajos niveles de densidad (recuadro punteado), pero se incluyó la variable en el gráfico para facilitar la comparación entre sitios..... 108

## Resumen

### **Impacto de abejas invasoras sobre la comunidad de plantas y polinizadores ante distinta intensidad de manejo forestal**

Existe una creciente preocupación por las consecuencias de las abejas invasoras. A pesar de los avances científicos en las dos últimas décadas, aún quedan por determinar sus impactos y, en mayor medida, los factores reguladores. Especialmente aquellos relacionados con el rol de disturbios y complejos invasores. Se evaluó el efecto de abejas invasoras (la abeja melífera, *Apis mellifera* y los abejorros exóticos, *Bombus ruderatus* y *B. terrestris*) y del manejo forestal sobre las interacciones planta-polinizador del matorral norpatagónico. Primero, mediante una revisión bibliográfica, se detallaron los impactos tanto positivos como negativos de la abeja melífera y los mecanismos asociados. Se propusieron dos factores como relevantes: su denso-dependencia y la disponibilidad de recursos. Segundo, en tres especies vegetales del matorral se determinó en qué medida las visitas (denso-dependencia) respondían a la diversidad de flores (disponibilidad de recursos) y como también afectaban a la polinización y a la reproducción a escala individual. Efectivamente, la diversidad de flores promovió la abundancia de polinizadores, aunque no se encontraron efectos negativos de las abejas exóticas. Tercero, para evaluar los efectos en la comunidad de los disturbios se determinó experimentalmente el efecto de la intensidad de cosecha de material leñoso (IC) sobre la densidad de flores y de visitantes. La IC incrementó consistentemente la densidad floral de herbáceas y arbustos nativos, pero su efecto fue variable en herbáceas exóticas y nulo en árboles. El aumento en el recurso floral nativo

estuvo asociado a un aumento consistente de la densidad de abejorros exóticos, abejas y avispa nativas y sírfidos. Los resultados demuestran la capacidad de las abejas invasoras para integrarse, dominando las visitas; situación que puede ser promovida por disturbios. También apoyan la idea de que son especies generalistas, que no dependen de la interacción con especies vegetales exóticas (complejos invasores) y que sus efectos están mediados por la disponibilidad de recursos florales.

**Palabras clave:** abejas invasoras, polinizadores, disturbio, matorrales, manejo.

## Abstract

### **Impact of invasive bees on plant pollinator community under different intensity of forest management**

There is growing concern about the consequences of invasive bees. Despite scientific advances in the last two decades, its impacts and, to a greater extent, regulating factors remain to be determined. Especially those related to the role of disturbances and invader complexes. The effect of invasive bees (honey bee, *Apis mellifera* and the exotic bumblebees, *Bombus ruderatus* and *B. terrestris*) and forest management on plant-pollinator interactions of northern Patagonian woodlands was evaluated. First, through a literature review, the positive and negative impacts of the honey bee and their mechanisms were identified. Two factors emerged as relevant: their density-dependency and resource availability. Second, in three woodland plant species it was determined how the visits (density-dependence) responded to the diversity of flowers (resource availability) and how they affected pollination and reproduction on an individual scale. Indeed, the diversity of flowers promoted the abundance of pollinators, although negative effects of exotic bees were not found. Third, to evaluate the disturbance effect on the community, the consequences of harvesting intensity of woody material (HI) on the density of flowers and visitors were experimentally determined. HI consistently increased the floral density of native herbs and shrubs, but its effect was variable on exotic herbs and null on trees. The increase in the native floral resource was associated with an increase in the density of exotic bumblebees, native bees and wasps and hoverflies. The results demonstrate the ability of invasive bees to integrate and become

dominant floral visitors; a situation that can be promoted by disturbance. They also support the idea that they are generalist species, that they do not strictly depend on the interaction with exotic plant species (invader complexes) and that their effects are mediated by the availability of flower resources.

**Keywords:** invasive bees, pollinators, disturbance, woodland, management.

## **Capítulo 1. Introducción general**

## 1.1. Introducción general

Las interacciones mutualistas planta-polinizador son de vital importancia para el hombre y el mantenimiento de la biodiversidad, al estar directamente vinculados con la polinización y reproducción de las plantas con flor. El 87,5% de las Angiospermas son polinizadas por animales (Ollerton et al. 2011) y el 70% de los principales cultivos a nivel mundial dependen de polinizadores (Klein et al. 2007). Sin embargo, estas interacciones se hallan sometidas a modificaciones antrópicas como la fragmentación, aislamiento y degradación del hábitat originales provocados por cambios y la intensificación en el uso de la tierra, la utilización de agroquímicos (como herbicidas y pesticidas), el cambio climático y la introducción de especies exóticas que amenazan con su continuidad (Kearns et al. 1998, Potts et al. 2010). Se estima que el 40 % de los insectos podrían desaparecer en la próxima década, destacándose que en dos de los tres órdenes más vulnerables identificados: Hymenoptera y Lepidoptera, se encuentran numerosas especies de polinizadores (Sánchez-Bayo y Wyckhuys 2019).

Particularmente importantes son las perturbaciones provocadas por especies de plantas y polinizadores exóticos sobre las interacciones mutualistas planta-polinizador, con consecuencias a niveles poblacionales, comunitario y ecosistémico (Goulson 2003, Traveset y Richardson 2006). Dentro de los principales polinizadores invasores a nivel global, podemos encontrar a la abeja melífera (*Apis mellifera* L.) y a algunas especies de abejorros (*Bombus* spp.), principalmente debido al manejo comercial que ha propiciado sus respectivas expansiones a lo largo del planeta (Geslin et al. 2017). Debido a que son especies de abejas eusociales, sus poblaciones pueden alcanzar niveles altos de abundancia, con la consecuente competencia sobre otras especies de polinizadores por

recursos como polen y/o néctar (Goulson 2003, Mallinger 2017). En consecuencia, esto puede provocar reducciones en el fitness de los polinizadores silvestres como también cambios en sus abundancias poblacionales (Thomson 2004, Paine y Roberts 2005). A su vez, las abejas invasoras también pueden alterar el proceso de polinización de plantas, tanto nativas como exóticas, con consecuencias diversas en su reproducción (Dohzono y Yokoyama 2010, Sáez et al. 2014).

Asimismo, las comunidades nativas de plantas y polinizadores se ven afectadas por distintos disturbios antrópicos; asociados al manejo de los ecosistemas con el fin de obtener distintos beneficios. Estos disturbios antropogénicos pueden directamente afectar el tamaño y la densidad de poblaciones de plantas y polinizadores (Samejima et al. 2004, Vázquez y Simberloff 2004, Aizen y Vázquez 2006), como así también pueden tener efectos sobre sus distintos atributos, que se pueden traducir en cambios entre las interacciones de ambos grupos participantes (Vázquez y Simberloff 2004). La cosecha de biomasa para la obtención de productos madereros o de leña es un disturbio típico en ecosistemas forestales. La reducción de la biomasa permite una liberación de recursos, principalmente la luz, que pueden afectar los procesos fisiológicos de las plantas y de comportamiento de los polinizadores (Aizen y Vázquez 2006). Por ejemplo, la liberación de recursos puede favorecer la producción de flores de los individuos remanentes e incrementar su atractividad frente a los polinizadores (Cunningham 1997, Aizen y Vázquez 2006). A su vez, los polinizadores responden de manera distinta a la estructura del canopeo, con especies que prefieren áreas con canopeo abierto y otras con canopeo cerrado (Roubik 1993).

Resulta importante remarcar que los factores que amenazan la biodiversidad no siempre se presentan de manera aislada, sino que pueden hacerlo de manera conjunta e interactuar incluso de manera sinérgica (Brook et al. 2008). Existen evidencias, directas

e indirectas, que las alteraciones provocadas por disturbios antrópicos pueden beneficiar la invasión de especies exóticas y/o mediar sus efectos en los mutualismos planta-polinizador, aunque son pocos los estudios que han abarcado este aspecto (Kremen y Ricketts 2000, Bartomeus et al. 2010, Montero-Castaño y Vilà 2012). Por ejemplo, niveles altos de tala en bosques tropicales secos de Tailandia favorecen el dominio de una especie vegetal invasora en el sotobosque, la cual resulta sumamente atractiva para la diversidad de especies de mariposas (Ghazoul, 2004). Este cambio en la estructura vegetal acarrea un cambio en el comportamiento de forrajeo de las mariposas, las cuales dejan de visitar las flores de la especie arbórea dominante del bosque *Dipterocarpus obtusifolius* (Dipterocarpaceae) Teijsm. ex Miq. para concentrar su actividad en el sotobosque (Ghazoul 2004). La hipótesis de disturbio intermedio plantea que los efectos de la tala son dependientes, al igual que cualquier disturbio en general, de la intensidad con que se realiza (Connell 1978, Huston 2014). Este atributo complejiza una potencial interacción con otros factores, por lo que resulta importante su contemplación. Hasta la actualidad, pocos trabajos han evaluado de manera experimental los efectos de la cosecha de biomasa leñosa en ecosistemas forestales sobre las interacciones planta-polinizador (Pengelly y Cartar 2010, Rodríguez y Kouki 2015, Coulin et al. 2019).

Los matorrales mixtos de *Nothofagus antarctica* (G.Forst.) Oerst. del noroeste de la Patagonia representan una de las principales comunidades forestales de la región. Son ecosistemas ricos en flora endémica y se caracterizan por la alta dependencia de muchas especies de plantas por polinización biótica, característica más similar a ecosistemas tropicales que templados (Aizen y Ezcurra 1998, Speziale et al. 2010). A pesar de esto, la relación entre especies de polinizadores y plantas dependientes de polinización biótica es baja en comparación con otros bosques templados (Aizen y Ezcurra 1998). Por ejemplo, existe una sola especie de abejorro nativo, *Bombus*

*dahlbomii* Guérin, responsable de la polinización de varias especies de plantas, a diferencia de sitios del hemisferio norte con bosques templados donde suele haber por lo menos cinco especies distintas de abejorros (Aizen y Ezcurra 1998). Se ha sugerido que esta baja relación podría propiciar la existencia de nichos disponibles para el establecimiento de especies de polinizadores exóticas (Aizen y Ezcurra 1998).

Actualmente, en estos matorrales habitan tres especies de abejas sociales invasoras. Por un lado, dos especies de abejorros invadieron la Patagonia Argentina hace tres décadas luego de haber sido introducidos y liberados en Chile. Se estima que la invasión de *Bombus ruderatus* (F.) empezó en 1993 (Roig Alsina y Aizen 1996) y de *Bombus terrestris* (L.) en 2006 (Torretta et al. 2006). Por otro lado, la introducción de la abeja melífera (*A. mellifera*) se estima comenzó en 1859 (Pérez Rosales 1859, Sanguinetti y Singer 2014).

Numerosos estudios demuestran que las abejas sociales pueden interrumpir las interacciones planta-polinizador con efectos diversos en ambos componentes (Morales y Aizen 2006, Aizen et al. 2008, Santos et al. 2012, Magrach et al. 2017, Valido et al. 2019). Sin embargo, pocos estudios han evaluado los efectos combinados de distintas especies de polinizadores exóticos e invasivos en simpatria en un nuevo ecosistema. A su vez y como se mencionó anteriormente, los disturbios antrópicos son un factor que puede promover la expansión de especies invasoras mediante el establecimiento de complejos invasores, es decir, mediante la asociación específica positiva entre plantas exóticas y visitantes florales exóticos. Sin embargo, aún no resulta en claro que tan frecuente es la ocurrencia de dichos complejos, especialmente como requisito para el establecimiento de abejas invasoras.

La legislación vigente en referencia al manejo sostenible de bosques (Ley Nacional 26.331 2007, Ley Provincial 4.552 2010) establece que la mayoría de los

matorrales de la provincia de Río Negro no pueden ser reemplazados por forestaciones de especies exóticas y deben ser manejados sosteniblemente. Para garantizar el manejo sostenible es necesario no solo desarrollar tecnologías de manejo que permitan una rentabilidad económica, sino que también consideren los impactos ambientales sobre la biodiversidad y los servicios ecosistémicos de los matorrales norpatagónicos. Para ello, primero es necesario generar conocimiento sobre como distintas intensidades de extracción de biomasa principalmente para leña pueden alterar las interacciones biológicas de las comunidades locales. Si bien algunos estudios han comenzado a abarcar este aspecto recientemente (Coulin et al. 2019, Goldenberg et al. 2020a, 2020b, Nacif et al. 2020), la poca información a nivel global también se repite a nivel regional. Incluso los estudios puramente silvícolas se enfocaron históricamente en las zonas de matorral donde las especies leñosas alcanzan mayor altura (Reque et al. 2007). A mi conocimiento, existe un solo estudio que ha evaluado la interacción entre polinizadores exóticos y distintos tipos de disturbios mediante la comparación de áreas contrastantes (áreas disturbadas sometidas a distintos tipos de disturbios como fuego, raleo, herbivoría por animales domésticos y disturbios en el suelo y áreas sin disturbar) en distintos tipos de bosques patagónicos (Morales y Aizen, 2002). Sin embargo, ningún estudio ha evaluado de manera experimental como el gradiente asociado a la intensidad de cosecha de biomasa puede interaccionar con esta problemática en distintos sitios correspondientes al matorral norpatagónico. En ese sentido, los resultados del presente trabajo podrán orientar la elección de un nivel de cosecha que no comprometa la conservación de las interacciones planta-polinizador.

## **1.2. Objetivo general**

El objetivo general consistió en evaluar el efecto de las abejas invasoras y del manejo forestal sobre las interacciones planta-polinizador del matorral norpatagónico.

### 1.3. Objetivos específicos

El **primer objetivo** fue revisar la bibliografía disponible sobre el impacto de las abejas invasoras para poder detectar los mecanismos y factores asociados a la diversidad de respuestas registradas en distintos estudios. La revisión se enfocó en la especie *A. mellifera*, cuyos impactos en la zona han sido poco estudiados a diferencia de las especies de *B. ruderatus* y *B. terrestris*. **Preguntas asociadas.** *¿Cuál es la diversidad de impactos asociados a la abeja melífera en interacciones planta-polinizador? ¿Mediante qué mecanismos ocurren estos impactos? ¿Qué factores pueden estar asociados a la diversidad de impactos asociados a esta especie?*

El **segundo objetivo** consistió en evaluar el impacto de abejas invasoras a escala individual y de manera integrada sobre los procesos de polinización y reproducción de tres especies vegetales presentes en el matorral. **Preguntas asociadas.** *¿La disponibilidad de flores tiene un efecto en el comportamiento de forrajeo de las abejas invasoras? ¿Existe evidencia de una potencial competencia entre abejas invasoras y polinizadores silvestres? ¿Cuál es el efecto de ambos grupos en la polinización y en el éxito reproductivo de plantas del matorral norpatagónico?*

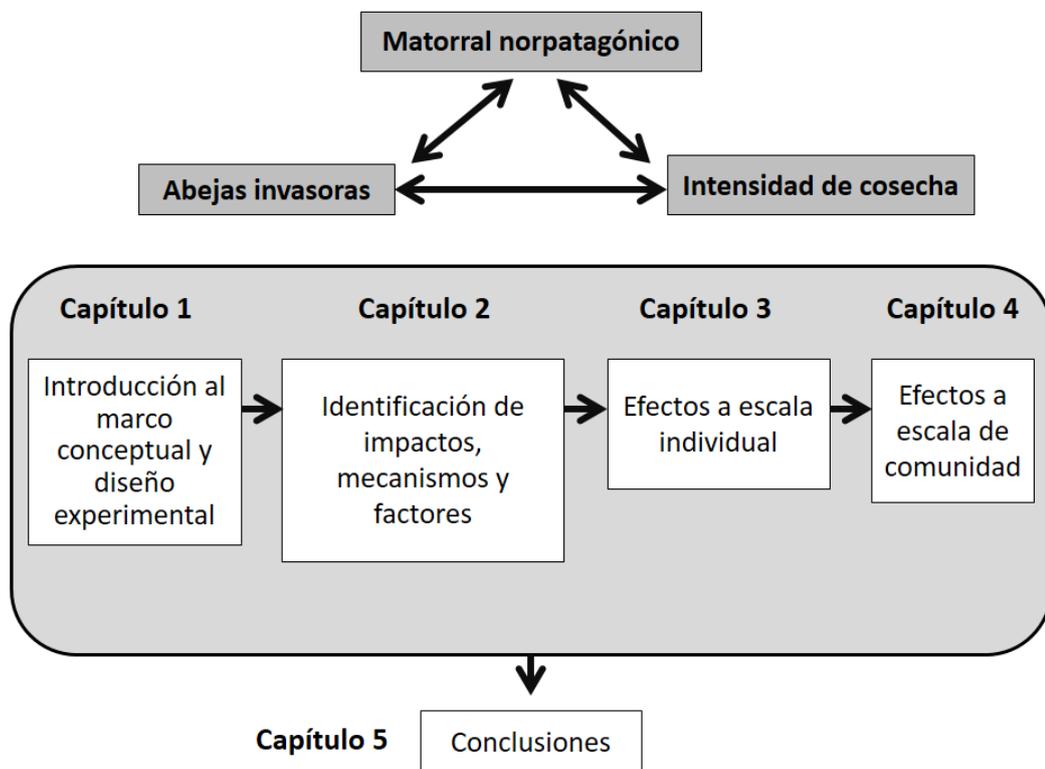
El **tercer objetivo** consistió en evaluar experimentalmente los efectos de la intensidad de cosecha sobre los componentes nativos y exóticos de las interacciones planta-polinizador del matorral norpatagónico, para poder identificar si los impactos detectados durante el objetivo 2 podrían verse exacerbados frente a este disturbio. **Preguntas asociadas.** *¿Cómo afecta la intensidad de cosecha el recurso floral de*

*distintos grupos de plantas? ¿Puede la intensidad de cosecha promover la asociación positiva entre plantas y abejas invasoras (complejos invasores)? ¿La respuesta de la abeja melífera es igual a la respuesta de las especies de abejorros exóticos (Bombus spp.)? ¿El efecto en abejas invasoras es similar al efecto en visitantes florales nativos? ¿Los efectos de la intensidad de cosecha son constantes a lo largo de la temporada floral?*

Una vez cumplidos los objetivos se integraron los resultados y las conclusiones de cada uno para arribar a conclusiones generales para el área de estudio, la región y el marco conceptual vinculado a la temática de abejas invasoras y de disturbios.

#### 1.4. Estructura de la tesis

La lógica y estructura de la tesis se presenta de manera resumida en la Figura 1.1



**Figura 1.1.** Mapa conceptual del enfoque y la lógica de la presente tesis. Los recuadros en gris señalan los temas centrales.

## **Capítulo 2. Impactos de la abeja melífera sobre plantas y abejas silvestres en hábitats naturales<sup>1</sup>**

---

<sup>1</sup>Este capítulo ha sido publicado en el monográfico “Pérdida de polinizadores: evidencias, causas y consecuencias” (editado por Ignasi Bartomeus y Jordi Bosch) de la Revista Ecosistemas:

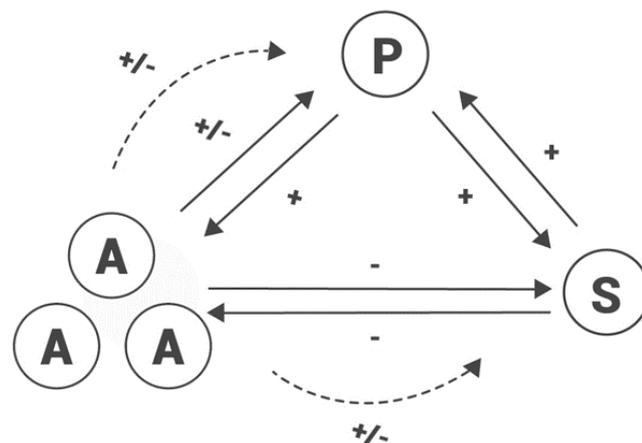
Agüero, J.I., Rollin, O., Torretta, J. P., Aizen, M.A., Requier, F. y Garibaldi, L.A. 2018. Impactos de la abeja melífera sobre plantas y abejas silvestres en hábitats naturales. Revista Ecosistemas, 27(2): 60-69.

## 2.1. Introducción

La abeja melífera es una especie nativa de África, oeste de Asia y Europa (Michener 2007) pero fue introducida por el Hombre en todos los demás continentes, excepto la Antártida; primariamente para la producción de miel y secundariamente para la polinización de cultivos, siendo actualmente el animal más utilizado para esta tarea (Moritz et al. 2005, Garibaldi et al. 2013). Sin embargo, esta especie es considerada uno de los principales invasores en sistemas mutualistas de polinización, pudiendo alcanzar abundancias muy altas en comparación a otros visitantes florales (Goulson 2003, Aizen et al. 2014). A pesar de que la abeja melífera es una especie útil considerada benéfica, existe una controversia mundial en torno a su introducción y presencia masiva en los ecosistemas, ya que numerosos estudios demuestran la existencia de impactos diversos e incluso contradictorios (Dick et al. 2003, Paini 2004, Shavit y Ne'eman 2009, Valido et al. 2014, Russo 2016, Thomson 2016, Torné-Noguera et al. 2016).

Otro aspecto que complejiza la evaluación del impacto ecológico de las abejas invasoras no es solo la diversidad de respuestas asociadas, sino también la existencia de efectos directos o indirectos al tratarse de interacciones mutualistas. Adaptando el esquema propuesto por Aizen et al. (2014), es posible desarrollar esta idea en referencia la abeja melífera (Figura 2.1). Podemos partir considerando que la especie de planta (P) y la especie de abeja (S) representan un mutualismo planta-polinizador, donde el balance neto de la interacción entre ambos es positivo. Sin embargo, la introducción y un incremento de la abundancia de la abeja melífera (A) pueden provocar que esta especie compita con la especie de abeja silvestre (S) por el polen y/o el néctar de la especie de planta (P). La competencia puede reducir la probabilidad de supervivencia y reproducción de la abeja silvestre (efecto directo negativo sobre S). A su vez, la

presencia de la abeja melífera puede aumentar la recolección de polen de la planta (P), provocando una disminución del polen disponible y, en consecuencia, una reducción en la eficiencia de la polinización de esta planta por la especie de abeja silvestre. Esto podría provocar una reducción del éxito reproductivo de la planta (efecto indirecto negativo sobre P). Los efectos indirectos sobre la planta (P) también pueden ser positivos si la abeja melífera (A) tiene un efecto positivo sobre la reproducción de P y se incrementa su población, lo cual puede provocar un incremento en la población de la abeja silvestre (S); quien al polinizar a la planta (P) da origen a un efecto indirecto positivo. Esto demuestra el nivel de complejidad que poseen este tipo de interacciones.



**Figura 2.1.** Esquema representando los efectos directos (líneas llenas) e indirectos (líneas punteadas) provocados por un aumento en la abundancia de la abeja melífera (A) sobre plantas (P) o abejas silvestres (S). Los efectos pueden ser tanto positivos (+) como negativos (-). La especie de planta (P) y la especie de abeja (S) representan un mutualismo planta-polinizador, donde el balance neto de la interacción entre ambos es positivo.

Otro factor agravante es la alta densidad poblacional de la abeja melífera que depende no sólo de su potencial invasor, sino también de la introducción deliberada de

colmenas. Actualmente, el manejo de esta especie para la polinización de cultivos consiste en una saturación con colmenas en los lotes cultivados, aunque se desconoce la cantidad óptima para maximizar la polinización (Delaplane y Mayer 2000). A su vez, en épocas no favorables (es decir, antes y/o después de las floraciones de los cultivos) numerosas colmenas son acarreadas a áreas naturales para aprovechar los recursos florales, actividad promovida y considerada generalmente sustentable (Dupont et al. 2004, Shavit y Ne'eman 2009, Valido et al. 2014, Torné-Noguera et al. 2016). Como resultado de esta trashumancia, la densidad de esta especie puede volverse inusualmente alta incluso en sitios donde es nativa.

El objetivo del presente capítulo es revisar la bibliografía disponible sobre el impacto de *Apis mellifera* sobre plantas y abejas silvestres en hábitats naturales, para poder detectar los mecanismos y factores asociados a la diversidad de respuestas registradas en distintos estudios. El enfoque en esta especie se debe al hecho de que, de las tres especies de abejas invasoras asilvestradas en los matorrales de *Nothofagus antarctica*, los estudios realizados se han enfocado principalmente en las dos especies de *Bombus* exóticos. Las únicas excepciones son los trabajos de Sanguinetti y Singer (2014) y Aizen et al. (2008), que son tratados aquí. En primer lugar, se describen los impactos a escala de individuo y de población para luego facilitar la descripción a escala de comunidad. Finalmente se realiza una descripción del rol del contexto ambiental en dichos impactos. El conocimiento de los mecanismos involucrados y la interacción con los factores del ambiente es indispensable para poder predecir qué efectos pueden ocurrir en la dinámica ecológica y evolutiva de los mutualismos de polinización. Por último, se espera proporcionar sugerencias para futuros estudios, con el fin de comprender cabalmente los impactos directos e indirectos de la presencia masiva de la abeja melífera sobre la biodiversidad.

## **2.2. Materiales y métodos**

Revisamos la literatura disponible en Google Scholar utilizando la cadena de búsqueda: “honeybee” o “*Apis mellifera*” y “impact” (última fecha de acceso: 9 de octubre del 2017). Además, complementamos la búsqueda con estudios vinculados a abejas invasoras, polinización y patógenos. Nuestro criterio para incluir los trabajos eran que (1) midieran el efecto de la introducción o cambio de abundancia de la abeja melífera (observacional o experimentalmente) en alguna variable de plantas y/o polinizadores que puede repercutir en su fitness, y (2) vincularan un mecanismo plausible a dicho efecto. En este sentido, el objetivo del presente capítulo no fue incluir toda la bibliografía disponible que haya documentado un impacto de la abeja melífera, sino aquella que contribuyera a identificar el tipo de impacto y los mecanismos asociados a esta especie. Por lo tanto, también incluimos aquellos trabajos que sugieren determinados impactos con una base hipotética sólida, pero cuya evidencia aún no es clara. En una primer instancia, categorizamos los trabajos según la variable medida asociada al impacto de la abeja melífera y que se haya medido sobre plantas o polinizadores. Luego, los trabajos fueron subdivididos según el tipo de mecanismo asociado a ellos.

## **2.3. Resultados**

### *2.3.1. Impactos en abejas silvestres*

La consecuencia de la expansión antrópica de la abeja melífera es una superposición de su zona de distribución con la de otras especies con las que antes no interactuaba. Esta especie se caracteriza por ser sumamente generalista (es decir, utiliza una gran variedad de plantas para la obtención de recursos alimenticios: polen y néctar). En consecuencia, resulta altamente probable que esta especie utilice los mismos recursos y compita con otras abejas nativas u otros polinizadores, como las aves nectaríferas en sitios donde ha sido introducida (Goulson 2003, Paini 2004, Traveset y Richardson 2006, Valido et al. 2014). La compleja organización social de la abeja melífera le otorga una alta capacidad competitiva (Moritz et al. 2005, Torné-Noguera et al. 2016). Por ejemplo, la comunicación entre miembros de la colmena le permite utilizar parches de vegetación ricos en recursos, incluso aislados a distancias de kilómetros (Beekman y Ratnieks 2000). Otro factor es el manejo de las colmenas principalmente mediante la suplementación de alimento o su traslado según la disponibilidad de flores en el paisaje (Goulson 2003). Además, la utilización de los mismos recursos florales aumenta la probabilidad de transmisión de patógenos y enfermedades entre la abeja melífera y las abejas silvestres.

#### *2.3.1.1. Impactos en abejas silvestres: competencia por recursos*

La competencia por recursos alimenticios ha sido considerada el principal mecanismo mediante el cual la abeja melífera puede provocar un impacto sobre otras especies de abejas (Goulson 2003, Paini 2004, Thomson 2004). El consumo en gran cantidad de néctar y polen por la abeja melífera podría reducir su disponibilidad para otras especies. Por ejemplo, se ha estimado que el polen total recolectado por un apiario de 40 colmenas durante tres temporadas de verano equivale al polen requerido por cuatro

millones de larvas de *Megachile rotundata* F. (Cane y Tepedino 2016). Estos valores representan una disminución de la disponibilidad de recursos si consideramos que ciertas especies de abejas silvestres necesitan remover prácticamente todo el polen disponible por día de aquellas plantas que utilizan para que las mismas estén representadas por poblaciones viables (Schlindwein et al. 2005, Larsson 2006, Larsson y Franzén 2007, Cane y Tepedino 2016). Los impactos de dicha competencia dependen del nivel de abundancia de la abeja melífera, ocurriendo incluso en sitios donde esta especie es nativa y ha coevolucionado con las especies afectadas (Cuadro 2.1). También dependen del contexto ambiental en relación con la oferta de recursos y la ecología de las abejas silvestres, ya que en sitios donde haya otros recursos disponibles y las abejas puedan desplazarse para utilizarlos, la competencia se verá mitigada.

	Mecanismo	Variable observada	Referencia	Sitio de estudio	A. mellifera estatus
<b>Abejas silvestres</b>	Competencia por interferencia	Cambios en el comportamiento (1,2)	(1) Gross y Mackay 1998	Australia	Exótica
			(2) Martins 2004	Kenya	Nativa
	Competencia por recursos	Cambios en el comportamiento (3,5,9)  Disminución del éxito reproductivo (3,6)  Reducción en el número de nidos (4)  Disminución de la abundancia o densidad (7,8)	(3) Thomson 2004	Estados Unidos	Exótica
			(4) Paini y Roberts 2005	Australia	Exótica
			(5) Roubik y Villanueva-Gutiérrez 2009	México	Exótica
			(6) Elbgami et al. 2014	Reino Unido	Nativa
			(7) Thomson 2016	Estados Unidos	Exótica
			(8) Torné-Noguera et al. 2016	España	Nativa
			(9) Magrach et al. 2017	España	Nativa
			(10) Kojima et al. 2011	Japón	Exótica
			(11) Graystock et al. 2013	Reino Unido	Nativa
Transmisión de parásitos y de patógenos	Contribución al colapso de colonias (10)  Cambios en el comportamiento (11)				

		Reducción en la supervivencia (11,12)			
		Deformaciones (12)	(12) Fürst et al. 2014	Reino Unido y la Isla de Man	Nativa
Especies vegetales	Robo de polen y/o néctar	Cambios en el comportamiento y eficiencia de los polinizadores (14)	(13) Vaughton 1996	Australia	Exótica
		Reducción del polen depositado en estigmas (13,16)	(14) do Carmo et al. 2004	Brasil	Exótica
		Disminución del polen disponible en el sistema (14,16)	(15) Carbonari et al. 2009	Brasil	Exótica
		Reducción en la tasa de producción de frutos y/o de semillas (1,13,14,16)	(16) Hargreaves et al. 2010	Sudáfrica	Nativa
		Aborto de flores (15)			
	Incremento de la abundancia del pool de polinizadores	Incremento de la tasa de producción de frutos y/o semillas (17,18,19)	(17) Dick 2001	Brasil	Exótica
		Incremento de los niveles de entrecruzamiento genético (17)	(18) Sanguinetti y Singer 2014	Argentina	Exótica
		Incremento de la abundancia (5)	(19) Mu et al. 2014	China	Exótica
		Selección de atributos florales (19)			
	Promoción de la geitonogamia	Reducción en la tasa de producción de frutos y/o semillas (9)	(20) England et al. 2001	Australia	Exótica
Disminución en la supervivencia de plántulas (22)		(21) Whelan et al. 2009	Australia	Exótica	
Reducción en los niveles de entrecruzamiento genético (20,21)		(22) Valido et al. 2014	España	Nativa	

**Cuadro 2.1.** Variable observada (efecto) y mecanismos asociados que fueron registrados frente a la introducción y aumento en abundancia de la abeja melífera sobre especies vegetales y abejas silvestres en hábitats naturales.

Numerosos trabajos muestran evidencia indirecta sobre competencia por recursos, ya sea en el solapamiento de recursos tróficos (Aizen y Feinsenger 1994, Steffan-Dewenter y Tschardtke 2000), disminución en la frecuencias de visitas de otras abejas (Aizen y Feinsenger 1994, Shavit y Ne'eman 2009), cambios en el uso de recursos utilizados por abejas nativas (Roubik y Villanueva-Gutiérrez 2009) y relaciones negativas entre la abundancia o densidad de la abeja melífera y la de abejas nativas (Kato et al. 1999, Thomson 2016). Si bien estos trabajos son sumamente valiosos, están basados en medidas indirectas del fitness o eficacia biológica que

impiden concluir si dichos cambios están relacionados al crecimiento, la supervivencia y la reproducción de otras abejas (Paini 2004).

Paini (2004) revisó nueve trabajos que incluían mediciones directas del ‘fitness’ (es decir, variables vinculadas a la supervivencia, reproducción o tamaño poblacional) de abejas silvestres en función de la presencia/abundancia de la abeja melífera, encontrando efectos significativos en cinco estudios. Dos de estos trabajos mostraron efectos positivos (Australia) y tres negativos (Alemania, Australia y Estados Unidos), atribuyendo estos últimos a la competencia por recursos (Sugden y Pyke 1991, Thoenes 1993, Evertz 1995). Por otro lado, estudios de largo plazo sobre el impacto de la introducción de la abeja africanizada en Guayana Francesa, Panamá y México basados en los resultados de trampas nido (medida directa), muestran que no hubo efectos negativos sobre las poblaciones de abejas nativas; a pesar de haberse registrado notoriamente cambios en su forrajeo probablemente como una muestra de adaptación (Roubik 2009). En un estudio experimental en Estados Unidos, la proximidad de nidos de *Bombus occidentalis* (Green) a colmenas de la abeja melífera estaba relacionada a variaciones negativas en atributos reproductivos, como la disminución del tamaño medio de las reinas (Thomson 2004). Otro estudio experimental en Reino Unido encontró una reducción en la reproducción de *Bombus terrestris* vinculada a la proximidad con colmenas (Elbgami et al. 2014). En Australia, en sitios con apicultura, el número de nidos de *Hylaeus alcyoneus* (Erichson) (Colletidae) era 23% menor que en sitios donde no se realizaba dicha actividad (Paini y Roberts 2005). El paisaje puede ser un factor importante: el emplazamiento de colmenas en ambientes agrícolas homogéneos (menos del 2% de pasturas semi-naturales) tuvo efectos negativos sobre la densidad total de *Bombus*, no habiéndose registrado dicha respuesta en ambientes heterogéneos (aunque en estos últimos se registró una reducción en la abundancia

proporcional de especies de tórax pequeño, con rangos de forrajeo más limitado) (Herbertsson et al. 2016). La causa sería la competencia al inicio de la temporada de floración de cultivos (Lindström et al. 2016). Eso significa que la heterogeneidad del paisaje permite aliviar la competencia entre la abeja melífera y los abejorros debido a una mayor oferta de recursos florales.

Otro tipo de recurso por el cual la abeja melífera podría competir con otras especies de abejas son los sitios de nidificación. Sin embargo, se ha sugerido que no sería frecuente ya que la abeja melífera en condiciones silvestres nidifica generalmente en cavidades ubicadas en árboles, mientras que la mayoría de las abejas construyen sus nidos excavando en el suelo (Butz Huryn 1997, Goulson 2003, Michener 2007).

#### *2.3.1.2. Impactos en abejas silvestres: competencia por interferencia*

La competencia por interferencia ocurre cuando una abeja tiene un comportamiento agresivo hacia otras especies durante el forrajeo o mediante el pillaje de nidos (es decir, robo de néctar y polen de los mismos). La abeja melífera usualmente no es una especie agresiva (do Carmo et al. 2004, Paini 2004, Torné-Noguera 2016), habiéndose observado dicho comportamiento en pocos estudios y con una baja incidencia. Martins (2004) registró eventos esporádicos de desplazamiento de abejas silvestres por abejas melíferas cuando la superposición en el uso de los recursos era alta. El comportamiento agresivo también se ha visto hacía especies de *Bombus* durante el robo de néctar (Holmes 1964, Butz Huryn 1997). Un caso excepcional lo constituye el estudio de Gross y Mackay (1998) en Australia, en el cual la abeja melífera desplazaba la mayoría de las veces (73%) a las abejas nativas cuando ambas interactuaban al visitar flores de la especie *Melastoma affine* (Melastomataceae). Hay también registros que muestran

que al momento de arribar a la región de Gorotire, Pará, en Brasil, las abejas africanizadas solían “robar” nidos de abejas sin aguijón (tribu Meliponini); aunque la importancia relativa de este fenómeno no es clara (Posey y Camargo 1985, Pedro y Camargo 1991). Sin embargo, este comportamiento agresivo disminuyó con el tiempo. Según nuestro conocimiento, este es el único reporte existente de pillaje en nidos de abejas silvestres.

Otra forma potencial de competencia directa podría darse cuando la marca aromática que deja la abeja melífera al visitar flores (Giurfa y Núñez 1992), condiciona el comportamiento de otras especies de abejas. Sin embargo, actualmente resulta difícil delimitar la importancia de este fenómeno, ya que se conoce poco sobre el reconocimiento de dichas marcas entre géneros y familias de abejas (Gawleta et al. 2005).

A excepción de unos pocos casos, la competencia de la abeja melífera con otras especies de abejas mediante la interferencia no es relevante. Es probable que los casos de agresividad fueran impulsados por una escasez de recursos (Butz Huryn 1997). Sin embargo, aún queda por determinar el efecto de las marcas aromáticas en el comportamiento de otras especies de abejas.

### *2.3.1.3. Impactos en abejas silvestres: transmisión de patógenos*

Las colmenas de la abeja melífera albergan varios microorganismos benéficos, pero también parásitos, patógenos y virus (Anderson et al. 2011). Hasta la década de 1980, las infecciones virales de las abejas eran consideradas generalmente inofensivas. Pero desde la transmisión del ácaro *Varroa destructor* de las abejas asiáticas *Apis cerana* a la abeja melífera y su propagación mundial, aumento significativamente la cantidad de

infecciones virales y de muerte de colmenas (Aubert et al. 2008). Actualmente, mundialmente se conocen 24 virus que pueden infectar a las abejas melíferas (McMenamin y Genersch 2015). El ácaro *Varroa destructor* es un vector de diferentes virus, que se multiplican en él y después se inoculan en las larvas y adultos de la abeja melífera en gran cantidad (Genersch y Aubert 2010, McMenamin y Genersch 2015). También el parásito *Nosema ceranae* se transfirió de la abeja asiática a la abeja melífera, causando numerosas pérdidas de colmenas (Higes et al. 2006, 2010). Sin embargo, la abeja melífera no siempre es la víctima: la importación y el despliegue de las abejas melíferas en altas densidades pueden ser responsables de la introducción de parásitos exógenos o de un cambio en la dinámica de los parásitos nativos, que pueden aumentar la prevalencia de muchas enfermedades en las abejas silvestres (Goulson 2003, Fürst et al. 2014, Graystock et al. 2016). La transmisión de patógenos se favorece por los contactos físicos entre las abejas, especialmente durante la visita a las flores (Durrer y Schmid-Hempel 1994, McArt et al. 2014, Graystock et al. 2016).

En Europa, América del Norte y Japón, aproximadamente la mitad de los virus de la abeja melífera fueron detectados en 14 especies de abejorros (*Bombus* spp.) y de abejas silvestres de diferentes géneros (Tehel et al. 2016). La abeja melífera es probablemente el principal responsable de la transmisión de estos virus a abejas silvestres (Fürst et al. 2014, Graystock et al. 2016, Tehel et al. 2016). Recientemente, se registró la presencia de *N. ceranae* en diferentes especies nativas de *Bombus* en Inglaterra, China y Argentina (Plischuk et al. 2009, Li et al. 2011, Graystock et al. 2013, 2014, 2016) y en especies de abejas sin aguijón (Meliponini) en Argentina y Brasil (Porrini et al. 2017).

Si bien la evidencia actual sugiere que la abeja melífera es efectivamente un agente de transmisión de parásitos y de enfermedades, aún se desconoce en gran parte

las consecuencias en las abejas silvestres. Al presente, algunos trabajos han registrado deformaciones, cambios en el comportamiento, reducción de la supervivencia y contribución al colapso de colonias (Cuadro 2.1).

### 2.3.2. *Impactos en especies vegetales*

La abeja melífera puede tener efectos sobre el éxito reproductivo de las plantas a través de los mecanismos relacionados con el proceso de polinización (Cuadro 2.1). Sus efectos están relacionados con el sistema reproductivo de las plantas (por ej. el nivel de autocompatibilidad), presencia/ausencia de hercogamia y dicogamia, limitación polínica y las abundancias relativas de *A. mellifera* (Hargreaves et al. 2009, Dohzono y Yokoyama 2010, Aizen et al. 2014). Por ejemplo, el tipo de comportamiento de la abeja melífera puede favorecer la geitonogamia en especies auto-compatibles. La dicogamia o hercogamia facilitan el robo de polen, ya que las funciones masculinas y femeninas se hayan separadas temporal y espacialmente, respectivamente. En situaciones de limitación polínica, el aumento de las tasas de visita debido a la presencia de la abeja melífera puede favorecer el flujo de polen. La abundancia es otro factor determinante, ya que los impactos de la abeja melífera son denso-dependientes (Aizen et al. 2014), lo que explica impactos incluso en sitios donde la abeja melífera es nativa y las plantas han coevolucionado en su presencia (Cuadro 2.1). La denso-dependencia significa que no se podrían detectar impactos si la abundancia de la abeja melífera es baja en relación con los polinizadores nativos.

En general, la abeja melífera resulta ser un polinizador menos eficiente que otros polinizadores nativos para muchas especies de plantas silvestres (Vaughton 1996, Gross y Mackay 1998, Celebrezze y Paton 2004, Larsson 2005) y/o cultivadas (Garibaldi et al.

2013). La menor eficiencia de la abeja melífera puede deberse en parte a la particularidad de sus estructuras para el acarreo de polen. La abeja melífera posee una estructura especializada en las patas traseras, la corbícula, para transportar una gran cantidad de polen agregado en forma de pelota (Michener 2007). En consecuencia, este polen no está disponible para la polinización, quedando solo disponibles los granos retenidos en los pelos del cuerpo. Además, su menor eficiencia puede estar asociada a una baja frecuencia de contacto con el estigma de las flores, debido al comportamiento recolector. La abeja melífera tiene una tasa de visita a flores (número de flores por minuto visitadas) y una tasa de contacto con el estigma dos veces menor que *Osmia cornuta* (Latreille) (Hymenoptera: Megachilidae) (Monzón et al. 2004). Además, *O. cornuta* puede recolectar polen y néctar en condiciones ambientales más adversas (i.e. alta ventosidad, baja radiación lumínica) que la abeja melífera (Vicens y Boch 2000).

La abeja melífera es el principal visitante de flores de muchas plantas en lugares donde fue introducida, pudiendo alterar el comportamiento de los polinizadores nativos (Roubik 1991, Aizen y Feinsinger 1994, Paton 1996, Dick et al. 2003). Esto significa que, aunque la abeja melífera polinice una planta, su éxito reproductivo puede verse afectado indirectamente al desplazar polinizadores nativos más eficientes como resultado de la competencia por recursos (Gross y Mackay 1998, Celebrezze y Paton 2004, Valido et al. 2014).

#### *2.3.2.1. Impactos en especies vegetales: robo de polen y de néctar*

El robo de polen ocurre cuando una especie animal recolecta polen de varias flores sin que haya transferencia del mismo a los estigmas (Hargreaves et al. 2009). La planta afectada tiene menos probabilidades de formar semillas, escalando este efecto a nivel

poblacional debido a una disminución del polen disponible para ser transferido por la propia abeja melífera u otros polinizadores. La abeja melífera es la especie con más registros de robo de polen para sitios donde no es nativa (Hargreaves et al. 2009). Do Carmo et al. (2004) observaron que la abeja melífera visita solo las flores masculinas de la planta dioica *Clusia arrudae* (Clusiaceae), robando en promedio el 99% del polen y disminuyendo así el fitness masculino y femenino, al dejar muy poco disponible polen para otras abejas que sí visitan ambos tipos de flores. El robo de polen también ocurre por remoción del polen depositado en el estigma por otras abejas. En Australia, se observó que la abeja melífera sólo recolectaba polen de los estigmas del arbusto *Melastoma affine* (Melastomataceae), y que aquellas flores cuyo último visitante eran abejas melíferas presentaron menos granos de polen en sus estigmas y menor tasa de producción de frutos y de semillas, que aquellas flores cuyos últimos visitantes eran abejas nativas (Gross y Mackay 1998). En otra especie australiana, *Grevillea macleayana* (Proteaceae), con presentación secundaria de polen, Vaughton (1996) observó una menor tasa de producción de frutos relacionado a la remoción de una gran cantidad de polen directamente del estilo por parte de la abeja melífera, lo que reduce las oportunidades de autofecundación. Sin embargo, este proceso también puede darse en sistemas donde la abeja melífera es nativa y las plantas coevolucionaron en su presencia. En Sudáfrica, la adición de colmenas produce un aumento en la remoción de polen de las anteras de flores de *Aloe maculata* (Xanthorrhoeaceae) y una reducción en la deposición de polen sobre los estigmas (Hargreaves et al. 2010).

El robo de néctar se ha registrado principalmente mediante el robo secundario, al utilizar la abeja melífera perforaciones hechas por robadores primarios. El robo de néctar puede alterar la reproducción de plantas directamente (por ej. al estimular una mayor producción de néctar y la reasignación de recursos) o indirectamente (por ej. al

afectar el comportamiento de polinizadores por tornarse las flores menos atractivas) (Irwin et al. 2010). En una revisión de 315 reportes de robo secundario, el 18 % correspondían a la abeja melífera, registrándose la mayoría en plantas silvestres y en sitios donde ésta era nativa o exótica (Irwin et al. 2010). En general, resulta difícil delimitar las consecuencias del robo secundario de néctar ya que generalmente se estima en conjunto con los efectos del robo primario (Irwin et al. 2010, Richman et al. 2017). En Brasil, el robo de néctar de flores de *Pyrostegia venusta* (Bignoniaceae) estuvo relacionado con un aumento en el aborto de flores, lo cual podría disminuir las visitas de polinizadores legítimos (Carbonari et al. 2009). En cultivos de *Vaccinium ashei* (Ericaceae), el número de semillas por baya era menor en aquellas flores que sufrieron robo secundario por la abeja melífera que aquellas sujetas solo a robo primario (Dedej y Delaplane 2004). Si bien constituye un ejemplo en cultivo, muestra que el robo secundario puede tener consecuencias *per se*. Sin embargo, el robo de néctar asociado a *A. mellifera* no siempre podría tener efectos negativos netos en el fitness de una planta. En Estados Unidos, la abeja melífera roba néctar de la especie *Impatiens capensis* (Balsaminaceae) pero sin efectos aparentes en su éxito reproductivo (Rust 1979). Por otro lado, como la abeja melífera si contribuye a la polinización de esta especie, su efecto neto sería positivo.

El robo de polen es un proceso asociado principalmente a la abeja melífera, que ha demostrado tener efectos negativos sobre la reproducción de las plantas. El robo de néctar en plantas silvestres se encuentra relativamente menos asociado a esta especie, es mayoritariamente de tipo secundario y las consecuencias *per se* aún no se han establecido claramente.

### 2.3.2.2. Impactos en especies vegetales: incremento de la abundancia del “pool” de polinizadores

Si bien un polinizador exótico puede ser menos eficiente que uno nativo, su abundancia y una alta tasa de visita asociada podrían compensar esto, volviéndolo un polinizador eficaz (Madjidian et al. 2008). Esto podría resultar ventajoso para las plantas, particularmente si la cantidad de polen que reciben es inferior a la cantidad necesaria para obtener el máximo éxito reproductivo (limitación polínica); lo cual podría deberse a una reducción en las poblaciones de polinizadores nativos.

En los Andes patagónicos, la principal especie polinizadora de la orquídea *Chloraea virescens* (Orchidaceae), el abejorro *Bombus dahlbomii* Guérin se encuentra en declinación. A pesar de esto, la introducción de la abeja melífera (y de la invasión de *Bombus terrestris*) ha promovido la producción de frutos a valores relativamente altos para este grupo de plantas (66% frutos formados/inflorescencia) (Sanguinetti y Singer 2014). En ambientes disturbados de bosques tropicales amazónicos, la abeja africanizada es la principal especie polinizadora del árbol *Dinizia excelsa* (Fabaceae) (Dick et al. 2003). La tasa de producción de semillas de esta especie es mayor en los ambientes fragmentados y en pasturas que en ambientes de bosque continuo, donde son más frecuentes las abejas nativas. En este caso, la abeja africanizada también ha permitido el flujo de polen a largas distancias, manteniendo así la estructura genética de la población y mitigando los efectos de la fragmentación (Dick 2001). Aizen y Feinsinger (1994) también sugieren que la abeja africanizada podría compensar la disminución de polinizadores nativos en ambientes fragmentados. Roubik y Villanueva-Gutiérrez (2009) atribuyen el aumento en abundancia de árboles del género *Pouteria*

(Sapotaceae) a la introducción de la abeja africanizada, quien contribuye al servicio de polinización.

Un incremento del pool de polinizadores, resultado de la introducción de la abeja melífera, puede provocar cambios evolutivos en la flora nativa. En China, la apicultura ha demostrado ser un factor de selección para la herbácea *Saussurea nigrescens* (Asteraceae): aquellas plantas próximas a apiarios tenían atributos florales distintos a plantas ubicadas a mayores distancias, particularmente una menor producción de néctar (Mu et al. 2014). La disminución evolutiva del volumen de néctar, en aproximadamente 30 años, se asocia a un incremento de la densidad de polinizadores; lo cual reduce la competencia entre plantas por sus visitas mediante una mayor producción de néctar (Mu et al. 2014).

A pesar de ser un polinizador menos eficiente que otras especies de abejas nativas, la abeja melífera puede contribuir a la polinización de plantas silvestres en especial en situaciones donde el flujo de polen se ve reducido. Estos cambios en el servicio de polinización han demostrado poder incrementar el éxito reproductivo de las plantas, afectar la estructura genética poblacional y, más recientemente, provocar cambios evolutivos.

### *2.3.2.3. Impactos en especies vegetales: mayor deposición de polen heteroespecífico en estigmas*

Se ha sugerido que los polinizadores exóticos pueden aumentar la deposición de polen heteroespecífico (Traveset y Richardson 2006), lo cual puede alterar el fitness femenino y fitness masculino de una planta (McGuire y Armbruster 1991, Aizen y Harder 2007). El generalismo en el uso de plantas de la abeja melífera sumado al alto número de

abejas que forrajean en una comunidad parecería respaldar esta idea en un principio. Sin embargo, si bien las colonias de la abeja melífera usan una gran variedad de plantas para su alimentación diaria (Requier et al. 2015), el comportamiento de constancia floral de cada una de las obreras, es decir la fidelidad de una abeja individual en el uso de una sola especie de planta durante su vuelo de forrajeo (Grüter y Ratnieks 2011), limitaría la deposición de polen heteroespecífico (Butz Huryn 1997, Kwak 1998). En oposición, Marrero et al. (2016) atribuyen el aumento en la proporción de polen heteroespecífico en estigmas en sitios con uso agrícola a la presencia de polinizadores (principalmente la abeja melífera) y malezas exóticas. Sin embargo, según nuestro conocimiento no existe ningún trabajo que haya evaluado explícitamente como un aumento en la abundancia de esta especie se correlaciona con un aumento en la deposición de polen heteroespecífico.

#### 2.3.2.4. *Impactos en especies vegetales: aumento de la geitonogamia*

Aunque las abejas melíferas forrajean en una gran variedad de plantas, cada obrera individual tiende a visitar varias flores de un individuo o de una inflorescencia, más que visitar distintos individuos (Paton 1997, England et al. 2001, Dupont et al. 2004). Este comportamiento de alta constancia floral podría promover la geitonogamia y reducir el intercambio genético entre individuos, pudiendo provocar en última instancia un cambio en la estructura genética en la población. Las consecuencias de este proceso se han observado principalmente en especies polinizadas por aves, donde el comportamiento de estas promueve la xenogamia y mayores tasas de cruzamiento genético en oposición la abeja melífera. Después de la introducción de la abeja melífera en Australia, ésta se convirtió en la principal especie visitante del arbusto *Grevillea macleayana* (Proteaceae). Sin embargo, en este caso la presencia de la abeja melífera está asociada a

un incremento de la autofecundación y la menor visita o exclusión de aves a sus flores, a una disminución en las tasas de entrecruzamiento (England et al. 2001). En consecuencia, la abeja melífera está alterando el flujo de polen, lo cual puede afectar la estructura genética dentro y entre poblaciones (England et al. 2001, Dupont et al. 2004, Whelan et al. 2009).

En España, se estudiaron dos poblaciones de la especie *Echium wildpretii* (Boraginaceae), una con una alta presencia de la abeja melífera y otra con baja abundancia, pero con una mayor presencia de polinizadores nativos. Si bien no se detectaron diferencias en el número y viabilidad de semillas entre ambas poblaciones, se observó una disminución de la supervivencia de las plántulas de semillas provenientes de cruzamientos geitonógamos (Sedlacek et al. 2012, Valido et al. 2014). Otro estudio en España demostró que el incremento de la tasa de visita de abeja melífera en flores de *Cistus crispus* (Cistaceae) reduce la tasa de producción de semillas, probablemente debido a un incremento de la deposición de polen entre individuos muy relacionados genéticamente (Magrach et al. 2017).

Los efectos detrimentales de un incremento de la geitonogamia podrían verse aminorados en aquellos casos en que la abeja melífera no disturbe el comportamiento de los polinizadores nativos y estos compensen mediante un mayor flujo de polen como se ha observado en especies polinizadas por aves (Dohzono y Yokoyama 2010). Sin embargo, podrían verse exacerbados en aquellos casos en que la abeja melífera desplace además a polinizadores nativos más eficientes o sus poblaciones se encuentren reducidas.

### 2.3.3. Impactos en redes planta-polinizador

La gran densidad de abejas melíferas puede tener efectos a nivel de la comunidad con una modificación en la abundancia, diversidad y composición de especies de los ensambles de abejas (Kato et al. 1999, Goulson y Sparrow 2008, Elbgami et al. 2014, Herbertsson et al. 2016, Torné-Noguera et al. 2016). Ciertas especies de abejas solitarias pueden cambiar las familias de plantas que utilizan para evitar competir con las abejas exóticas, como se ha observado en zonas tropicales con la introducción de las abejas africanizadas (Roubik y Villanueva-Gutiérrez 2009).

Estas alteraciones en la comunidad de polinizadores nativos y en su comportamiento pueden tener efectos indirectos sobre las especies de plantas (Traveset y Richardson 2006, Dohzono y Yokoyama 2010) y representar un cambio importante en el servicio de polinización de estas especies, afectando negativamente el éxito reproductivo (Hansen et al. 2002, Valido et al. 2002, 2014). Al final, las mismas pueden modificar las relaciones de interacción entre plantas y polinizadores. Estas interacciones se pueden estudiar a escala de comunidad con el análisis de las redes de interacciones mutualistas bipartitas (ver Blüthgen et al. 2006, Dormann et al. 2009, Dormann 2011).

En los últimos años ocurrió una explosión de trabajos sobre redes planta-polinizador (Vázquez et al. 2009), pero pocos han estudiado el efecto de la densidad de la abeja melífera en estas redes (Geslin et al. 2017). Las especies super-generalistas (que tienen un alto grado de interacciones) como la abeja melífera, son generalmente muy importantes para la estabilidad y la robustez de las redes a la pérdida de otras especies, porque interactúan con múltiples grupos de plantas y abejas y aumentan la conectividad de la red (Memmott et al. 2004, Olesen et al. 2007, Vázquez et al. 2009). Efectivamente, en dos trabajos en Brasil sobre el impacto de la abeja melífera en redes, esta especie ocupó una posición central y modificó sus estructuras (Santos et al. 2012, Giannini et al.

2015). La remoción de la abeja melífera mostró una reducción del anidamiento (Santos et al. 2012, Giannini et al. 2015) y un aumento de la modularidad (Santos et al. 2012).

Otro estudio basado en redes del sur de los Andes y dos islas oceánicas mostró que, si bien la conectividad de la red no varió, el número de interacciones entre polinizadores nativos y las plantas disminuyó debido a que la abeja melífera concentró la mayoría de los enlaces (Aizen et al. 2008). En cambio, en España Valido et al. (2011) registraron una reducción de la conectividad debido a que el número de polinizadores disminuía frente a un aumento en la abundancia de la abeja melífera mientras que el anidamiento aumentaba. Modificaciones en el comportamiento de la abeja melífera en presencia de una especie de planta exótica también tuvieron efectos sobre la identidad de las interacciones en redes de matorrales del Mediterráneo (Montero-Castaño y Vilà 2017).

El riesgo radica en que estos cambios estructurales y de identidad de las interacciones pueden afectar el funcionamiento de la red, alterando la dinámica ecológica y evolutiva de ciertas especies (Aizen et al. 2008, Santos et al. 2012, Montero-Castaño y Vilà 2017). La introducción de la abeja melífera en las redes puede también facilitar la integración de especies de plantas exóticas y/o invasoras, debido a (i) como especie super-generalista puede visitar tanto especies de plantas de su lugar de origen como en sitios donde ha sido introducida; y (ii) porque las plantas invasoras producen una gran cantidad de néctar y/o polen, favoreciendo las interacciones con polinizadores introducidos, generalmente especies sociales y generalistas como la abeja melífera (Goulson 2003, Morales et al. 2009, Traveset y Richardson 2014) (Figura 2.2). Por ejemplo, la especie vegetal *Lythrum salicaria* (Lythraceae), nativa de Eurasia, es una de las especies exóticas invasoras más dañinas del mundo (Invasive Species Specialist Group ISSG 2015), siendo uno de sus mayores polinizadores la abeja

melífera (Mai et al. 1992). En Estados Unidos, la abeja melífera contribuye a la producción de semillas viables, lo que favorecería el establecimiento y propagación de esta especie (Barthell et al. 2001).

A pesar de ciertos avances, nuestro conocimiento sobre el impacto de la abeja melífera sobre las comunidades de abejas silvestres, las redes de interacción y el servicio de polinización de las plantas aún sigue siendo incierto.



**Figura 2.2.** Abeja melífera (*Apis mellifera*) recolectando néctar en flores de *Lupinus* sp. en el sitio El Foyel, Provincia de Río Negro, Argentina. Ambas especies son exóticas para la región.

#### 2.3.4. *El rol del medio ambiente*

El efecto de la abeja melífera puede variar con factores ambientales como la temperatura o la diversidad de plantas (Giannini et al. 2015). La “fuerza” de la abeja

melífera, es decir, la dependencia de las plantas a la abeja melífera en una red planta-polinizador (Dormann et al. 2011) disminuye con el aumento de la temperatura y la reducción de la riqueza de especies de plantas en la red (Giannini et al. 2015). Además, los impactos asociados a la abeja melífera pueden variar en medios ambientes más sensibles como las islas, las áreas protegidas o las resultantes de áreas naturales en paisajes agrícolas intensivos (Myers et al. 2000, Geslin et al. 2017).

Las islas parecen ser más vulnerables a las invasiones e introducciones de nuevas especies en razón de una baja riqueza de especies, una gran proporción de especies endémicas y la menor complejidad de sus ecosistemas (Myers et al. 2000).

Generalmente, los casos de extinción de especies nativas en ecosistemas insulares son consecuencia de un efecto directo de depredación o patógenos (Sax y Gaines 2008, Kaiser-Bunbury et al. 2010). Pero la competencia por recursos puede tener un efecto indirecto sobre el fitness de los individuos que al final puede conducir a una extinción de especies nativas (Sugiura 2016). Algunos casos de efectos negativos de la introducción de la abeja melífera sobre las comunidades de polinizadores y plantas han sido identificados o reconocidos como potenciales en sistemas insulares oceánicos de diferentes tamaños, como los archipiélagos oceánicos de Bonin (Kato et al. 1999), Mauritius (Hansen et al. 2002), Canaria (Dupont et al. 2004, Valido et al. 2011) y Hawai (Miller et al. 2015). Sin embargo, estos son efectos difíciles de evaluar especialmente en pequeñas islas debido a la falta potencial de sitios de control sin la abeja melífera (Dupont et al. 2004).

En los paisajes agrícolas, existen muchas perturbaciones ambientales sobre las comunidades nativas de polinizadores y plantas debido a las prácticas intensivas en cultivos, inestables en el tiempo y el espacio. En consecuencia, las áreas remanentes de hábitat natural (las más favorables a las especies nativas de abejas) son escasas,

pequeñas, aisladas entre sí y con una diversidad limitada de flores (aunque es más alta que en los cultivos aledaños). Además, muchos tratamientos mecánicos y químicos tienen como objetivo limitar las especies vegetales no-cultivadas por su potencial perjudicial como malezas para los cultivos. En este contexto, los impactos asociados a la introducción masiva de una especie en las comunidades pueden verse exacerbados (Geslin et al. 2017). Actualmente, el manejo de las colmenas de la abeja melífera por el servicio de polinización consiste en una saturación de los cultivos (Garibaldi et al. 2017). Como resultado, una parte de las forrajeadoras van a visitar especies plantas en áreas aledañas a los cultivos, durante o después de su floración, con consecuencias importantes sobre las comunidades de plantas y polinizadores y sus interacciones (Geslin et al. 2017, Magrach et al. 2017).

También el comportamiento y las características morfológicas de las especies de abejas silvestres pueden modular el impacto de la abeja melífera sobre ellas. Las abejas pequeñas con rangos de forrajeo limitado, especialistas o cleptoparásitas (que depende de otras especies de abejas para la obtención de recursos) serían más vulnerables a la introducción de especies exótica e invasoras como la abeja melífera y a los cambios de interacciones entre especies planta-polinizador (Roubik y Villanueva-Gutiérrez 2009, Herbertsson et al. 2016).

En consecuencia, es importante de estudiar el efecto de la introducción de la abeja melífera en distintos contextos ambientales, y de medir su impacto a nivel de la comunidad, pero también a nivel de especies nativas que pueden tener distintas respuestas debido a sus características morfológicas y comportamentales específicas.

## **2.4. Discusión**

Los efectos directos de la presencia de la abeja melífera sobre otras especies de abejas han demostrado ser hasta ahora en gran parte negativos debido a la competencia por néctar y/o polen, pudiendo afectar su crecimiento, reproducción y supervivencia (Thomson 2004, Elbgami et al. 2014, Herbertsson et al. 2016, Thomson 2016). Dicha respuesta depende de la oferta de recursos, la que a su vez está determinada por el contexto ambiental y características de la especie en cuestión, ya que las abejas pueden evitar este tipo de competencia al desplazarse o utilizar otros recursos (Roubik 2009, Herbertsson et al. 2016). Efectos negativos incluso en zonas donde la especie es nativa, muestran que este es un proceso denso-dependiente. La competencia por interferencia y sitios de nidificación no ha demostrado ser relevante. En los últimos años se ha generado mucha evidencia en torno a la transmisión de parásitos y de patógenos de la abeja melífera a otras especies de abejas, pero aún falta conocer las consecuencias en su fitness (Goulson 2003, Potts et al. 2010). En plantas los efectos directos pueden ser tanto negativos como positivos, siendo relevante el contexto ecológico en relación con el flujo de polen y el sistema de reproducción particular (Dick et al. 2003, Sanguinetti y Singer 2014, Dohzono y Yokoyama 2010). El registro de impactos en zonas donde la abeja melífera es nativa y las plantas han coevolucionado en su presencia muestran que los efectos en plantas también son denso-dependientes. Es necesario determinar si un aumento en la densidad la abeja melífera puede provocar un aumento de la deposición de polen heteroespecífico. Otros aspectos para profundizar son alteraciones en la estructura genética de las poblaciones y si los cambios en la tasa de producción de frutos y semillas se traducen en cambios demográficos que puedan afectar las poblaciones de plantas (Dohzono y Yokoyama 2010, Aizen et al. 2014). La nueva evidencia en torno a cambios evolutivos sugiere que los impactos pueden tener efectos de este tipo incluso a corto plazo.

Estos efectos pueden traducirse en cambios en la comunidad de abejas y sus interacciones con las plantas, aunque probablemente por su complejidad muy pocos trabajos han estudiado los cambios a esta escala (Valido et al. 2004, Roubik 2009). La facilitación del establecimiento y propagación de especies exóticas es un claro ejemplo de la importancia de impactos a esta escala. Si bien la presencia de la abeja melífera ha demostrado ser capaz de modificar la estructura de las redes planta-polinizador e identidad de las interacciones (Aizen et al. 2008, Valido et al. 2011, Santos et al. 2012, Giannini et al. 2015), aún se desconoce si estos cambios pueden alterar su funcionalidad, es decir, al servicio de polinización.

La evidencia sugiere que ciertos ambientes tienen características que vuelven a las comunidades de plantas y abejas silvestres más vulnerables a la introducción de la abeja melífera como ser las islas o las áreas naturales aledañas a los cultivos. Estas características interaccionan con la de las especies determinando su respuesta a la presencia de la abeja melífera: abejas con un amplio rango de forrajeo pueden utilizar otras especies de plantas para evitar la competencia de la abeja melífera si la disponibilidad de recursos lo permite. Trabajos recientes han avanzado en la determinación de atributos relacionados a las características del ambiente y de las abejas silvestres y plantas con valor predictivo.

## **2.5. Conclusiones**

La introducción de la abeja melífera o el incremento de su densidad puede conducir a una serie de impactos sobre las interacciones planta-polinizador, que puede ser considerados positivos (e. g. polinización de especies silvestres) o negativos (reducción del fitness de un polinizador por disminución en la disponibilidad de recursos).

Principalmente los impactos se han registrado sobre otras especies de abejas y los mecanismos incluyen: competencia por interferencia, competencia por recursos, transmisión de parásitos y patógenos. Si bien la competencia por recursos es el impacto más estudiado desde un principio, la transmisión de parásitos y patógenos ha cobrado relevancia en este último tiempo, principalmente debido a sus potenciales consecuencias. En especies vegetales, los mecanismos incluyen robo de polen y/o néctar, incremento de la abundancia del pool de polinizadores y promoción de la geitonogamia. Actualmente se ha demostrado que un incremento en la densidad de la abeja melífera por la actividad apícola, puede tener consecuencias evolutivas en plantas en un tiempo relativamente corto. Si bien hubo un avance en el reconocimiento de los impactos y los mecanismos asociados, aún queda determinar los factores que regulan la existencia y naturaleza de los mismos. Sin embargo, dos factores que se destacan son la densidad que alcanza la abeja melífera (impactos denso-dependientes) y la disponibilidad de recursos florales en el ambiente.

### **Capítulo 3. Impacto de las abejas invasoras en las interacciones planta-polinizador y éxito reproductivo de especies vegetales en matorrales norpatagónicos<sup>1</sup>**

---

<sup>1</sup>Este capítulo ha sido publicado en Neotropical Entomology:

Agüero, J.I., Pérez-Méndez, N., Torretta, J.P. y Garibaldi, L.A. 2020. Impact of invasive bees on plant-pollinator interactions and reproductive success of plant species in mixed *Nothofagus antarctica* forests. Neotropical Entomology, 49(4): 557-567.

### 3.1. Introducción

Las especies de abejas invasoras pueden alterar las interacciones entre plantas y polinizadores nativos (Capítulos 1 y 2), con efectos variables en ambos componentes. A pesar de la evidencia en torno a los impactos, poco se ha explorado sobre aquellos factores que modulan estas respuestas y que son relevantes para su mitigación. Dos factores potencialmente relevantes son la densidad de las abejas invasoras y la disponibilidad de recursos (Capítulo 2). La abeja melífera (*Apis mellifera* L.) y ciertas especies de abejorros (*Bombus* spp.) representan las especies de abejas invasoras más relevantes a nivel mundial (Stout y Morales 2009). La abeja melífera se ha introducido para la producción de miel y polinización de cultivos en todo el mundo excepto en la Antártida desde hace mucho (Moritz et al. 2005, Abrol 2012). Mientras que la propagación de especies de abejorros invasores es más reciente y está relacionada con la polinización de cultivos (Stout y Morales 2009). A pesar de que estas situaciones propician que las distribuciones de ambos grupos de abejas invasoras se superpongan, la mayoría de los estudios se han centrado en el impacto de una sola especie en los patrones de polinización, mientras que los impactos ejercidos por ambas especies en simpatria permanecen inexplorados.

En relación con sus impactos, particularmente las abejas invasoras pueden alterar el proceso de polinización tanto en forma directa como indirecta. Directamente, pueden reducir el flujo polínico mediante el robo de polen, y/o promover la geitonogamia debido a su comportamiento de forrajeo (do Carmo et al. 2004, Traveset y Richardson 2006, Dohzono et al. 2008). Por otro lado, al tratarse de especies generalistas, visitan una gran variedad de flores de distintas especies asociado con un aumento de la deposición del polen heteroespecífico en los estigmas de las especies

visitadas (Traveset y Richardson 2006, Marrero et al. 2016). Indirectamente, las abejas exóticas pueden modificar el comportamiento de polinizadores nativos más eficientes y/o reducir la disponibilidad de polen (Dohzono et al. 2008). Asimismo, estas modificaciones en el balance de cantidad/calidad de polen pueden reducir el éxito reproductivo de las plantas (Dohzono et al. 2008, Magrach et al. 2017, Valido et al. 2019).

Como ya se ha indicado en el capítulo introductorio, los matorrales norpatagónicos son uno de los ecosistemas más diversos de la región y se caracterizan por presentar numerosas especies de plantas que dependen de la polinización mediada por animales (Aizen y Ezcurra 1998, Speziale et al. 2010). A pesar de esto, la relación entre especies de polinizadores y plantas dependientes de polinización biótica es baja en comparación con otros bosques templados, lo cual puede propiciar un aumento de nichos disponibles (Aizen y Ezcurra 1998). De ser así, esta característica haría a estos ecosistemas más vulnerables a la introducción de abejas invasoras. Por un lado, debido a la existencia de potenciales nichos que pueden ser ocupados por estas especies. Pero, además, y teniendo en cuenta que muchos de los impactos dependen de las características de las especies vegetales (por ejemplo, el robo de polen en especies diclino-dioicas) (capítulo 2), una alta diversidad de especies de plantas propiciaría la aparición de una mayor variedad de impactos.

La invasión en la Patagonia argentina de *Bombus ruderatus* (F.) comenzó en 1993 y *Bombus terrestris* (L.) en 2006 (Roig-Alsina y Aizen 1996, Torretta et al. 2006, Morales et al. 2013), mientras que la introducción de la abeja melífera comenzó en 1859 (Pérez Rosales 1859, Sanguinetti y Singer 2014). Solo un estudio evaluó explícitamente el efecto combinado de los dos grupos de polinizadores exóticos en interacciones

planta-polinizador y éxito reproductivo de especies vegetales en matorrales norpatagónicos (Sanguinetti y Singer 2014).

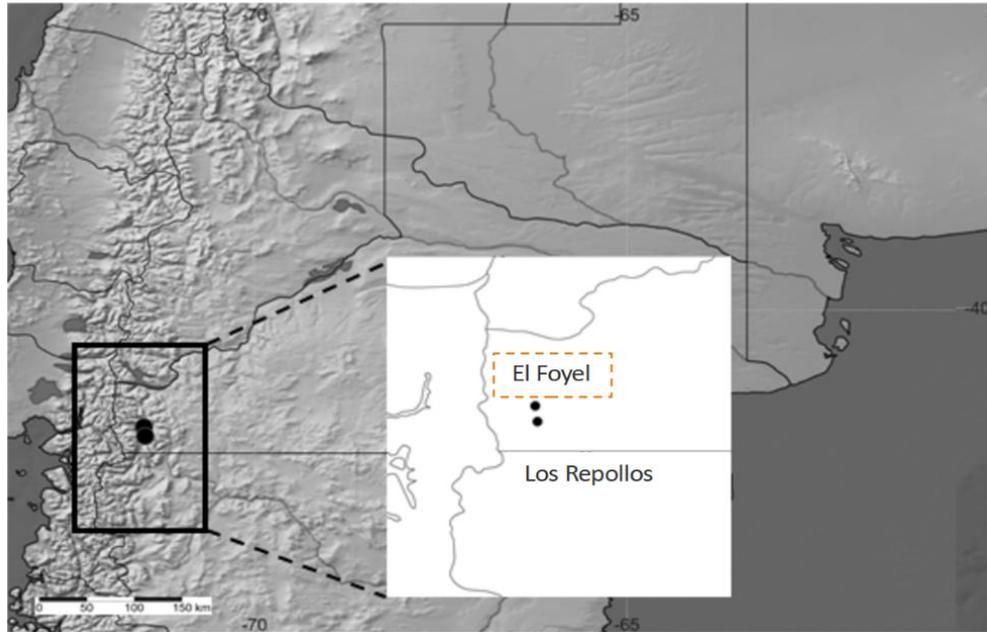
A pesar de que la abeja melífera fue introducida hace más de un siglo antes, su densidad es menor a la de los abejorros exóticos en algunos sitios de matorral (Coulin et al. 2019). La invasión relativamente reciente de *B. terrestris* y *B. ruderatus* en los matorrales del norte de la Patagonia y la baja densidad de abejas melíferas en algunos sitios ofrecen un buen escenario de sitios experimentales que son relativamente nuevos a la presencia de abejas invasoras. Esto nos permite estudiar sus potenciales efectos cuando ambos grupos de abejas invasoras coexisten. Por lo tanto, incrementando experimentalmente la densidad de la abeja melífera (debido a la adición de colmenas) en un sitio donde los abejorros exóticos son visitantes comunes (principalmente *B. terrestris*, y en menor medida, *B. ruderatus*), evaluamos el efecto de ambos grupos sobre interacciones planta-polinizador en tres especies de plantas de los matorrales norpatagónicos. Para ello evaluamos cuatro aspectos diferentes: i) respuesta en el comportamiento de polinizadores a la diversidad del parche floral, ii) la relación entre las tasas de visita de polinizadores nativos e invasores (como indicador de competencia potencial), iii) cambios en los patrones de deposición estigmática de polen, y iv) cambios en el éxito reproductivo. Primero, se espera que un aumento en la diversidad del parche floral conduzca principalmente a un aumento en la tasa de visita de abejas invasoras en individuos de las plantas estudiadas. Segundo, que un aumento en las visitas de abejas invasoras se relacionará negativamente con las visitas de polinizadores nativos. En tercer lugar, se espera que el aumento en las tasas de visita de abejas invasoras incremente la deposición de polen conoespecífico, así como también la de polen heteroespecífico. Finalmente, se hipotetiza que este aumento en la deposición de polen no necesariamente conducirá a un aumento del éxito reproductivo. De manera

contraria, a bajas tasas de visita de abejas invasoras se espera un incremento en las visitas de polinizadores nativos. Esto se asociará con un incremento de polen conoespecífico y disminución de polen heteroespecífico, debido a una mayor eficiencia en la polinización y a una menor deposición de polen heteroespecífico por parte de las abejas invasoras; lo cual se traducirá en un incremento en el éxito reproductivo.

## **3.2. Materiales y métodos**

### *3.2.1. Sitio de estudio*

El estudio se realizó en las proximidades de la localidad El Foyel, Río Negro, Argentina (41° 38' 48,44" S; 71 ° 29' 59,06" O) (Figura 3.1). El sitio corresponde al matorral norpatagónico, el cual representa un ecotono de bosque/estepa, dominado por *N. antarctica* (Forst.) Oerst., acompañado de otras especies leñosas como *Lomatia hirsuta* (Lam.) Diels ex J.F.Macbr., *Schinus patagonicus* (Phil.) I. M. Johnst. ex Cabrera y *Diostea juncea* (Gillies ex Hook.) Miers (Gyenge et al. 2009). El clima se caracteriza por una temperatura media anual de 9,7° C (rango medio de 3,1° C-16,7° C) y una precipitación anual de 920 mm, con probabilidad de heladas durante todo el año (Reque et al. 2007).



**Figura 3.1.** Ubicación de todos los sitios de estudio de la presente tesis en la provincia de Río Negro, Argentina. En naranja se resalta el sitio de estudio El Foyel, correspondiente a este capítulo. El mapa fue construido mediante la herramienta SimpleMappr (Shorthouse 2010).

### 3.2.2. *Especies estudiadas*

*Oxalis valdiviensis* Barnéoud (Oxalidaceae) es una hierba perenne, de 5 a 25 cm de altura (Zuloaga y Belgrano 2017) con inflorescencias cimosas que portan entre 9 y 31 flores. Las flores son amarillas y pueden tener un diámetro de hasta 25 mm (Figura 3.2), mientras que el fruto corresponde a una cápsula. Es una especie endémica de los Andes argentinos y chilenos.

*Mutisia spinosa* Ruiz & Pav. (Asteraceae) es una planta trepadora semi-leñosa (Zuloaga y Belgrano 2017). Las flores están dispuestas en capítulos solitarios y heterógamos. Las flores marginales (8-10) tienen corolas liguladas de color rosa claro (Figura 3.2). El tubo mide ca. 15 mm de largo y la lígula es elíptico, midiendo

aproximadamente 30×8 mm. Las flores centrales poseen corolas tubulares amarillas, midiendo el tubo aproximadamente 20 mm de largo. El fruto es un aquenio glabro de 15 mm de largo. Es una especie endémica del sur de Argentina y Chile.

*Cirsium vulgare* (Savi) Ten. (Asteraceae) es una hierba anual o bienal que crece entre 0,5 y 2 m de altura (Zuloaga y Belgrano 2017). La inflorescencia consiste en un capítulo grande (promedio = 15,7 mm, Fenner et al. 2002) con flores color violeta (Figura 3.2). El fruto es un aquenio de 3,5 a 4,8 mm de longitud, ligeramente asimétrico. Aunque es una especie originaria de Europa, el oeste, centro y sur de Asia, el norte de África y las islas Azores; actualmente está naturalizada en la mayor parte de Argentina.



**Figura 3.2.** Flores e inflorescencias de las tres especies estudiadas (a) *Oxalis valdiviensis*, (b) *Mutisia spinosa* y (c) *Cirsium vulgare* y una de las especies de abejorros invasores: *Bombus terrestris*.

Estas especies se eligieron debido a que su período de floración se superpone parcialmente durante el periodo de muestreo elegido (finales de enero y mediados de febrero) (Agüero, J.I. observaciones personales, Coulin, C. comentarios personales, Madjidian et al. 2008, Morales y Aizen 2002). En particular, estudios previos en esta

región demostraron que el polinizador principal de *M. spinosa* solía ser el abejorro gigante nativo *Bombus dahlbomii* Guérin, cuya población está en declive actualmente y es considerada una especie en peligro (International Union for Conservation of Nature, IUCN) Red List of Threatened Species (Madjidian et al. 2008, Morales et al. 2016).

### 3.2.3. Diseño experimental

En el sitio de estudio, la densidad de abejorros exóticos (*B. terrestris* y *B. ruderatus*) (0,0097 individuos/m<sup>2</sup>) es mayor que la densidad de la abeja melífera (0,000065 individuos/m<sup>2</sup>) (Coulin et al. 2019). Para aumentar la abundancia de la abeja melífera en relación con los abejorros exóticos, se adicionaron 10 colmenas al sitio el 12 de enero del 2017, las cuales fueron activamente manejadas durante la duración del experimento (Figura 3.3). Dichas colmenas se iniciaron y desarrollaron a partir de diez paquetes de abejas instalados el 30 de octubre de 2016, los cuales incluían inicialmente 1.2 kg de abejas nodrizas y una reina nueva.

El 19 de enero de 2017 se seleccionaron 16 individuos de cada especie vegetal. Los individuos se encontraban separados por más de 2 m y fueron marcados con un código. Todos los individuos estaban ubicados a no más de 1 km de las colmenas, por lo que también se encontraban incluidos en el rango de forrajeo de la abeja melífera que es, en promedio, de 2 a 3 km (Abrol 2012). En cada individuo analizado, se marcaron flores en pre-antesis para evitar que ya hayan sido visitadas previamente al aumento experimental en la abundancia de la abeja melífera, y evitar sesgos en los posteriores análisis de deposición estigmática de polen y éxito reproductivo.



**Figura 3.3.** Zona de emplazamiento de las colmenas en el sitio de estudio.

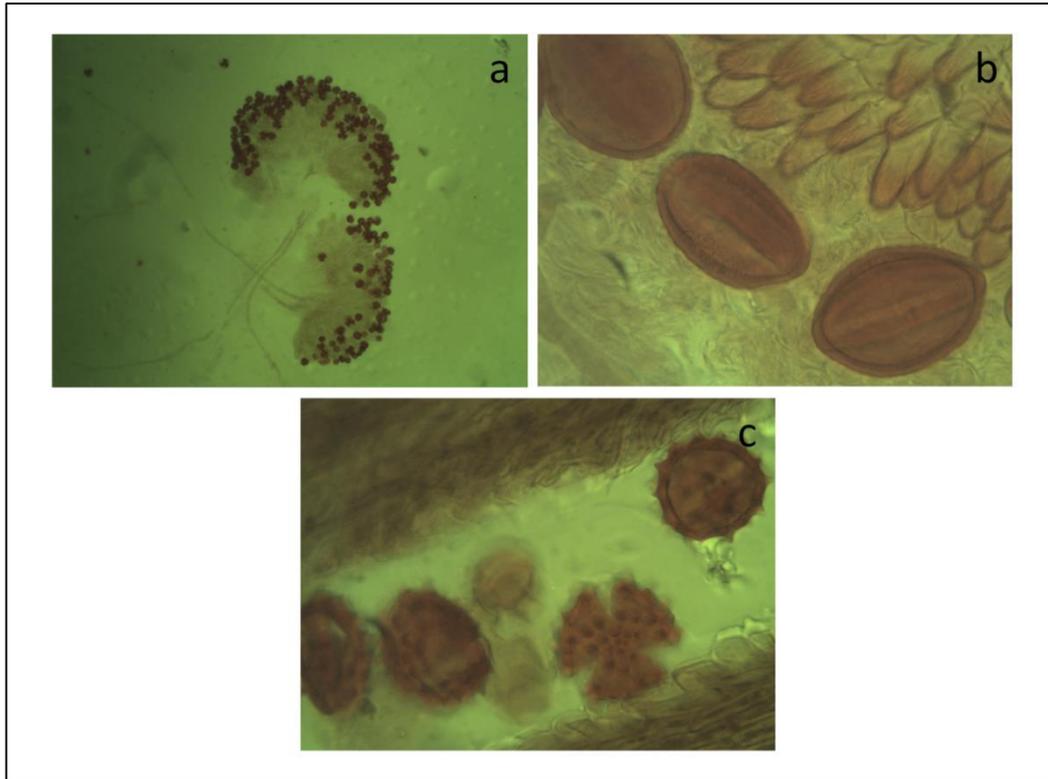
#### *3.2.4. Tasas de visita y caracterización del parche floral*

Se midieron las tasas de visitas en todos los individuos marcados de las tres especies vegetales en 10 días de muestreo entre el 26 de enero de 2017 al 20 de febrero de 2017. Para ellos, realizamos censos durante un período específico de tiempo sobre un número conocido de flores o capítulos (previamente contados). Luego estimamos las tasas de visitas a cada planta focal, como el número total de visitantes florales/tiempo de observación\* número de flores. Es correcto señalar que solo aquellos visitantes florales que tocaron las partes reproductivas de las flores fueron considerados visitantes florales legítimos. Los censos se realizaron entre las 10:00 hs. y las 16:30 hs., y para evitar sesgos en el muestreo debido a diferencias en la hora del día, el orden de los censos de cada planta focal fue variable a lo largo de los días de muestreo. El promedio del tiempo

total de censo para cada planta individual fue ca. de 54 min. La variación en el tiempo acumulado de censo por individuo se debe a que no todos presentaban flores abiertas los días de muestreo. También se caracterizó el parche floral en una parcela circular (1 m de radio) alrededor de cada individuo para cada censo de visita. Dentro de cada parcela se registró el número de individuos en floración para todas las especies entomófilas y el número de flores abiertas por individuo.

### *3.2.5. Deposición de polen*

De cada individuo marcado, se recolectaron de 10 a 20 flores en post-antesis provenientes de los botones florales previamente marcados y se almacenaron en alcohol 70%. En el laboratorio, se seleccionaron al azar tres flores de cada individuo de cada especie, a las cuales se les separó el estigma y se maceró durante 24 h en 1:10 NaOH: agua (p:v). Luego, se agregó una gota de glicerol-gelatina con safranina derretida en un portaobjetos, se colocaron los estigmas y se aplastaron cuidadosamente con un cubreobjetos (Zarlavsky 2014). La safranina se usa para teñir los granos de polen y permitir una mejor identificación (Figura 3.4). Posteriormente, con la utilización de un microscopio óptico, se contó el número de granos de polen conespecíficos y heteroespecíficos en cada estigma. Para la identificación, se analizó la morfología del polen de cada especie aplicando el mismo método a granos de polen recogidos directamente de anteras.



**Figura 3.4.** Fotografías de preparados histológicos mostrando los granos de polen depositados en los estigmas de las tres especies estudiadas (a) *Oxalis valdiviensis*, (b) *Mutisia spinosa* y (c) *Cirsium vulgare*.

### 3.2.6. Éxito reproductivo

En cada individuo, también se marcaron al menos otros tres botones florales en pre-antesis. Posteriormente, pasada la floración del individuo, se colectaron los frutos maduros (las cápsulas de *O. valdiviensis* fueron recogidas momentos previos a su dehiscencia). Los capítulos de las especies de Asteraceae fueron almacenados en bolsas de papel, mientras que los frutos de *O. valdiviensis* se almacenaron en alcohol 70% en tubos de microcentrífugas para su posterior análisis.

Para cada fruto de *O. valdiviensis*, se contó el número de semillas bien formadas (viables) en cada lóculo. Las semillas que estaban desintegradas o eran demasiado

pequeñas se consideraron como atrofiadas. También, se contó el número de óvulos por lóculo en 3 flores de cada uno de los individuos marcados, que es variable entre individuos (dos y tres óvulos). Estos valores, por individuo, redujeron el sesgo en el cálculo del éxito reproductivo de esta especie. Diferencias en el número de óvulos por lóculo se ha observado en otras especies de *Oxalis*: *O. alpina* (Weller 1981), *O. magnifica* (Guth y Weller 1986), *O. corniculata* (Abid 2010).

Para las especies de Asteraceae, se distinguió para cada capítulo el número de aquenios bien formados (sanos) de aquellos que estaban huecos (vanos) o mal formados. Los aquenios con estas últimas características pueden ser considerados como no viables (Michaux 1989).

Por problemas logísticos o con el procesamiento de las muestras, en el caso de *O. valdiviensis*, se analizó el éxito reproductivo en 11 de los 16 individuos marcados. En el caso de *M. spinosa*, para tres individuos solo se pudieron analizar dos capítulos, para dos individuos un solo capítulo y para un individuo no se tuvieron datos. Aquellos individuos para los que no teníamos datos fueron excluidos de los posteriores análisis. Finalmente, para seis individuos de *C. vulgare* analizamos dos capítulos y para uno, solo un capítulo.

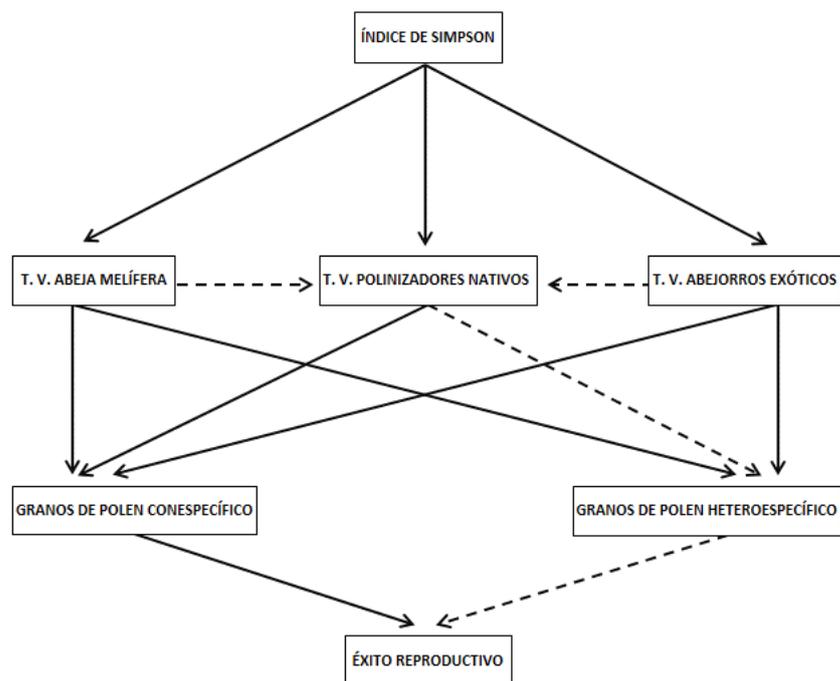
### 3.2.7. Análisis de los datos

Para describir la diversidad del parche floral se calculó el Índice de diversidad de Simpson (1-D) (Simpson 1949, Lande 1996). Se agruparon los visitantes florales en tres categorías diferentes: abeja melífera (*A. mellifera*), abejorros exóticos (*B. terrestris* y *B. ruderatus*) y polinizadores nativos. En la categoría polinizadores nativos incluimos todos los demás visitantes.

Se calculó la tasa de visita (medida como individuos /min\*flor o capítulo) para cada categoría de polinizador y también el número de granos de polen conespecífico y heteroespecífico depositados sobre los estigmas de cada individuo para cada especie vegetal. Para *C. vulgare* y *M. spinosa*, se calculó el éxito reproductivo como el número de aquenios sanos dividido por el número total de aquenios. Para *O. valdiviensis*, se calculó el éxito reproductivo como el número de semillas viables dividido por el número total de óvulos.

Se usó el modelado de ecuaciones estructurales (SEM) para ajustar un análisis de senderos para poner a prueba múltiples hipótesis. SEM permite evaluar hipótesis sobre relaciones causales incluso en modelos complejos (Mitchell 1992). Se usó la función "SEM" del Paquete R Lavaan (Rosseel 2012) para ajustar todas las ecuaciones. El análisis de senderos asume normalidad, por lo que se transformaron las variables para mejorar la normalidad de la distribución: transformación de raíz cuadrada para las tasas de visita de la abeja melífera, abejorros exóticos y polinizadores nativos, para el número de granos de polen conespecífico y heteroespecífico; y transformación de raíz cuadrada de arcsin para el Índice de diversidad de Simpson y para los valores de éxito reproductivo. Se evaluaron los modelos con la prueba de chi-cuadrado y el Índice de Ajuste Comparativo (Comparative Fit Index, CFI). Se incorporó el CFI debido a que es menos sensible al tamaño de la muestra (Ainur et al. 2017).

Se construyó un modelo teórico inicial para las tres especies de plantas (Figura 3.5). Dicho modelo propone relaciones de dependencia para seis variables de interés: Índice de diversidad de Simpson (1-D), tasa de visita de la abeja melífera, tasa de visita de abejorros exóticos (*B. terrestris* y *B. ruderatus*), tasa de visita de polinizadores nativos, número de granos polen conespecífico, número de granos polen heteroespecífico y éxito reproductivo (Figura 3.5).



**Figura 3.5.** Análisis de senderos teórico incorporando todas las relaciones hipotéticas entre las variables de interés para las 3 especies vegetales. Variables: Índice de Simpson (1-D), t. v. abeja melífera (tasa de visita de la abeja melífera), t. v. polinizadores nativos (tasa de visita de los polinizadores nativos), t. v. abejorros exóticos (tasa de visita de los abejorros exóticos *Bombus terrestris* y *B. ruderatus*), granos de polen conoespecífico, granos de polen heteroespecífico y éxito reproductivo (número de semillas viables/número total de óvulos para *O. valdiviensis* y aquenios sanos/número total de aquenios para *M. spinosa* y *C. vulgare*). Las líneas llenas representan los efectos positivos y las punteadas a los negativos.

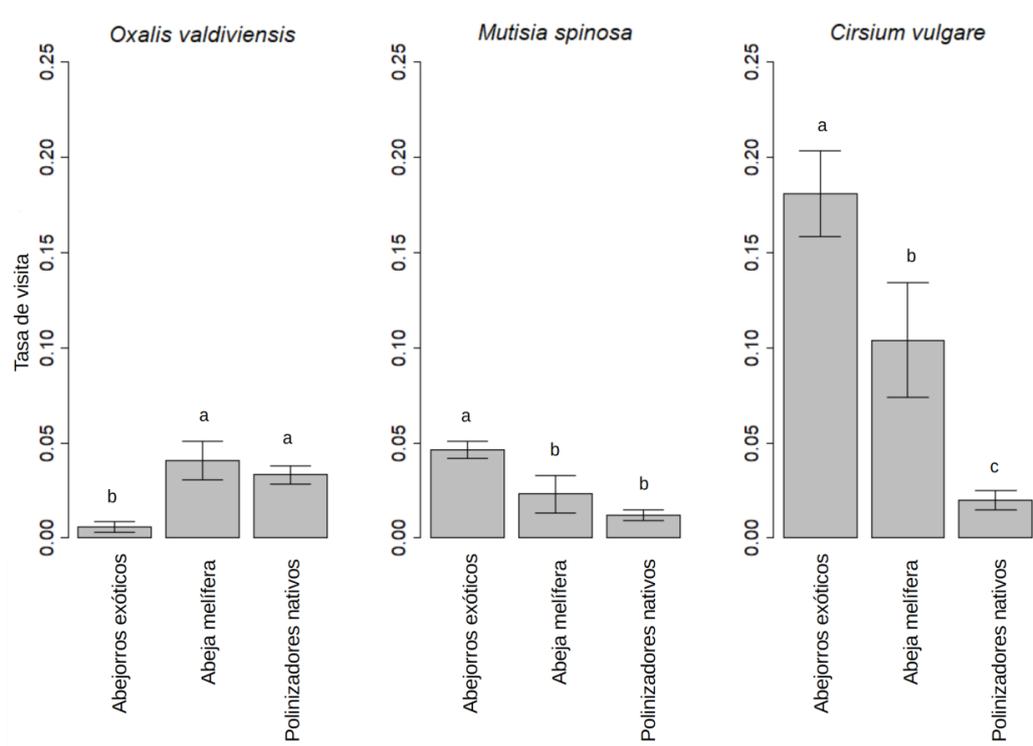
Inicialmente, el valor de Chi-cuadrado era  $> 0,05$  y el de CFI  $\ll 0,95$ , lo cual indicaba que la bondad de ajuste de los modelos no era buena (Hu y Bentler 1999). Para mejorar los modelos, se incluyeron los senderos sugeridos por el análisis de los Índices de Modificación (Modification Index, MI) (Mitchell 1992, Rosseel 2012), pero solo se incluyeron aquellas relaciones que tenían un interés biológico. Posteriormente, la

bondad de ajuste de cada modelo mejoró considerablemente (valor de chi-cuadrado  $> 0,05$  y  $CFI \geq 0,95$ ). Por tal motivo, las ecuaciones estructurales finales difieren del modelo teórico inicial para las especies de Asteraceae. Además, también se analizó la correlación entre las variables transformadas mediante el uso del coeficiente de correlación de Pearson (función "rcorr" del Paquete R "Hmisc").

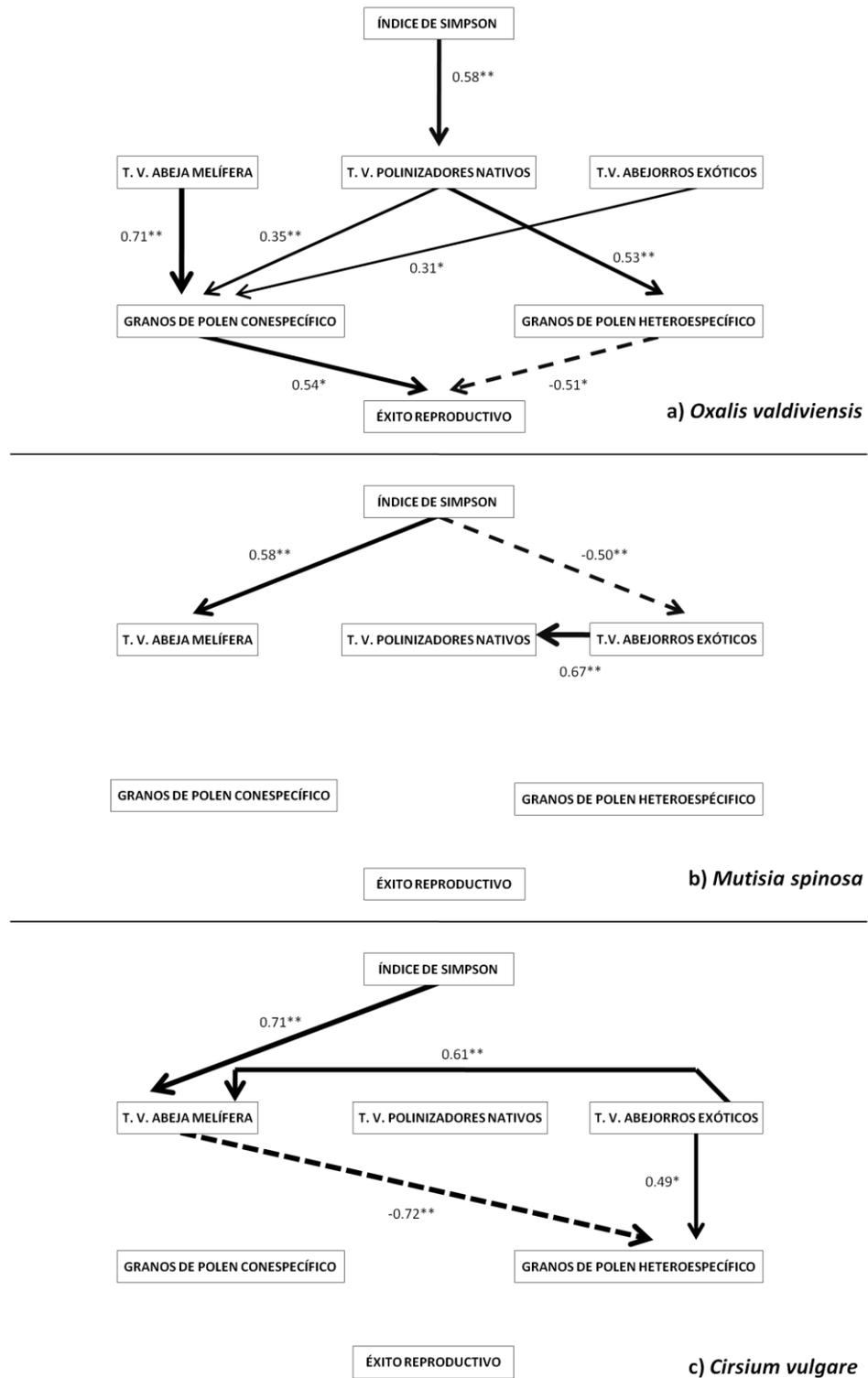
### 3.3. Resultados

Para todas las especies estudiadas, los datos se ajustaron correctamente a los modelos propuestos después de incorporar relaciones influyentes basadas en los índices de modificación (MI): *O. valdiviensis*: valor  $P$  (Chi-cuadrado) = 0,319;  $CFI = 0,93$ ; *M. spinosa*: valor de  $P$  (Chi-cuadrado) = 0,466;  $CFI = 1,00$ ; *C. vulgare*: valor de  $P$  (Chi-cuadrado) = 0,361;  $CFI > 0,97$ .

En general, existe una buena correlación entre los resultados del análisis de senderos y los valores de correlación de Pearson, aunque el nivel de significancia puede diferir para algunas relaciones entre variables (Cuadro 3.1).



**Figura 3.6.** Gráfico de barras mostrando la tasa de visita promedio para cada categoría de polinizador (abejorros exóticos, abeja melífera, polinizadores nativos) para cada una de las tres especies estudiadas (*Oxalis valdiviensis*, *Mutisia spinosa* y *Cirsium vulgare*). Las líneas de error indican los errores estándar (EE). Para cada especie de planta, las letras distintas indican valores que difieren significativamente (primero ANOVA, luego prueba de Tukey: valor  $P < 0.05$ ).



**Figura 3.7.** Análisis de senderos mostrando las relaciones causales más importante entre las variables de interés para cada una de las especies estudiadas (a) *Oxalis*

*valdiviensis*, (b) *Mutisia spinosa* y (c) *Cirsium vulgare*. Variables: Índice de Simpson (1-D), t. v. abeja melífera (tasa de visita de la abeja melífera), t. v. polinizadores nativos (tasa de visita de los polinizadores nativos), t. v. abejorros exóticos (tasa de visita de los abejorros exóticos *Bombus terrestris* y *B. ruderatus*), granos de polen conoespecífico, granos de polen heteroespecífico y éxito reproductivo (número de semillas viables / número total de óvulos para *O. valdiviensis* o aquenios sanos / número total de aquenios para *M. spinosa* y *C. vulgare*). El modelo muestra la magnitud de coeficiente estandarizado de cada sendero (ancho de la flecha) y su significancia (\*\*: valor  $P < 0.05$ ) o significancia marginal (\*: valor  $P = 0.05 - 0.1$ ). Las líneas llenas representan los efectos positivos y las punteadas, los negativos.

	Índice de Simpson	Tasa de visita abeja melífera	Tasa de visita polinizadores nativos	Tasa de visita abejorros exóticos	Granos de polen conespecífico	Granos de polen heteroespecífico
<b>(a) <i>Oxalis valdiviensis</i></b>						
Tasa de visita abeja melífera	0.01					
Tasa de visita polinizadores nativos	0.57*	-0.11				
Tasa de visita abejorros exóticos	-0.05	-0.15	0.30			
Granos de polen conespecífico	0.14	0.66**	0.38	0.32		
Granos de polen heteroespecífico	0.70**	0.27	0.55*	0.26	0.49	
Éxito reproductivo	-0.30	-0.07	0.07	0.30	0.27	-0.25
<b>(b) <i>Mutisia spinosa</i></b>						
Tasa de visita abeja melífera	0.58**					
Tasa de visita polinizadores nativos	-0.05	-0.25				
Tasa de visita abejorros exóticos	-0.50*	-0.40	0.55**			
Granos de polen conespecífico	0.36	0.02	-0.16	-0.27		
Granos de polen heteroespecífico	0.13	-0.15	-0.06	-0.08	0.46*	
Éxito reproductivo	0.01	0.13	0.22	0.04	-0.29	-0.39
<b>(c) <i>Cirsium vulgare</i></b>						
Tasa de visita abeja melífera	0.65**					
Tasa de visita polinizadores nativos	0.33	0.31				
Tasa de visita abejorros exóticos	-0.09	0.55**	-0.04			
Granos de polen conespecífico	0.06	0.27	-0.01	0.18		
Granos de polen heteroespecífico	-0.68**	-0.44*	-0.21	0.10	-0.15	
Éxito reproductivo	-0.45*	-0.30	-0.05	-0.06	-0.01	0.22

**Cuadro 3.1.** Coeficientes de correlación de Pearson de todas las variables de interés para cada una de las especies vegetales estudiadas (a) *Oxalis valdiviensis*, (b) *Mutisia spinosa* and (c) *Cirsium vulgare*. Los asteriscos indican diferencias significativas (\*\*: valor  $P < 0.05$ ) o marginalmente significativas (\*: valor  $P = 0.05-0.1$ ).

### 3.3.1. Tasas de visita y diversidad del parche floral

Las tasas de visita de la abeja melífera y los polinizadores nativos fueron más altas en *O. valdiviensis*, mientras que para las especies *M. spinosa* y *C. vulgare* la tasa de visita de los abejorros exóticos fue mayor seguida por la abeja melífera. (Figura 3.6). El análisis de senderos mostró que el parche floral tiene un efecto positivo significativo en al menos una categoría de polinizador para todas las especies de plantas. En este sentido, la diversidad del parche floral tuvo un efecto positivo significativo en los polinizadores nativos en *O. valdiviensis*, un efecto positivo significativo sobre las abejas melíferas en *M. spinosa* y en *C. vulgare* (Figura 3.7). Por el contrario, tuvo un efecto negativo en la tasa de visita de los abejorros exóticos en *C. vulgare*.

### 3.3.2. Competencia potencial con polinizadores nativos

No encontramos ningún efecto negativo significativo de los polinizadores exóticos, abejas y abejorros, en la tasa de visita de polinizadores nativos en las especies vegetales estudiadas (Figura 3.7). En cambio, encontramos una relación positiva significativa entre las tasas de visita de abejorros exóticos y polinizadores nativos en *M. spinosa* (Figura 3.7). También encontramos una relación positiva significativa entre la tasa de visita de ala abeja melífera y la de abejorros exóticos en *C. vulgare*. En ningún encuentro al momento de forrajear las abejas invasoras interrumpieron el comportamiento de búsqueda de alimento de los visitantes florales nativos.

### 3.3.3. Deposición de polen conespecífico y heteroespecífico

El promedio de los granos de polen conespecíficos depositados sobre los estigmas fue un orden de magnitud mayor para la especie *O. valdiviensis* ( $339,2 \pm 55,12$ ) que para *M. spinosa* ( $92,11 \pm 11,15$ ) y *C. vulgare* ( $30,96 \pm 4,56$ ) (Cuadro 3.2). Por el contrario, el promedio de los granos de polen heteroespecíficos depositados sobre los estigmas fue mayor para *C. vulgare* ( $35,25 \pm 7,20$ ), seguido por *M. spinosa* ( $26,38 \pm 4,54$ ) y *O. valdiviensis* ( $11,53 \pm 4,18$ ) (Cuadro 3.2). Para *O. valdiviensis*, encontramos un efecto significativo de la tasa de visita de la abeja melífera y la de polinizadores nativos sobre la deposición de polen conespecífico y una relación significativamente marginal entre abejorros exóticos y esta última variable (Figura 3.7).

Especie vegetal	Granos de polen conespecífico	Granos de polen heteroespecífico	Éxito reproductivo
<i>Oxalis valdiviensis</i>	339.21 ( ± 55.12) a	11.53 ( ± 4.18) b	0.63 ( ± 0.05) b
<i>Mutisia spinosa</i>	92.11 ( ± 11.15) b	26.38 ( ± 4.54) ab	0.64( ± 0.03) b
<i>Cirsium vulgare</i>	30.96 ( ± 4.56) b	35.25 ( ± 7.20) a	0.92( ± 0.03) a

**Cuadro 3.2.** Promedio y error estándar (EE) del número de granos de polen conespecífico y heteroespecífico depositados en estigmas; y del éxito reproductivo de las tres especies vegetales estudiadas (*Oxalis valdiviensis*, *Mutisia spinosa* y *Cirsium vulgare*). En cada columna, letras diferentes indican valores que difieren significativamente (primero ANOVA, luego prueba de Tukey: valor  $P < 0.05$ ).

Además, la tasa de visita de polinizadores nativos también tuvo un efecto positivo sobre la deposición polen heteroespecífico en *O. valdiviensis* (Figura 3.7). La tasa de visita de abejorros tuvo un efecto positivo y marginalmente significativo sobre

los granos de polen heteroespecíficos en *C. vulgare*. Mientras que, y contrariamente a la hipótesis planteada, encontramos que la tasa de visita de la abeja melífera tuvo un efecto negativo significativo sobre el polen heteroespecífico en *C. vulgare* (Figura 3.7). No encontramos ningún efecto entre las categorías de polinizadores y la deposición de polen en *M. spinosa* (Figura 3.7).

#### 3.3.4. Éxito reproductivo

El éxito reproductivo fue extremadamente alto para *C. vulgare* ( $0,92 \pm 0,03$ ), mientras que para *O. valdiviensis* y *M. spinosa* tuvo valores similares e intermedios ( $0,63 \pm 0,05$  y  $0,64 \pm 0,03$ , respectivamente) (Cuadro 3.2). Basado en el análisis de senderos, encontramos una relación significativamente marginal entre la deposición de polen conespecífico y el éxito reproductivo de *O. valdiviensis* (Figura 3.7). Como se esperaba, también se encontró una relación significativa pero marginal entre el polen heteroespecífico depositado y el éxito reproductivo de *O. valdiviensis* (Figura 3.7).

### 3.4. Discusión

Los resultados de este capítulo muestran que las abejas invasoras se convirtieron en las principales visitantes de las tres especies vegetales estudiadas, con la diversidad del parche floral jugando un considerable papel en su comportamiento. Las abejas melíferas y los visitantes nativos fueron los principales polinizadores de *O. valdiviensis* contribuyendo con la deposición de polen conespecífico, que se relacionó marginalmente con un aumento en el éxito reproductivo. *Cirsium vulgare*, una especie exótica visitada principalmente por las abejas invasoras, tuvo un alto éxito reproductivo.

*Mutisia spinosa*, una especie nativa cuyo principal polinizador local está en declive (*B. dahlbomii*) y del cual no registramos visitas, tuvo un éxito reproductivo sorprendentemente intermedio. Esto último sugiere que los abejorros invasores pueden estar contribuyendo, al menos parcialmente, con la polinización de esta especie.

La diversidad del parche floral fue un factor importante en el comportamiento de forrajeo de los polinizadores (i. e. tasa de visita), especialmente de la abeja melífera. Se encontró un efecto predominantemente positivo de la diversidad de flores sobre las tasas de visita de los polinizadores, un patrón que ha sido destacado en varios estudios (Sih y Baltus 1987, Molina-Montenegro et al. 2008, Muñoz y Cavieres 2008). Mecanismos como la atracción combinada por síndromes florales convergentes o plantas proporcionando recursos complementarios pueden provocar un aumento en las visitas de polinizadores generalistas (Ghazoul 2006). Abejas solitarias con rangos pequeños de forrajeo también pueden tender a anidar en áreas con alta diversidad floral y disponibilidad de recursos (Bruckman y Campbell 2014). Sin embargo, la competencia, en lugar de la facilitación, también puede ocurrir entre distintas especies de plantas, y este resultado podría depender de factores como la composición y la densidad de plantas en los parches florales (Ghazoul 2006, Morales y Traveset 2009, Waters et al. 2014). En nuestro estudio, *C. vulgare* co-florece junto a *M. spinosa* y la primera especie podría resultar más atractiva para los abejorros. En este sentido, el cardo exótico fue la especie más común en el parche floral de *M. spinosa* y los abejorros tienen preferencias innatas por los colores violeta y azul (Giurfa et al 1995); lo que explicaría la relación negativa entre la tasa de visita de este grupo y la diversidad de flores alrededor de *M. spinosa*.

Contrariamente a nuestra hipótesis, no encontramos una relación negativa entre la tasa de visita de abejas invasoras y polinizadores nativos que sugiera una potencial competencia o desplazamiento. En cambio, encontramos una relación positiva en *M.*

*spinosa*. Una relación positiva entre abejas invasoras y polinizadores nativos ya ha sido observada (Mallinger et al. 2017). Sin embargo, la ausencia de potencial competencia no se puede descartar. La relación positiva puede ser por preferencia de ambos polinizadores por el mismo individuo o por competencia entre ellos. La segunda hipótesis se basa sobre la idea de que, si la competencia está reduciendo la disponibilidad de recursos por flor, los animales podrían estar visitando más flores para recoger la cantidad requerida (Maloof e Inouye 2000). Para *O. valdiviensis* y *C. vulgare*, la ausencia de una interacción negativa puede deberse a que la densidad de abejas exóticas no era suficiente para reducir la disponibilidad de recursos.

Una hipótesis relacionada con la reducción de recursos podría también explicar la relación positiva entre la tasa de visita de la abeja melífera y la de abejorros exóticos en *C. vulgare*. Las abejas generalistas tienen una alta preferencia por especies de plantas exóticas (Morales y Aizen 2006). Si las visitas de las abejas melíferas y abejorros reducen la cantidad de néctar y/o polen por capítulo, ambas especies deberían aumentar el número de visitas para obtener la cantidad de recurso necesario. El hecho de que hayamos observado a individuos de ambas especies peleando durante el forrajeo en los capítulos apoya esta última idea. Las marcas de olor interespecíficas también pueden explicar esta respuesta: las abejas melíferas o abejorros tienden a evitar o alejarse rápidamente de flores que fueron visitadas previamente por un individuo de la otra especie (Stout y Goulson 2001).

Como esperábamos, encontramos que las tasas de visita de la abeja melífera y los abejorros exóticos se relacionaron positivamente con la deposición de polen conoespecífico, pero solo en *O. valdiviensis*. Las abejas melíferas pueden ser eficientes polinizadores fuera de su área de distribución nativa porque son generalistas, y su eficacia de polinización puede ser similar a la de polinizadores nativos (Hung et al.

2018). Incluso si son menos eficientes, su alta abundancia puede compensarlo (capítulo 2). En la región estudiada, los abejorros exóticos han demostrado ser polinizadores eficientes, por ejemplo, de algunas especies de orquídeas (Sanguinetti y Singer 2014). Incluso aunque no encontramos el mismo patrón para *M. spinosa* y *C. vulgare*, el número medio de granos de polen conespecíficos era muy alto ya que las flores de Asteraceae solo tienen un óvulo por flor. Esto muestra que estas especies no podrían estar experimentando limitación polínica, al menos cuantitativa (Aizen y Harder 2007). Esto también sugiere que la falta de un claro aumento en la deposición de polen conespecífico en estas especies con un aumento en las tasas de visitas de polinizadores podría deberse a la saturación de polen (Aizen y Harder 2007).

Contrariamente a nuestra hipótesis, no encontramos un efecto positivo relevante de las tasas de visita de abejas invasoras en la deposición de polen heteroespecífico. Solo la tasa de visitas de abejorros tuvo un efecto marginalmente positivo en *C. vulgare*. Curiosamente, la tasa de visita de la abeja melífera tuvo una relación negativa. Aunque las abejas y los abejorros son especies generalistas, ambos también se caracterizan por su constancia floral (Goulson 2010, Grüter y Ratnieks 2011). La constancia floral es relativamente más alta para la abeja melífera (Goulson 2010) y esta característica puede reducir la posibilidad de deposición de polen heteroespecífico en los estigmas. Sin embargo, es importante señalar que *C. vulgare*, que fue visitado principalmente por ambas categorías de abejas invasoras, tuvo la mayor proporción de deposición de polen heteroespecífico. La tasa de visita de polinizadores nativos se relacionó positivamente con la deposición de polen heteroespecífico en *O. valdiviensis*, probablemente porque se agruparon especies con diferente comportamiento y morfología dentro de esta categoría.

Un aumento en las tasas de visita de abejas invasoras puede ser beneficioso para el éxito reproductivo de *O. valdiviensis*. A pesar de lo alta deposición de polen

conespecífico, la limitación polínica en calidad puede ser importante en *O. valdiviensis* ya que presenta tristilia como sistema de entrecruzamiento: existen tres morfotipos florales que difieren en la longitud del estilo y la longitud de los dos verticilos de estambres (Fyfe 1950). La polinización efectiva ocurre cuando el polen proviene de individuos con diferentes morfotipos (coincidiendo el largo del estilo y de los estambres). La abeja melífera tiende a forrajear en varias flores de la misma inflorescencia o individuo antes de moverse a otro u otra, lo que podría reducir la calidad del polen (es decir, aumento de la geitonogamia) (Paton 1997). Otro aspecto interesante es que los granos de polen heteroespecíficos, aunque en promedio bajos, se relacionaron con el éxito reproductivo. El polen heteroespecífico puede reducir la reproducción por diferentes mecanismos como la inhibición alelopática del polen conespecífico (Morales y Traveset 2008). Los efectos perjudiciales pueden incluso ser independientes del tamaño de carga de polen conespecífico (Arceo-Gómez y Ashman 2011)

No observamos ningún efecto de la deposición de polen conespecífico en el éxito reproductivo de *M. spinosa*. Su principal polinizador es *B. dahlbomii*, cuya población está en declive, y se ha sugerido que los abejorros invasores no serían capaces de reemplazarlo (Madjidian et al. 2008). En nuestro estudio, el éxito reproductivo de *M. spinosa* promedio fue del 64%, a pesar de que los abejorros exóticos fueron los principales polinizadores. El número de granos de polen conespecíficos depositados en el estigma fue muy alto, lo que sugiere que otros factores podrían estar limitando su éxito reproductivo como ser la calidad del polen o la limitación de nutrientes (De Jong y Klinkhamer 1989, Niesenbaum 1993, Morales y Traveset 2008).

*Cirsium vulgare*, una especie exótica visitada principalmente por ambas abejas invasoras, tuvo un nivel de éxito reproductivo notoriamente alto, lo que demuestra que

esta especie vegetal no sufre de una limitación en la cantidad o calidad del polen. La interacción entre abejas invasoras y especies de plantas exóticas ya ha sido demostrada (Goulson 2003, Morales et al. 2009, Traveset y Richardson 2014). Incluso, aunque no encontramos una relación positiva entre abejas exóticas y deposición de polen conoespecífico, estos datos sugieren que tanto las abejas melíferas como los abejorros contribuyen positivamente con el éxito reproductivo de *C. vulgare*.

### **3.5. Conclusiones**

A modo de conclusión general, las abejas invasoras pueden convertirse en el visitante más importante de especies vegetales del matorral, sean éstas nativas o exóticas; lo cual puede tener consecuencias en el proceso de polinización dependiendo de la especie. Su tasa de visita puede relacionarse a la deposición de polen, lo cual apoya la hipótesis de que los impactos son denso-dependientes; si consideramos que mayores densidades se correlacionan con mayores tasas de visita. También se demostró que la diversidad del parche floral tiene consecuencias en el comportamiento de las abejas invasoras, al menos a escala individual. Esto también coincide con uno de los factores marcados como relevantes en el capítulo 2: la disponibilidad de recursos. Es importante tener en cuenta que el trabajo se basa en la variación en las tasas de visitas a nivel individual durante una temporada de crecimiento y los polinizadores nativos se analizaron como "una categoría". Teniendo estas consideraciones en cuenta, a pesar de que las abejas invasoras dominaron las visitas en las tres especies vegetales, su éxito reproductivo no se encuentra comprometido.

## **Capítulo 4. Efecto de la intensidad de cosecha sobre la densidad de flores y de visitantes florales<sup>1</sup>**

---

<sup>1</sup>Este capítulo ha sido publicado en *Forest Ecology and Management*:

Agüero, J.I., Coulin, C., Torretta, J.P. y Garibaldi, L.A. 2022. Invader complexes or generalist interactions? Seasonal effects of a disturbance gradient on plants and floral visitors. *Forest Ecology and Management*, 506: 119963.

#### 4.1. Introducción

Como se ha mencionado en el capítulo 2, las especies exóticas pueden interactuar en su nuevo entorno y beneficiarse mutuamente. Al respecto, en el capítulo 3 se ha demostrado un ejemplo concreto ya que las abejas invasoras son los visitantes más importantes del cardo exótico *Cirsium vulgare*, especie que posee un alto éxito reproductivo. Esto demuestra que las abejas invasoras son efectivos polinizadores. Estas interacciones mutualistas entre especies exóticas, que retro-alimentan su potencial invasor, constituyen lo que se conoce como "complejos invasores" (D'Antonio y Dudley 1993). La existencia de dichos complejos se ha postulado en interacciones planta-polinizador, ya que se ha observado que algunas abejas invasoras tienen más probabilidades de interactuar con plantas exóticas (Morales y Aizen 2002, Traveset et al. 2013). A pesar de estos casos, la hipótesis del complejo invasor no siempre predice la identidad del recurso utilizado en un determinado ambiente, ya que algunas especies utilizan indistintamente especies vegetales nativas y exóticas (Morales y Aizen 2002, Olesen et al. 2002). Esto se vincularía al hecho de que muchos polinizadores son generalistas, es decir, forrajean de distintas especies de plantas (Waser et al. 1996). Esta característica es un atributo común en abejas invasoras como la abeja melífera y *Bombus* spp. (Aizen et al. 2014).

Los disturbios asociados al manejo de los ecosistemas pueden ser un factor que promueva la generación de complejos invasores. Esto ocurre debido a que las perturbaciones que implican la remoción de biomasa aumentan la disponibilidad de recursos, los cuales aprovechan rápidamente las plantas exóticas (Levine et al. 2003). Como resultado, en áreas perturbadas, la abundancia relativa de los recursos florales exóticos aumenta, de forma tal que se vuelven más atractivas para las abejas invasoras

(Morales y Aizen 2002). Sin embargo, los disturbios también pueden promover la floración de especies nativas que benefician a los polinizadores nativos (Morales y Aizen 2002, Korpela et al. 2015). La complejidad de este tipo de respuesta hace que sea necesario evaluar los efectos de los disturbios en los componentes tanto nativos como exóticos al evaluar las estrategias de manejo de ecosistemas y sus impactos potenciales en las interacciones planta-polinizador. A pesar de esto, la interacción entre disturbios y complejos invasores como la existencia de dichas asociaciones en interacciones planta-polinizador en general, han sido poco explorados y solo mediante estudios observacionales (Morales y Aizen 2002, Olesen et al. 2002, Traveset et al. 2013).

Además de los disturbios propios del manejo, las interacciones planta-polinizador están sujetas a cambios significativos a lo largo de la temporada de floración. Esta variación está relacionada a recambios en la composición de especies vegetales y de polinizadores (Dicks et al. 2002) y a la fenología de la floración de las plantas (Olesen et al. 2008), entre otros factores. La variación en las interacciones mencionadas anteriormente puede dar lugar a distintos efectos de los disturbios a lo largo de la temporada de floración (Galbraith et al. 2019). En este sentido, si existe un acoplamiento temporal entre plantas exóticas y abejas invasoras, se podría esperar que el establecimiento de complejos invasores promovidos por disturbios estuviese restringido a ese período dentro de la temporada de floración.

Como se ha descrito en el capítulo 3, los matorrales de *Nothofagus antarctica* del norte de la Patagonia se caracterizan por una alta dependencia de muchas especies vegetales por la polinización biótica, y debido a que la proporción de especies de polinizadores/especies de plantas polinizadas es baja, estas comunidades pueden ser más susceptibles a la propagación de abejas invasoras (Aizen y Ezcurra 1998). En la zona se encuentran establecidas tres abejas invasoras: *Apis mellifera*, *Bombus ruderatus*

y *B. terrestris* (Morales y Aizen 2002, Aizen et al. 2014). Actualmente, existe un creciente interés en comprender cómo manejar los matorrales patagónicos de manera sustentable. Sin embargo, los efectos de las prácticas de manejo sobre las interacciones entre especies exóticas y nativas no están claros (Goldenberg et al. 2020b, Nacif et al. 2020). Evaluar estos efectos es requisito necesario para diseñar prácticas más sustentables que no comprometan a la biodiversidad nativa y que controlen la expansión de especies exóticas y sus potenciales efectos negativos (Hejda et al. 2009).

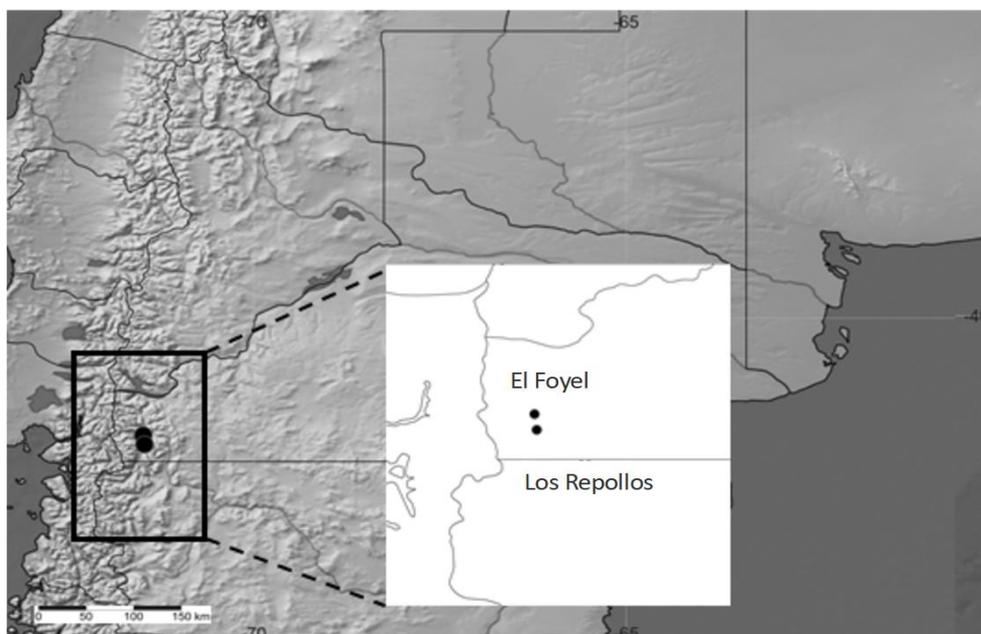
El objetivo de este capítulo es evaluar el efecto de la intensidad de cosecha de material leñoso (disturbio) sobre la densidad floral de plantas nativas y exóticas y la abundancia de sus visitantes florales también nativos y exóticos, con énfasis en las abejas invasoras (*Apis mellifera* y *Bombus* spp.). Específicamente, evaluar si la intensidad de la cosecha promueve los complejos invasores a través del aumento de las densidades de flores exóticas y abejas invasoras por sobre los componentes nativos; y si esos efectos son constantes durante la temporada de floración.

## **4.2. Materiales y métodos**

### *4.2.1. Sitio de estudio*

El estudio se realizó en tres sitios de matorral norpatagónico de la provincia de Río Negro, Argentina. Los sitios difieren en la productividad de biomasa (kg/ha.año), la composición de la comunidad vegetal y la estructura fisionómica (Coulin et al. 2019, Goldenberg et al. 2020a). Los sitios Foyel Sur (FS) y Foyel Norte (FN) están ubicados cerca de El Foyel (41° 38' S, 71° 29' O) y corresponden al lado sur y norte de la misma ladera, respectivamente. El tercer sitio está ubicado en Los Repollos (R) (S 41° 46', O

71° 28') en el fondo de un valle. FS tiene una temperatura media anual de 7,0° C, una temperatura media en invierno de 2,5° C y una precipitación anual de 1100 mm. Es el sitio más productivo y el dosel está dominado por *Nothofagus antarctica*, *Diostea juncea*, *Schinus patagonicus*, *Lomatia hirsuta* y *Embothrium coccineum* (Coulin et al. 2019, Goldenberg et al. 2020a). FN tiene una temperatura media anual de 8,0° C, una temperatura promedio en invierno de 2,7° C y una precipitación anual de 1100 mm. Tiene una productividad intermedia y el dosel está dominado por *N. antarctica*, *S. patagonicus*, *L. hirsuta*, *Fabiana imbricata* y *E. coccineum* (Coulin et al. 2019, Goldenberg et al. 2020a). R tiene una temperatura media anual de 9,4° C, una temperatura media en invierno de 2,3° C y una precipitación anual de 950 mm. Es el sitio con menor productividad y el dosel está dominado por *N. antarctica* (Coulin et al. 2019, Goldenberg et al. 2020a). La estructura del dosel también difiere entre sitios. Por ejemplo, la altura dominante de *N. antarctica* es  $6,1 \pm 1,20$  m en FS mientras que en FN es  $3,4 \pm 0,76$  m y  $2,3 \pm 0,10$  m en R (Goldenberg et al. 2020a).



**Figura 4.1.** Ubicación de los sitios de estudio en la provincia de Río Negro, Argentina. Debido a su proximidad, los sitios FS (Foyel Sur) y FN (Foyel Norte) se incluyen ambos en la cercanía del punto denominado El Foyel. El mapa fue construido mediante la herramienta SimpleMappr (Shorthouse 2010).

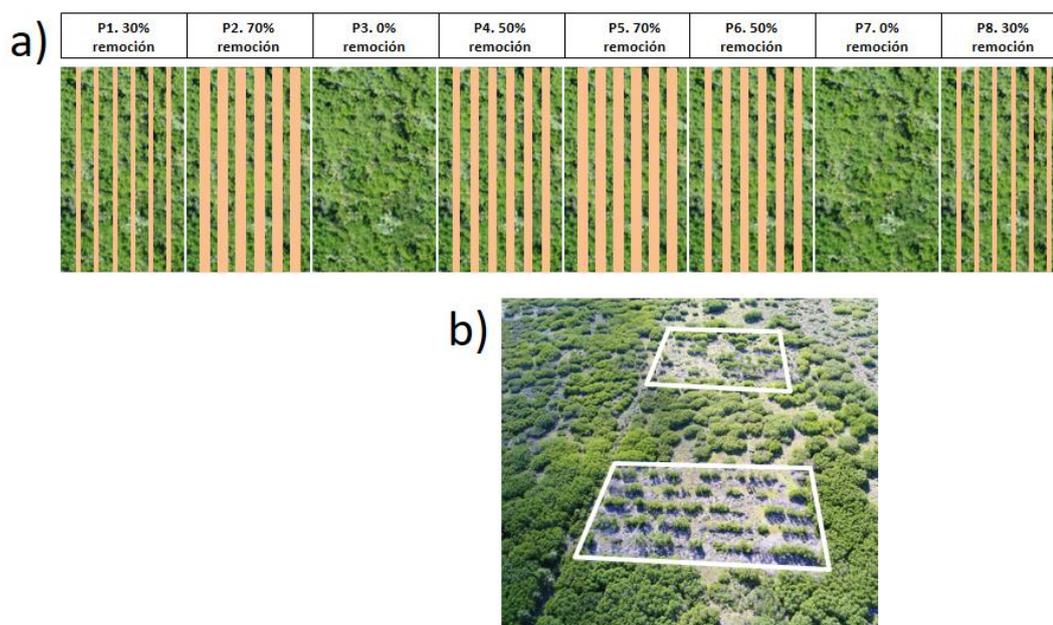


**Figura 4.2.** Matorral norpatagónico correspondiente al sitio El Foyel (a) Visualización general del sitio de estudio, (b) especie de planta nativa *Alstroemeria aurea*, (c) especie de planta nativa *Embothrium coccineum*, (d) especie de planta nativa *Vicia nigricans*.

#### 4.2.2. Diseño experimental

Se delimitaron ocho parcelas (31,5 x 45,0 m) por sitio, y se aplicaron cuatro tratamientos de intensidad de cosecha (en adelante IC), con una repetición. Las parcelas se encontraban ubicadas de manera adyacente una de otra o separadas por menos de 400

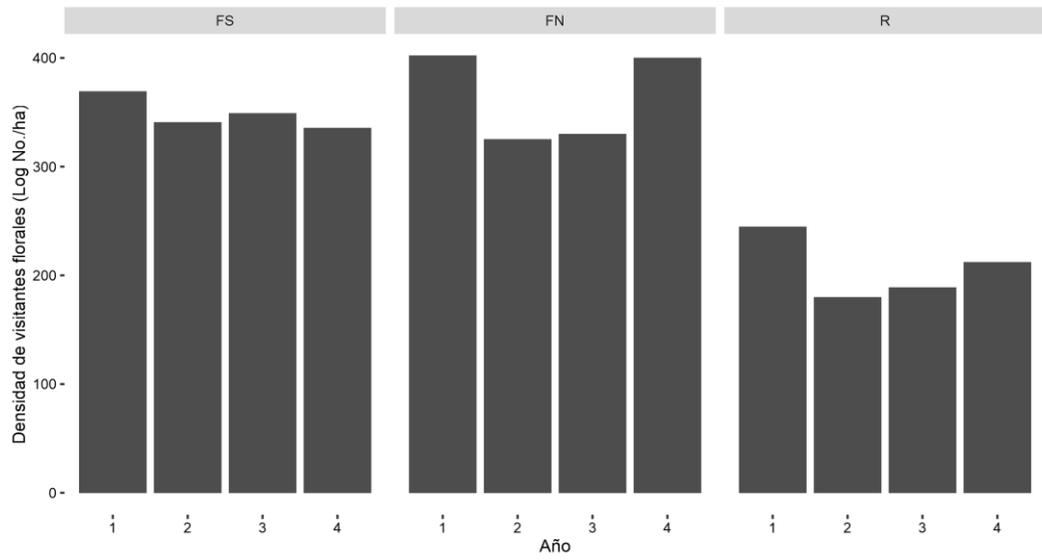
m. Los tratamientos difirieron en el porcentaje de remoción de cobertura vegetal leñosa (0%, 30%, 50%, 70%) y se obtuvieron trazando seis franjas de diferente ancho en las que se cortaron árboles y arbustos al nivel del suelo (0%: sin remoción, 30%: 1,5 m de ancho, 50 %: 2,5 m de ancho, 70%: 3,5 m de ancho) (Figura 4.3). Se dejaron en el suelo aquellas ramas con un diámetro de hasta 4 cm como también las hojas. El tratamiento se aplicó a principios del 2013 en FS, principios del 2014 en FN y a finales del 2013 para R. Se realizó el trabajo de campo durante los principales meses de la temporada de floración (noviembre, diciembre y enero) en 2014-2015 (año 1), 2015-2016 (año 2), 2017-2018 (año 3) y 2018-2019 (año 4).



**Figura 4.3.** Tratamientos de intensidad de cosecha aplicados a las parcelas (a) Esquema demostrativo a nivel de sitio de los tratamientos (0%, 30%, 50% y 70% de remoción de biomasa), mostrando las 6 franjas de remoción de biomasa de distinto ancho para cada parcela, (b) Visualización aérea de las parcelas luego de haber sido aplicados los tratamientos.

Se delimitaron dos subparcelas circulares (4 m de radio) por parcela para medir la densidad floral (una colocada en el centro y otra colocada al azar cada año). Para las especies de plantas con polinización biótica se registraron el número de individuos con flores y el número de unidades florales por individuo en cada subparcela. Las unidades florales incluían flores y/o capítulos (por ejemplo, Asteraceae). Los censos florales se realizaron espaciadamente cada 15-20 días. Para el caso de herbáceas y arbustos, se censó la mitad de la superficie de cada subparcela en vez de su totalidad, ya que su densidad fue mayor que la de los árboles.

Para medir la densidad de visitantes florales, se eligieron un individuo de cada especie vegetal con polinización biótica por parcela, y se observaron a todos los animales que visitaron un número seleccionado de unidades florales durante 10 minutos. Los censos se realizaron en días soleados, entre las 9:00 y las 19:00 hs., semanalmente y en cada sitio cuando las condiciones climáticas lo permitían. El orden de las parcelas muestreada en cada censo de visita varió aleatoriamente para evitar sesgos relacionados a la hora de muestreo. Los visitantes florales se determinaron al menor nivel taxonómico posible (especies, género, familia); aquellos que no pudieron ser fehacientemente determinados fueron asignados a morfotipos. Posteriormente, los visitantes florales se agruparon en distintos grupos: (abeja melífera, abejorros exóticos, abejas y avispas nativas, sírfidos, otras moscas, escarabajos y hormigas) (Figura 4.5) y se trabajaron con valores promediados entre años, ya que el enfoque estaba en la respuesta general a la IC y la variación intra-anual. Al respecto, la variación interanual de la densidad de visitantes florales fue baja (Figura 4.4).



**Figura 4.4.** Densidad total de visitantes florales. Abreviaciones: FS (Foyel Sur), FN (Foyel Norte) y R (Repollos).



**Figura 4.5.** Visitantes florales registrados durante los censos de visita. (a) Abeja nativa *Ruizanthedella mutabilis* en flores de *Phacelia secunda*, (b) *Bombus dahlbomii* en flores de *Lathyrus* sp., (c) Abeja exótica *Apis mellifera* en flores de *Ribes magellanicum* (d) Escarabajo de la familia Buprestidae en flores de *Geranium magellanicum*.

#### 4.2.3. Análisis de los datos

Se calculó la densidad floral (No./ha) por parcela y mes para los diferentes grupos de plantas en función de su estatus (nativa o exótica) y hábito (exóticas: herbáceas, nativas:

herbáceas, arbustos y árboles) (Cuadro 4.1). Todas las plantas exóticas eran herbáceas, a excepción de algunos pocos individuos cuyo efecto sobre las variables medidas se consideró irrelevante. Dado que no todas las especies de plantas estaban presentes en las subparcelas, combinamos los censos de plantas y visitantes florales (si la especie vegetal estaba ausente en el censo floral, se utilizaban los datos obtenidos del censo de visitas asumiendo que había un individuo de esa especie por parcela). Se calculó la densidad floral promedio para cada especie para cada mes y se sumaron en todos los grupos de plantas. Luego se promediaron los valores de cada año y se extrapolaron a la escala de la hectárea.

Se calculó la densidad de visitantes florales (No./ha) por parcela y mes para los diferentes grupos (abeja melífera, abejorros exóticos, abejas y avispas nativas, sírfidos, otras moscas, escarabajos y hormigas). Primero se multiplicó el número de visitantes florales por flor (individuos/unidad floral) por censo, por los valores de densidad floral (unidades florales/m<sup>2</sup>) del censo floral realizado en el tiempo más cercano.

Posteriormente, se calculó la densidad promedio de visitantes florales para cada especie/morfotipo y cada mes, y se sumaron entre los grupos de visitantes según corresponda. Luego se promediaron los valores de cada año y se extrapolaron a la escala de hectárea.

Espece vegetal	Familia	Hábito	Estatus
<i>Cardamine hirsuta</i> L.	Brassicaceae	Herbácea	Exótica
<i>Carduus thoermeri</i> Weinm.	Asteraceae	Herbácea	Exótica
<i>Cerastium arvense</i> L.	Caryophyllaceae	Herbácea	Exótica
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	Asteraceae	Herbácea	Exótica
<i>Claytonia perfoliata</i> Donn ex Willd.	Montiaceae	Herbácea	Exótica
<i>Conium maculatum</i> L.	Apiaceae	Herbácea	Exótica
<i>Crepis capillaris</i> (L.) Wallr.	Asteraceae	Herbácea	Exótica
<i>Draba verna</i> L.	Brassicaceae	Herbácea	Exótica
<i>Hypericum perforatum</i> L.	Hypericaceae	Herbácea	Exótica
<i>Medicago</i> sp.	Fabaceae	Herbácea	Exótica
<i>Prunella vulgaris</i> L.	Lamiaceae	Herbácea	Exótica
<i>Taraxacum</i> sp.	Asteraceae	Herbácea	Exótica
<i>Trifolium repens</i> L.	Fabaceae	Herbácea	Exótica
<i>Veronica serpyllifolia</i> L.	Plantaginaceae	Herbácea	Exótica
<i>Acaena ovalifolia</i> Ruiz & Pav.	Rosaceae	Herbácea	Nativa
<i>Acaena pinnatifida</i> Ruiz & Pav.	Rosaceae	Herbácea	Nativa
<i>Acaena</i> sp.	Rosaceae	Herbácea	Nativa
<i>Adesmia</i> cf. <i>parvifolia</i> Phil.	Fabaceae	Herbácea	Nativa
<i>Alstroemeria aurea</i> Graham	Alstroemeriaceae	Herbácea	Nativa
<i>Anemone multifida</i> Poir.	Ranunculaceae	Herbácea	Nativa
<i>Arjona</i> sp.	Schoepfiaceae	Herbácea	Nativa
<i>Chloraea alpina</i> Poepp.	Orchidaceae	Herbácea	Nativa
<i>Chloraea magellanica</i> Hook. f.	Orchidaceae	Herbácea	Nativa
<i>Chloraea</i> sp.	Orchidaceae	Herbácea	Nativa
<i>Codonorchis lessonii</i> (Brongn.) Lindl.	Orchidaceae	Herbácea	Nativa
<i>Collomia biflora</i> (Ruiz & Pav.) Brand	Polemoniaceae	Herbácea	Nativa
<i>Eryngium paniculatum</i> Cav. & Dombey ex F. Delaroché	Apiaceae	Herbácea	Nativa
<i>Euphorbia collina</i> Phil.	Euphorbiaceae	Herbácea	Nativa
<i>Galium hypocarpium</i> (L.) Endl.	Rubiaceae	Herbácea	Nativa
<i>Gamocarpha selliana</i> Reiche	Calyceraceae	Herbácea	Nativa
<i>Gavilea</i> sp.	Orchidaceae	Herbácea	Nativa
<i>Geranium magellanicum</i> Hook. f.	Geraniaceae	Herbácea	Nativa
<i>Geum</i> sp.	Rosaceae	Herbácea	Nativa
<i>Grindelia chilensis</i> (Cornel.) Cabrera	Asteraceae	Herbácea	Nativa
<i>Haplopappus</i> spp.	Asteraceae	Herbácea	Nativa
<i>Lathyrus</i> sp.	Fabaceae	Herbácea	Nativa
<i>Madia sativa</i> Molina	Asteraceae	Herbácea	Nativa
<i>Osmorhiza berteroi</i> DC.	Apiaceae	Herbácea	Nativa
<i>Oxalis valdiviensis</i> Barnéoud	Oxalidaceae	Herbácea	Nativa
<i>Phacelia secunda</i> J.F. Gmel.	Boraginaceae	Herbácea	Nativa
<i>Pinnasa bergii</i> (Hieron.) Weigend & R.H. Acuña	Loasaceae	Herbácea	Nativa
<i>Polygala</i> cf. <i>salasiana</i> Gay	Polygalaceae	Herbácea	Nativa
<i>Pseudognaphalium</i> sp.	Asteraceae	Herbácea	Nativa

<i>Quinchamalium chilense</i> Molina	Schoepfiaceae	Herbácea	Nativa
<i>Sisyrinchium arenarium</i> Poepp.	Iridaceae	Herbácea	Nativa
<i>Sisyrinchium chilense</i> Hook.	Iridaceae	Herbácea	Nativa
<i>Solidago chilensis</i> Meyen	Asteraceae	Herbácea	Nativa
<i>Stellaria</i> sp.	Caryophyllaceae	Herbácea	Nativa
<i>Tristagma patagonicum</i> (Baker) Traub	Amaryllidaceae	Herbácea	Nativa
<i>Vicia nigricans</i> Hook. & Arn.	Fabaceae	Herbácea	Nativa
<i>Vicia</i> cf. <i>magellanica</i> Hook. f.	Fabaceae	Herbácea	Nativa
<i>Viola reichei</i> Skottsbo.	Violaceae	Herbácea	Nativa
<i>Potentilla chilensis</i> (L.) Mabb.	Rosaceae	Herbácea	Nativa
<i>Azorella prolifera</i> (Cav.) G.M. Plunkett & A.N. Nicolas	Apiaceae	Arbusto	Nativa
<i>Baccharis magellanica</i> (Lam.) Pers.	Asteraceae	Arbusto	Nativa
<i>Baccharis obovata</i> Hook. & Arn.	Asteraceae	Arbusto	Nativa
<i>Berberis darwinii</i> Hook.	Berberidaceae	Arbusto	Nativa
<i>Berberis microphylla</i> G. Forst.	Berberidaceae	Arbusto	Nativa
<i>Calceolaria</i> spp.	Calceolariaceae	Arbusto	Nativa
<i>Chilotrimum diffusum</i> (G. Forst.) Kuntze	Asteraceae	Arbusto	Nativa
<i>Diostea juncea</i> (Gillies & Hook. ex Hook.) Miers	Verbenaceae	Arbusto	Nativa
<i>Escallonia virgata</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	Escalloniaceae	Arbusto	Nativa
<i>Fabiana imbricata</i> Ruiz & Pav.	Solanaceae	Arbusto	Nativa
<i>Gaultheria mucronata</i> (L. f.) Hook. & Arn.	Ericaceae	Arbusto	Nativa
<i>Maytenus chubutensis</i> (Speg.) Lourteig, O'Donnell & Sleumer	Celastraceae	Arbusto	Nativa
<i>Maytenus</i> sp.	Celastraceae	Arbusto	Nativa
<i>Mutisia decurrens</i> Cav.	Asteraceae	Arbusto	Nativa
<i>Mutisia spinosa</i> Ruiz & Pav.	Asteraceae	Arbusto	Nativa
<i>Ribes cucullatum</i> Hook. & Arn.	Grossulariaceae	Arbusto	Nativa
<i>Ribes magellanicum</i> Poir.	Grossulariaceae	Arbusto	Nativa
<i>Schinus patagonicus</i> (Phil.) I.M. Johnst. ex Cabrera var. <i>patagonicus</i>	Anacardiaceae	Arbusto	Nativa
<i>Aristotelia chilensis</i> (Molina) Stuntz	Elaeocarpaceae	Árbol	Nativa
<i>Discaria chacaye</i> (G. Don) Tortosa	Rhamnaceae	Árbol	Nativa
<i>Embothrium coccineum</i> J.R. Forst. & G. Forst.	Proteaceae	Árbol	Nativa
<i>Lomatia hirsuta</i> (Lam.) Diels	Proteaceae	Árbol	Nativa

**Cuadro 4.1.** Lista de especies vegetales con polinización biótica presentes en los tres sitios, incluido el nombre científico, la familia, el hábito de crecimiento (herbácea, arbusto o árbol) y el estatus (exótica o nativa).

Utilizando modelos de efectos mixtos, se evaluó el efecto de la IC en la densidad floral de los grupos de plantas (4 modelos) y la densidad de los grupos de visitantes florales (7 modelos). Los efectos fijos incluyeron las siguientes variables: mes (M,

cualitativa), sitio (S, cualitativa), intensidad de cosecha (IC, cuantitativa) e intensidad de cosecha al cuadrado ( $IC^2$ , cuantitativa) para tener en cuenta los efectos no lineales. Se incluyeron interacciones dobles y triples, y la parcela se consideró como un efecto aleatorio. Los modelos se estimaron utilizando el paquete *glmmTMB* (Brooks et al. 2017) en el software R (R Core Team 2019) y se ajustaron con una distribución gaussiana. En base a la inferencia multimodelo, se seleccionaron los modelos que mejor se ajustaron utilizando el criterio de información de Akaike y la función *dredge* del paquete *MuMin* (Burnham et al. 2011). También se calculó la importancia relativa de cada variable con la función *importance* del paquete *MuMin*. Antes de los análisis, los valores de densidad floral y de visitantes florales se transformaron logarítmicamente.

### 4.3. Resultados

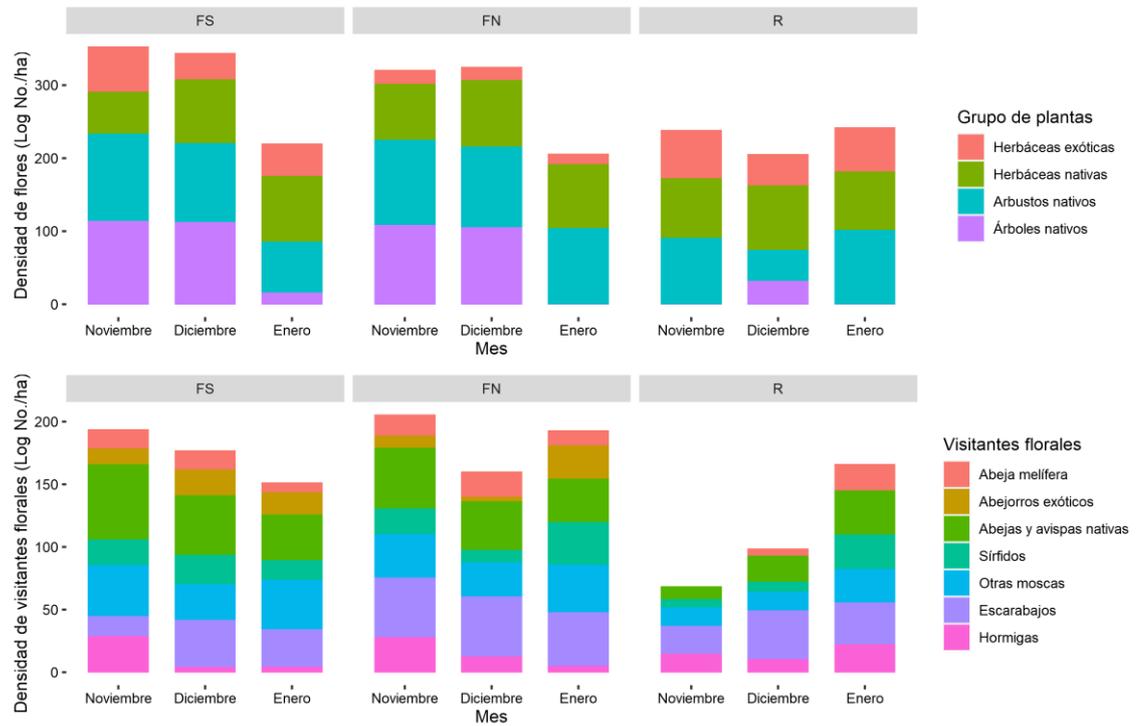
#### 4.3.1. Patrones generales de densidad floral

La densidad total de flores para toda la temporada fue similar en los sitios FS y FN pero menor en el sitio R (Figura 4.6). La densidad floral de todos los grupos de plantas estuvo bien representada en todos los sitios, excepto la de los árboles en el sitio R (solo algunos pocos individuos florecieron esporádicamente) (Figura 4.6). En FS y FN la densidad floral total fue similar en noviembre y diciembre, pero disminuyó notablemente en enero (Figura 4.6). Por el contrario, en el sitio R no varió considerablemente a lo largo de los meses (Figura 4.6). El período de floración de los árboles se limitó a noviembre y diciembre, mientras que muy pocos individuos florecieron en enero. La densidad floral de los otros grupos de plantas (herbáceas

exóticas, herbáceas nativas y arbustos nativos) no presentó un patrón temporal claro en ningún sitio (Figura 4.6).

#### *4.3.2. Patrones generales de densidad de visitantes florales*

En total, se realizaron 3858 censos de visitantes florales (lo que equivale a 643 horas de observación). La densidad total de visitantes florales para toda la temporada floral fue similar para los sitios FS y FN, mientras que fue menor en el sitio R (Figura 4.6). En los sitios FS y FN, todos los grupos de visitantes estuvieron bien representados, mientras que en el sitio R la densidad de abejorros exóticos fue muy baja. Considerando la respuesta por mes, en el sitio FS la densidad total de visitantes disminuyó durante la temporada de floración, mientras que aumentó en el sitio R (Figura 4.6). En contraste, la densidad total de visitantes en el sitio FN no mostró ninguno de estos patrones (Figura 4.6). En general y en todos los sitios, la densidad de visitantes florales no mostró un patrón temporal claro para ningún grupo (Figura 4.6).



**Figura 4.6.** Densidad floral según cada grupo de plantas para los principales meses de floración y para cada uno de los sitios estudiados (**panel superior**). Densidad de visitantes florales según grupos para los principales meses de floración y cada uno de los sitios estudiados (**panel inferior**). Abreviaturas de los sitios: FS (Foyel Sur), FN (Foyel Norte), R (Los Repollos).

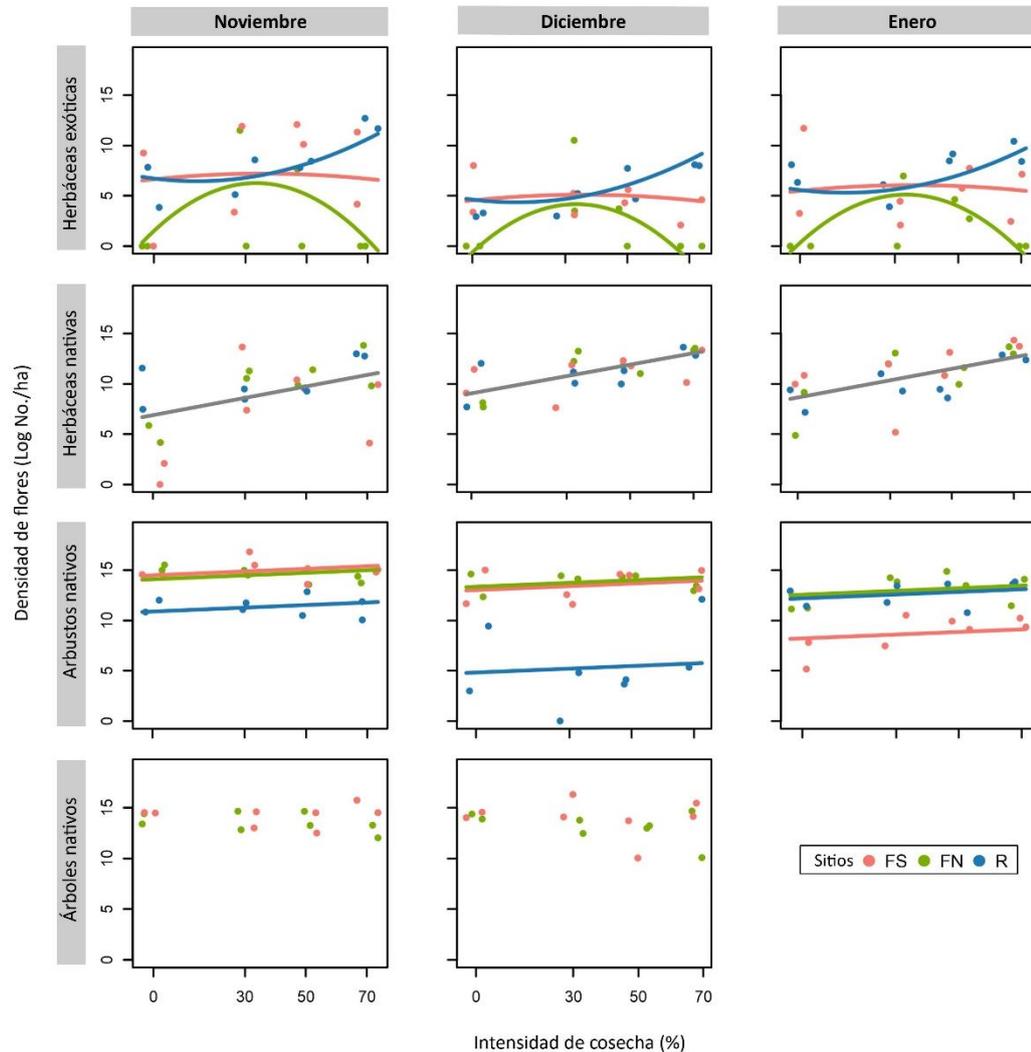
#### 4.3.3. Efectos de la intensidad de cosecha sobre la densidad floral

Los efectos de la IC sobre la densidad floral de las plantas nativas se pueden ordenar en un gradiente creciente de no respuesta de acuerdo con el hábito de crecimiento: herbáceas nativas, arbustos y árboles nativos. Para las herbáceas nativas, las variables de mayor importancia relativa fueron el mes y la IC (Cuadro 4.2), mientras que el efecto de la IC fue positivo, lineal e independiente del sitio y del mes (Figura 4.7, Cuadro 4.3). Para los arbustos nativos, las variables más importantes fueron el mes, el sitio y su interacción (Cuadro 4.2). El efecto de la IC fue lineal, positivo e independiente del sitio

y del mes, pero de menor magnitud que el impacto sobre las herbáceas nativas (Figura 4.7, Cuadro 4.3). En cambio, la IC no tuvo ningún efecto sobre la densidad floral de los árboles nativos (Figura 4.7, Cuadro 4.3). Para las herbáceas exóticas, el sitio explicó la mayor parte de la variación en la densidad floral (Cuadro 4.2) y el efecto de la IC dependió del sitio: fue prácticamente nulo en el sitio FS, máximo a niveles intermedios de cosecha en el sitio FN y exponencial en el sitio R (Figura 4.7, Cuadro 4.3).

Variable predictora	Grupos de plantas			
	Herbáceas exóticas	Herbáceas nativas	Arbustos nativos	Árboles nativos
M	0.81	<b>1.00</b>	<b>1.00</b>	0.31
S	<b>1.00</b>	0.36	<b>1.00</b>	0.44
IC	0.72	<b>0.95</b>	0.49	0.31
IC <sup>2</sup>	0.77	0.43	0.51	0.27
M:S		0.23	<b>1.00</b>	
M:IC		0.20		
M:IC <sup>2</sup>				
S:IC	0.52			
S:IC <sup>2</sup>	0.66			
M:S:IC				
M:S:IC <sup>2</sup>				

**Cuadro 4.2.** Influencia del mes (M), sitio (S), intensidad de cosecha (IC) e intensidad de cosecha al cuadrado (IC<sup>2</sup>) sobre la densidad floral de grupos de plantas (herbáceas exóticas, herbáceas nativas, arbustos y árboles nativos). Se muestra la importancia relativa de cada variable predictora del modelo en función del peso de Akaike de los modelos que incluyeron a dicha variable. Los valores de importancia relativa inferiores a 0,20 se eliminaron del cuadro para mayor claridad.



**Figura 4.7.** Efecto de la intensidad de cosecha (IC) sobre la densidad floral de grupos de plantas para los principales meses de floración y para cada sitio. Los puntos corresponden a los valores promedio y las curvas representan los valores predichos por los modelos de efectos mixtos. Las curvas están ausentes si IC no está incluido en el modelo mínimo adecuado seleccionado por AIC (Akaike Information Criteria). Si el mes está ausente en el modelo mínimo, se muestra una sola curva. La densidad floral de los árboles no fue relevante en el sitio R o en enero, por lo que fueron eliminados del análisis de datos. Abreviaturas de los sitios: FS (Foyel Sur), FN (Foyel Norte), R (Los Repollos).

Coeficientes	Grupos de plantas			
	Herbáceas exóticas	Herbáceas nativas	Arbustos nativos	Árboles nativos
Intercepto	<b>6.64 (1.25)</b>	<b>6.89 (0.65)</b>	<b>14.48 (0.61)</b>	<b>13.75 (0.29)</b>
FN	<b>-5.15 (1.73)</b>	-	-0.40 (0.78)	-
R	0.08 (1.70)	-	-3.60 (0.78)	-
D	<b>-2.10 (0.69)</b>	<b>2.16 (0.56)</b>	<b>-1.46 (0.78)</b>	-
E	-1.15 (0.69)	<b>1.75 (0.56)</b>	<b>-6.27 (0.78)</b>	-
IC	3.17 (7.68)	<b>5.70 (1.15)</b>	1.29 (0.71)	-
IC <sup>2</sup>	-4.45 (10.8)	-	-	-
FN:D	-	-	0.73 (1.10)	-
R:D	-	-	<b>-4.60 (1.10)</b>	-
FN:E	-	-	<b>4.74 (1.10)</b>	-
R:E	-	-	<b>7.58 (1.10)</b>	-
FN:IC	<b>25.31 (11.08)</b>	-	-	-
R:IC	-6.98 (10.89)	-	-	-
D:IC	-	-	-	-
E:IC	-	-	-	-
FN:IC <sup>2</sup>	<b>-38.04 (15.55)</b>	-	-	-
R:IC <sup>2</sup>	17.92 (14.82)	-	-	-
D:IC <sup>2</sup>	-	-	-	-
E:IC <sup>2</sup>	-	-	-	-
FN:D:IC	-	-	-	-
R:D:IC	-	-	-	-
FN:E:IC	-	-	-	-
R:E:IC	-	-	-	-
FN:D:IC <sup>2</sup>	-	-	-	-
R:D:IC <sup>2</sup>	-	-	-	-
FN:E:IC <sup>2</sup>	-	-	-	-
R:E:IC <sup>2</sup>	-	-	-	-
Interceptos aleatorios	1.25	1.14	3.49e-09	0.97
Varianza residual	5.66	3.72	2.45	0.88
AIC modelo mínimo adecuado	365.92	324.38	292.78	110.48
AIC modelo nulo	395.47	351.20	384.95	110.48
$\Delta$ AIC (nulo-minimo)	29.55	26.83	92.17	0.00

**Cuadro 4.3.** Influencia del mes (M), sitio (S), intensidad de cosecha (IC) e intensidad de cosecha al cuadrado (IC<sup>2</sup>) en la densidad floral (Log No./ha) de herbáceas exóticas, herbáceas nativas, arbustos nativos y árboles nativos. Se muestran los estimadores del modelo (y los errores estándar) del modelo con el AIC más bajo. Los estimadores del modelo cuyo valor son más del doble que los de su error estándar se muestran en

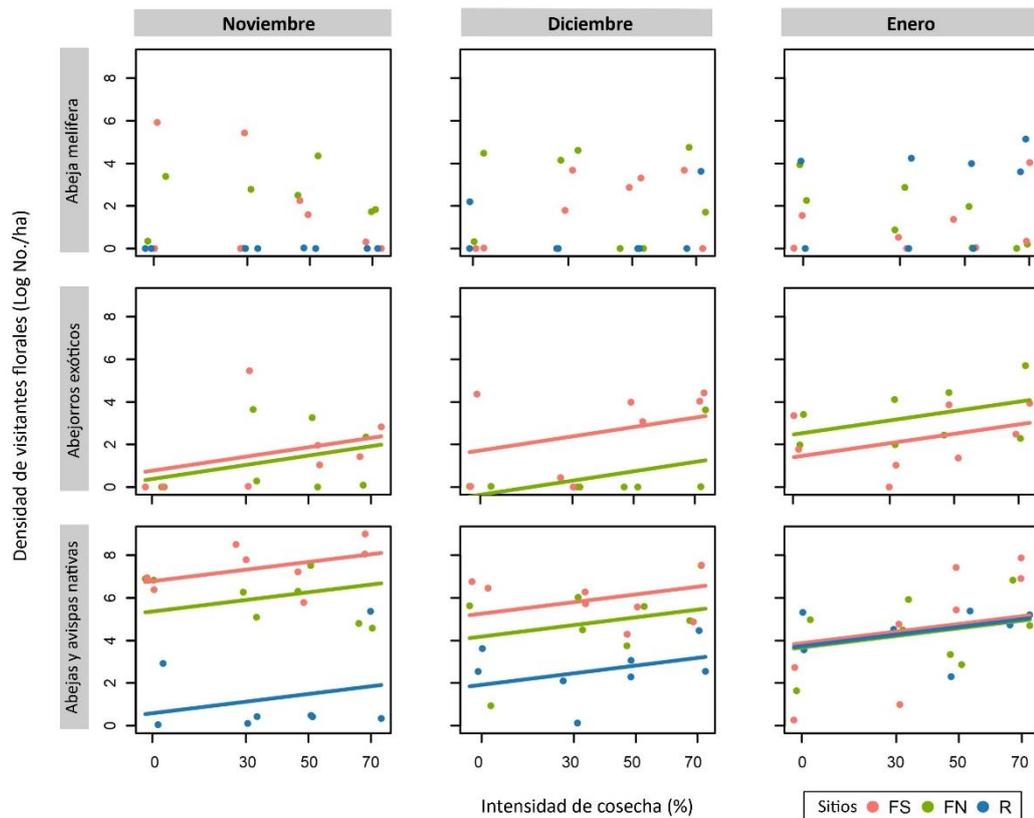
negrita. Se presentan los valores de AIC del modelo mínimo adecuado y del modelo nulo, así como su diferencia. Los estimadores son valores medios para efectos fijos y valores de varianza para efectos aleatorios. Abreviaturas: FN (Foyel Norte), R (Los Repollos), D (diciembre), E (enero).

#### *4.3.4. Efectos de la intensidad de cosecha en la densidad de visitantes florales*

La IC no tuvo efecto sobre la densidad de la abeja melífera, pero tuvo un efecto positivo sobre la densidad de abejorros exóticos y de abejas y avispas nativas. El efecto de la IC en ambos grupos fue lineal e independiente del sitio y del mes (Figura 4.8, Cuadro 4.5). Sin embargo, la variable que explicó mejor la densidad de abejorros exóticos fue el mes, mientras que para la densidad de abejas y avispas nativas fueron el mes, el sitio y su interacción (Cuadro 4.4). El sitio explicó la mayor parte de la variación de la densidad de la abeja melífera y la IC no se incluyó en el modelo de mejor ajuste (Figura 4.8, Cuadro 4.4 y 4.5).

Variable predictora	Visitantes florales						
	Abeja melífera	Abejorros exóticos	Abejas y avispas nativas	Sírfidos	Otras moscas	Escarabajos	Hormigas
M	0.20	<b>0.90</b>	<b>1.00</b>	<b>0.90</b>	<b>1.00</b>	<b>1.00</b>	<b>1.00</b>
S	0.40	0.75	<b>1.00</b>	0.60	<b>1.00</b>	<b>1.00</b>	0.88
IC	0.25	0.45	0.48	0.56	0.59	0.25	0.60
IC <sup>2</sup>	0.25	0.61	0.76	0.40	0.71	<b>1.00</b>	0.41
M:S		0.61	<b>1.00</b>	0.42		<b>0.99</b>	0.85
M:IC			0.20		0.23		
M:IC <sup>2</sup>			0.25		0.50	<b>0.97</b>	
S:IC					0.34		0.50
S:IC <sup>2</sup>					0.35	<b>0.97</b>	0.25
M:S:IC							
M:S:IC <sup>2</sup>						<b>0.97</b>	

**Cuadro 4.4.** Influencia de mes (M), sitio (S), intensidad de cosecha (IC) e intensidad de cosecha al cuadrado (IC<sup>2</sup>) sobre la densidad de visitantes florales (abeja melífera, abejorros exóticos, abejas y avispas nativas, sírfidos, otras moscas, escarabajos y hormigas). Se muestra la importancia relativa de cada variable predictora del modelo en función del peso de Akaike de los modelos que incluyeron a dicha variable. Los valores de importancia relativa inferiores a 0,20 se eliminaron del cuadro para mayor claridad.



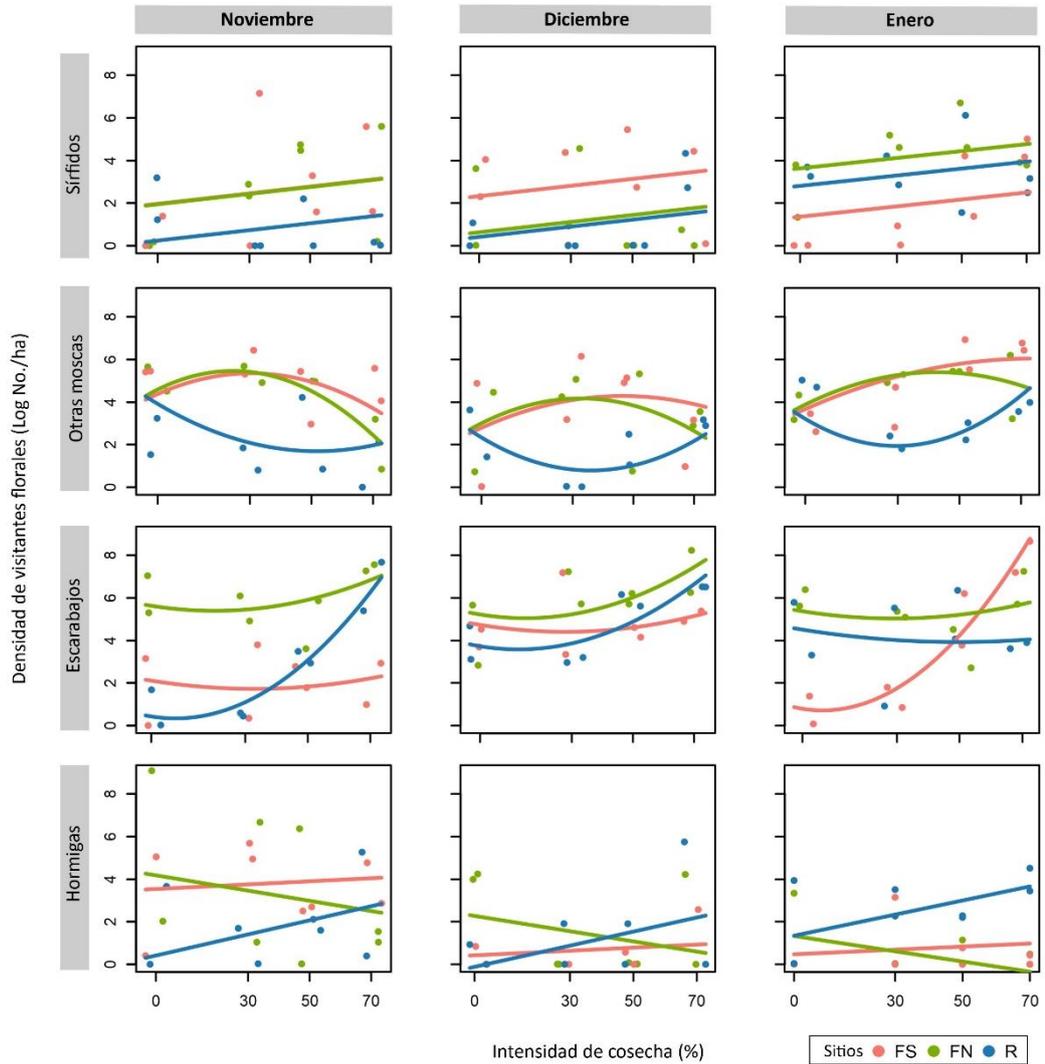
**Figura 4.8.** Efecto de la intensidad de cosecha (IC) sobre la densidad de la abeja melífera, abejorros exóticos y abejas y avispas nativas para los principales meses de floración y para cada sitio. Los puntos corresponden a los valores promedio y las curvas representan los valores predichos por modelos de efectos mixtos. Las curvas están ausentes si IC no está incluido en el modelo mínimo adecuado seleccionado mediante AIC (Akaike Information Criteria). La densidad de abejorros exóticos no fue relevante en el sitio R. Abreviaturas de los sitios: FS (Foyel Sur), FN (Foyel Norte), R (Los Repollos).

Coeficientes	Visitantes florales						
	Abeja melífera	Abejorros exóticos	Abejas y avispas nativas	Sírfidos	Otras moscas	Escarabajos	Hormigas
Intercepto	<b>1.59 (0.21)</b>	0.76 (0.59)	<b>6.79 (0.58)</b>	<b>1.97 (0.68)</b>	<b>4.38 (0.59)</b>	<b>2.11 (0.62)</b>	<b>3.54 (0.78)</b>
FN	-	-0.39 (0.70)	-1.43 (0.74)	-0.02 (0.86)	0.21 (0.71)	<b>3.52 (0.85)</b>	0.64 (1.22)
R	-	-	<b>-6.21 (0.74)</b>	-1.73 (0.86)	<b>-0.46 (0.71)</b>	-1.69 (0.84)	<b>-3.13 (0.96)</b>
D	-	0.95 (0.67)	<b>-1.53 (0.74)</b>	0.36 (0.86)	<b>-1.58 (0.54)</b>	<b>2.62 (0.81)</b>	<b>-3.12 (0.67)</b>
E	-	0.63 (0.67)	<b>-2.92 (0.74)</b>	-0.61 (0.86)	-0.71 (0.54)	-1.32 (0.81)	<b>-3.07 (0.70)</b>
IC	-	<b>2.21 (0.85)</b>	<b>1.81 (0.68)</b>	<b>1.63 (0.78)</b>	<b>6.42 (3.31)</b>	-2.35 (1.95)	0.72 (1.19)
IC <sup>2</sup>	-	-	-	-	<b>-10.55 (4.73)</b>	3.58 (3.47)	-
FN:D	-	-1.70 (0.94)	0.35 (1.05)	-1.67 (1.22)	-	-3.03 (1.15)	1.21 (1.26)
R:D	-	-	<b>2.86 (1.05)</b>	-0.19 (1.22)	-	0.68 (1.15)	<b>2.59 (0.93)</b>
FN:E	-	1.46 (0.94)	1.22 (1.05)	2.30 (1.22)	-	1.07 (1.15)	0.22 (1.11)
R:E	-	-	<b>6.07 (1.05)</b>	<b>3.18 (1.22)</b>	-	<b>5.41 (1.15)</b>	4.00 (0.86)
FN:IC	-	-	-	-	0.72 (4.68)	-	-3.12 (1.63)
R:IC	-	-	-	-	<b>-15.02 (4.68)</b>	-	2.59 (1.77)
D:IC	-	-	-	-	-	-	-
E:IC	-	-	-	-	-	-	-
FN:IC <sup>2</sup>	-	-	-	-	-4.05 (6.51)	2.47 (3.07)	-
R:IC <sup>2</sup>	-	-	-	-	<b>18.86 (6.51)</b>	<b>11.70 (3.11)</b>	-
D:IC <sup>2</sup>	-	-	-	-	3.65 (1.94)	0.63 (2.91)	-
E:IC <sup>2</sup>	-	-	-	-	<b>6.22 (1.94)</b>	<b>14.93 (2.91)</b>	-
FN:D:IC	-	-	-	-	-	-	-
R:D:IC	-	-	-	-	-	-	-
FN:E:IC	-	-	-	-	-	-	-
R:E:IC	-	-	-	-	-	-	-
FN:D:IC <sup>2</sup>	-	-	-	-	-	1.46 (4.11)	-
R:D:IC <sup>2</sup>	-	-	-	-	-	-6.59 (4.11)	-
FN:E:IC <sup>2</sup>	-	-	-	-	-	<b>-16.71 (4.11)</b>	-
R:E:IC <sup>2</sup>	-	-	-	-	-	<b>-27.83 (4.11)</b>	-
Interceptos aleatorios	3.95e-9	0.18	5.97e-10	3.24e-09	1.92e-10	0.14	0.64
Varianza residual	3.29	1.78	2.21	2.61	1.56	1.17	NE (*)
AIC modelo mínimo adecuado	296.1	186.22	285.46	306.38	266.16	264.63	289.95
AIC modelo nulo	296.1	197.03	332.81	315.45	298.67	317.34	316.26
ΔAIC (nulo-mínimo)	0.00	10.81	47.34	9.07	32.51	52.72	26.31

**Cuadro 4.5.** Influencia de mes (M), sitio (S), intensidad de cosecha (IC) e intensidad de cosecha al cuadrado (IC<sup>2</sup>) en la densidad (Log No./ha) de la abeja melífera, abejorros exóticos, abejas y avispas nativas, sírfidos, otras moscas, escarabajos y hormigas. Se muestran los estimadores (y los errores estándar) del modelo con el menor valor de AIC. Los estimadores del modelo cuyo valor son más del doble que los de su error estándar se

muestran en negrita. Se presentan los valores AIC del modelo mínimo adecuado y del modelo nulo, así como su diferencia. Las estimaciones son valores medios para efectos fijos y valores de varianza para efectos aleatorios. Abreviaturas: FN (Foyel Norte), R (Los Repollos), D (diciembre), E (enero), NE (no evaluado). (\*) para el modelo de hormigas, la varianza residual se modeló por mes y sitio.

La IC tuvo un efecto positivo y consistente sobre la densidad de sírfidos, pero dependió del sitio o del mes en el caso de la densidad de otras moscas, escarabajos y hormigas (Figura 4.9, Cuadro 4.5). La mayor parte de la variación de la densidad de sírfidos fue explicada por el mes, y el efecto de la IC fue positivo y lineal (Figura 4.9, Cuadro 4.4 y 4.5). La densidad de otras moscas y escarabajos fue explicada principalmente por el mes y el sitio (incluida su interacción), mientras que para las hormigas fue solo por el mes (Cuadro 4.4). Para la densidad de escarabajos, la  $IC^2$  y su interacción doble y triple con el mes y el sitio también fueron las variables más importantes (Cuadro 4.4). El efecto de la IC sobre la densidad de otras moscas y escarabajos dependió del mes, mientras que para las hormigas dependió del sitio (Figura 4.9, Cuadro 4.5).



**Figura 4.9.** Efecto de la intensidad de cosecha (IC) sobre la densidad de sírfidos, otras moscas, escarabajos y hormigas para los principales meses de floración y para cada sitio. Los puntos corresponden a los valores promedio y las curvas representan los valores predichos por los modelos de efectos mixtos. Abreviaturas de los sitios: FS (Foyel Sur), FN (Foyel Norte), R (Los Repollos).

#### 4.4. Discusión

Nuestros resultados mostraron que la IC tuvo un efecto positivo consistente en la densidad floral de herbáceas nativas y arbustos nativos, pero un efecto variable en la densidad floral de plantas exóticas. En general, la IC también mejoró la densidad de visitantes florales tanto nativos como exóticos. Como se esperaba, la estacionalidad fue una variable importante ya que explicó gran parte de la variación de las densidades de flores y de visitantes florales. Sin embargo, la IC fue independiente de la estacionalidad en la mayoría de los casos. Particularmente, el efecto sobre abejorros exóticos, abejas y avispa nativas y sírfidos fue positivo independientemente de la temporada de floración y el sitio.

La respuesta de la densidad floral nativa a la IC se puede ordenar de acuerdo con el hábito de la planta, desde muy fuerte en el caso de las herbáceas, a intermedio en los arbustos y hasta ausente (es decir, sin efecto) en los árboles. La respuesta más conspicua por parte de las herbáceas nativas se debe al hecho de que la mayoría de estas especies están limitadas por la luz en los bosques debido al estrato que ocupan (Whigham 2004). Los arbustos, por otro lado, están menos limitados por este factor, aunque la floración de algunas especies más pequeñas como *Gaultheria mucronata* probablemente se beneficie de los espacios generados (Agüero, observación personal). El efecto de la IC sobre la densidad floral de los árboles puede ser nulo si los individuos en pie aumentan el número de flores (Herrerías-Diego et al. 2006). El efecto sobre las herbáceas exóticas dependió del sitio, lo que puede estar relacionado con la historia de uso de cada uno de los tres sitios estudiados. La respuesta más sustancial se encontró en el sitio R, el cual tiene un fuerte historial de disturbios. Entre ellos se destaca la presencia de ganado, el cual podría facilitar la dispersión de semillas (Whigham 2004). Analizando los

resultados de los dos primeros años de nuestro experimento (es decir, un análisis a corto plazo), Coulin et al. (2019) encontraron que el impacto de la IC en la densidad floral total (considerando todos los grupos) fue variable y dependiente del sitio y del año. Sin embargo, en un estudio a largo plazo realizado (8-9 años después del disturbio) en bosques boreales, la tala aumentó consistentemente la abundancia floral total (Pengelly y Cartar 2010). Otros estudios también encontraron un impacto positivo de la cosecha de leña en la abundancia de plantas con flores (Romey et al. 2007) y en la cobertura de flores (Korpela et al. 2015).

La IC tuvo un efecto positivo en la densidad de la mayoría de los grupos de visitantes florales, lo que coincide con un aumento en la densidad floral nativa. Otros estudios encontraron que la tala promovió la abundancia de abejas nativas (Romey et al. 2007), abejorros (Pengelly y Cartar 2010) y mariposas (Korpela et al. 2015), como un efecto asociado al aumento en los recursos florales. Es difícil comparar con otros grupos de visitantes florales debido a la falta de estudios experimentales; pero en pastizales la actividad de los escarabajos, abejorros y moscas de la familia Muscidae se relacionó positivamente con la densidad de las flores (Hegland y Boeke 2006). La abeja melífera no respondió a la IC, probablemente porque sus obreras visitaron flores de especies herbáceas, pero también de especies leñosas (árboles y arbustos) como *Embothrium coccineum* y *Diostea juncea*, que tuvieron una respuesta nula o baja a la IC.

Tales respuestas positivas de los visitantes florales se relacionan más a la prevalencia de interacciones generalistas que a los complejos invasores ya que la densidad floral de las plantas nativas, especialmente la de herbáceas, también se incrementó consistentemente. *Bombus terrestris* (la especie de abejorro exótico más abundante actualmente en el área de estudio, Coulin et al. 2019), se considera una especie super-generalista (Aizen et al. 2014). Esto explica por qué su densidad aumentó

incluso cuando la densidad de flores exóticas no lo hizo. Morales y Aizen (2002) también encontraron que *B. ruderatus* (la otra especie de abejorro exótico en la zona) visitaba indistintamente plantas exóticas y nativas. *Bombus terrestris* es un abejorro de “lengua corta” mientras que *B. ruderatus* es de “lengua larga”, por lo que la primera especie es considerada aún más poliléctica (Goulson y Hanley 2004). Los halíctidos, las abejas nativas más comunes en los sitios estudiados, también hacen uso de varias especies de plantas (González-Vaquero y Roig-Alsina 2019). A su vez, los sírfidos tuvieron una respuesta positiva y consistente a la IC y se consideran generalistas (Lucas et al. 2018). En suma, estos tres grupos están bien representados por especies generalistas capaces de aprovechar el aumento de la disponibilidad de recursos florales en su totalidad.

La estacionalidad (es decir, el mes muestreado) explicó la mayor parte de la variación en la densidad floral de herbáceas nativas y arbustos nativos. Sin embargo, el efecto de la IC fue generalmente independiente de dicha variable. Esto se contrapone a los resultados del único otro estudio que incluyó la estacionalidad (Galbraith et al. 2019), el cual demostró que el efecto de la práctica denominada “salvage logging” (remoción de árboles luego de un disturbio como ser incendios) sobre la densidad de plantas con flores fue mayor durante la segunda mitad de la temporada. Sin embargo, es necesario tener en cuenta que esta respuesta es el resultado de dos tipos de disturbios, la cual puede ser distinta a los efectos individuales de cada uno.

Por otro lado, en nuestra área de estudio, las densidades de abejorros exóticos, abejas y avispas nativas y sírfidos mostraron estar estrechamente relacionada con la estacionalidad. Por ejemplo, la abundancia de halíctidos aumenta después de la primavera, cuando emergen los machos y las hembras empiezan a producir nidos (González Vaquero, observación personal). Los abejorros también presentan un patrón

temporal claro relacionado con el establecimiento y crecimiento de colonias (Michener 2007). A pesar de esto, solo se encontró una interacción entre la estacionalidad y la IC solo en el caso de la densidad de otras moscas y escarabajos. Es probable que esto esté relacionado con el recambio de especies a lo largo de la temporada y/o con las condiciones de hábitat que requieren. No se encontró ningún patrón estacional en la densidad floral de herbáceas exóticas que pudiera vincularse con la densidad de las abejas invasoras. En cambio, se encontró un patrón para la densidad floral de árboles nativos. La predominante independencia de la IC de la estacionalidad es un resultado relevante, teniendo en cuenta el claro patrón en la floración de los árboles más la importancia de la estacionalidad para explicar la variación en la densidad floral como la densidad de visitantes florales.

El abordaje experimental mostró que la IC aumentó la densidad de ambos componentes de las interacciones planta-polinizador, al menos hasta un 70% de remoción de biomasa. Los resultados positivos no se limitan a estos grupos, ya que la IC también ha demostrado ser beneficiosa para la diversidad de herbívoros (Nacif et al. 2020), la diversidad taxonómica y funcional de plantas (Chillo et al. 2020) y la riqueza de hongos (Carron et al. 2020). Sin embargo, debido a que la IC también promovió la densidad de abejorros exóticos, estudios futuros deberían determinar en qué medida este tipo de prácticas puede favorecer su invasión (es decir, determinar si conducen a un aumento en el reclutamiento de colonias) y, por lo tanto, modificar el resultado de los impactos debido a su denso-dependencia (capítulo 2 y 3).

#### **4.5. Conclusiones**

En general, la intensidad de la cosecha como práctica de manejo mejoró la densidad floral pero no promovió los complejos invasores. En cambio, promovió la densidad de varios visitantes florales nativos y exóticos a través de un aumento en la densidad floral nativa. Los resultados de este capítulo apoyan la idea de que los disturbios pueden promover la densidad de abejorros exóticos. Sin embargo, también demuestran que esta respuesta no depende, al menos exclusivamente, de un incremento del recurso floral exótico como se hipotetizaba. A su vez, los resultados apoyan la idea planteada en el capítulo 2 y evaluada en el capítulo 3 sobre la disponibilidad de recursos como regulador del comportamiento de las abejas invasoras, aunque en este caso el grupo que respondió al disturbio en cuestión fueron los abejorros exóticos.

## **Capítulo 5. Conclusiones generales**

## 5.1. Resumen de los principales resultados

A lo largo de esta tesis se evaluaron aspectos conceptuales y experimentales vinculados a la presencia de abejas invasoras, sus efectos potenciales y su respuesta a distintos esquemas de manejo en matorrales norpatagónicos. Se identificaron los potenciales impactos y mecanismos asociados a la presencia de la abeja melífera (capítulo 2). Seguidamente, se evaluó el rol tres especies de abejas invasoras en tres especies vegetales del matorral (capítulo 3). Finalmente, se determinó el efecto de distintos esquemas de manejo sobre los recursos florales, las abejas invasoras y diversos grupos de visitantes florales (capítulo 4).

En relación a las preguntas del objetivo 1, en el capítulo 2 se identificó una variedad de impactos positivos y negativos provocados por la abeja melífera. Los impactos en visitantes florales se deben principalmente a la competencia por recursos y a la transmisión de parásitos y patógenos. En plantas, se deben al incremento en el robo de polen y/o néctar, al incremento en la abundancia del pool de polinizadores y a la promoción de la geitonogamia. Dichos impactos no están determinados necesariamente por el estatus de la abeja melífera (nativa o exótica), sino que dependen de su densidad y el contexto ecológico (disponibilidad de recursos, comunidad de polinizadores silvestres).

En relación al objetivo 2, en el capítulo 3 se demostró que las abejas invasoras pueden ser los visitantes más frecuentes de plantas del matorral norpatagónico. La diversidad del parche floral jugó un rol importante en el comportamiento de visitantes florales nativos y/o exóticos, lo que respalda la idea planteada en el capítulo 2 sobre la disponibilidad de recursos como factor regulador. De manera contraria a la hipótesis planteada, no se encontró ninguna asociación negativa entre la tasa de visita de las

abejas invasoras y de polinizadores nativos. Se encontró que la abeja melífera puede incrementar la deposición del polen conespecífico de *O. valdiviensis*. También se registró una relación negativa entre su tasa de visita y el polen heteroespecífico para la especie *C. vulgare*. No se encontró evidencia de que las especies de abejas invasoras comprometieran el éxito reproductivo de ninguna de las especies vegetales.

En base al objetivo 3, en el capítulo 4 se demostró que los efectos de la IC sobre la densidad floral de las plantas nativas se pueden ordenar en un gradiente creciente de no respuesta de acuerdo con el hábito de crecimiento. El efecto sobre la densidad floral de herbáceas exóticas dependió del sitio. La intensidad de cosecha incrementó las densidades de abejorros exóticos, de abejas y de avispas nativas y de sírfidos; mientras que no tuvo efecto en la abeja melífera. Los efectos en el resto de los grupos de visitantes (otras moscas, escarabajos y hormigas) dependieron del sitio y de la estacionalidad. Finalmente, no se encontró una interacción fuerte entre la temporada floral (mes) y la intensidad de cosecha.

## **5.2. Aportes en el contexto del estado del conocimiento general**

La presente tesis representa un aporte valioso para el estudio de especies de abejas invasoras, de las interacciones mutualistas de la polinización y de la ecología de disturbios mediante la obtención de resultados vinculados a hipótesis ampliamente analizadas como también aquellas que han sido poco exploradas. En este sentido, el análisis elaborado en el capítulo 2 permitió distinguir entre dichas hipótesis. Particularmente en dicho capítulo se concluyó que el impacto de las abejas invasoras (analizado para *Apis mellifera*) está principalmente vinculado a sus niveles de densidad que a su estatus, ya que es el incremento en la densidad lo que conlleva una

monopolización de las visitas a flores de plantas silvestres. Esta hipótesis sobre la dominancia de visitas para dos grupos de abejas invasoras fue analizada posteriormente en el capítulo 3, mientras que en el capítulo 4 se evaluó un disturbio como potencial factor determinante de la densidad de ambos grupos estudiados.

La controversia en torno a las abejas invasoras, principalmente la abeja melífera, se debe a que los impactos en un determinado ecosistema pueden ser positivos y/o negativos (capítulo 2), aspecto analizado particularmente para matorrales norpatagónicos en el capítulo 3. Específicamente, los efectos en la calidad del polen vinculados han sido muy poco estudiados (capítulo 2), aspecto también evaluado en el capítulo 3. En este último capítulo también se ha abordado la hipótesis de que las abejas invasoras pueden contribuir a la polinización de especies silvestres, incluso cuando existe un declive de sus polinizadores nativos (capítulo 2). También se ha hipotetizado que las abejas invasoras pueden interactuar más fuertemente con especies vegetales exóticas que nativas, lo cual puede favorecer su establecimiento (capítulo 2 y 3), hipótesis que luego ha sido analizada en los capítulo 3 y 4. En este último capítulo, también se evaluó experimentalmente la hipótesis que postula que los disturbios antrópicos pueden provocar cambios en variables ecológicas capaces de favorecer la expansión de abejas invasoras (capítulo 2), mediante modificaciones en la disponibilidad de recursos exóticos. En general, la respuesta a disturbios vinculados a manejos forestales se ha enfocado en la variación general del recurso floral y en el orden de los himenópteros, por lo que se desconoce los efectos diferenciales en grupos específicos de plantas y en otros grupos de visitantes florales que no sean únicamente abejas, aspecto también analizado en el capítulo 4.

En las últimas décadas, el creciente número de publicaciones con respecto a los impactos de la abeja melífera refleja el creciente interés de la comunidad científica por

esta temática. Por ello, es posible encontrar otras revisiones sobre los impactos vinculados a las abejas invasoras. Sin embargo, el foco de la revisión que se llevó a cabo está puesto en una especie puntual y en los mecanismos que subyacen a dichos impactos como también en los factores que pueden determinar dichas respuestas. La utilización de dichos mecanismos para explicar los resultados obtenidos en el resto de los estudios de la presente tesis, demuestra la utilidad de este tipo de revisiones para explicar potenciales respuestas y patrones. A su vez, se ha podido diferenciar aquellos impactos con una considerable evidencia científica, temas muy estudiados, es decir, discutidos en un gran número de trabajos específicos (competencia por recursos, transmisión de parásitos y patógenos, robo de polen y/o néctar, incremento del pool de polinizadores, incremento de la geitonogamia), de aquellos que han sido poco explorados (consecuencias evolutivas, incremento en la deposición de polen heteroespecífico) y de aquellos cuya ocurrencia es baja (competencia por interferencia). Por otro lado, se observa un avance en la identificación puntual de los impactos, pero no en la misma medida en la determinación de las variables ambientales y ecológicas que modulan dichas respuestas. Un factor regulador importante podría ser la densidad específica en cada sitio, que determina la existencia de impactos incluso en ecosistemas donde la especie es autóctona. Trabajos más actuales también se han enfocado en determinar dichos factores y variables como la composición y disponibilidad del recurso floral en el espacio y en el tiempo, que ya han demostrado ser relevantes en paisajes agrícolas (Magrach et al. 2017). Este nuevo abordaje es oportuno dado que es probable que los impactos identificados sean más frecuentes a futuro dada la promoción de la abeja melífera como animal benéfico (FAO 2018) y las perspectivas de modificaciones del hábitat como resultado del cambio en el uso del suelo (Winfrey et al. 2009).

Las abejas invasoras pueden integrarse fácilmente como visitantes florales, e incluso dominar el número de visitas y los resultados de esta tesis respaldan esta afirmación. Esta monopolización de las visitas ocurrió tanto en especies de plantas nativas (*M. spinosa*) como exóticas (*C. vulgare*). Ambos grupos de abejas invasoras, la abeja melífera y los abejorros, comparten rasgos que garantizan su rápida expansión como ser especies sociales y poliléticas. Sin embargo, esto no significa que estrictamente utilicen las mismas especies al momento de forrajear dentro de una misma comunidad, tal como demuestra el caso de *O. valdiviensis* (capítulo 3), especie visitada principalmente por la abeja melífera y con escasas visitas de abejorros exóticos. En la región, Morales et al. (2002) también demostraron que el pool de especies usadas por la abeja melífera no necesariamente se superpone con el de *B. ruderatus* cuando ambas coexisten (cabe destacarse que, en el momento de estudio, *B. terrestris* no se encontraba en el área de estudio). Determinar este nivel de segregación es particularmente importante al momento de predecir los impactos asociados a la co-existencia de más de una especie de abeja invasora.

La observación de impactos negativos ha impulsado su estudio y el consecuente crecimiento del conocimiento en esta área, pero las respuestas encontradas han sido diversas. Nuestros resultados parciales en cuanto al número de especies de plantas estudiadas demuestran que los impactos se asocian más a un incremento del pool de polinizadores como hemos definido en el segundo capítulo de la tesis. En este sentido, los resultados del capítulo 3 sugieren que la abeja melífera contribuiría a la polinización de la especie *O. valdiviensis*. Considerando el caso de *Mutisia spinosa*, también es correcto hipotetizar que las abejas invasoras reemplazan en su rol a los polinizadores nativos de esta especie; aunque es necesario tener en cuenta que se desconocen los valores de éxito reproductivo previos a la introducción de las abejas invasoras. Esto

imposibilita realizar una comparación en cuanto a la eficacia entre polinizadores nativos y exóticos. Este reemplazo en la función de polinización puede considerarse valioso en situaciones donde otros factores como la fragmentación del hábitat han conducido a la reducción del pool de polinizadores (Dick 2001). Sin embargo, el caso de *M. spinosa* representa un caso especial ya que *B. terrestris* pudo haber contribuido al declive de *B. dahlbomi* (polinizador nativo) y que actualmente reemplaza como polinizador de esta enredadera nativa. La transmisión de un parásito nuevo para la Patagonia (*Apicystis bombi*) del abejorro exótico al abejorro nativo *B. dahlbomii* (Arbetman 2013) podría ser una de las causas de la disminución de las poblaciones de *B. dahlbomi*. Para la especie vegetal exótica *C. vulgare*, las abejas invasoras dominaron las visitas y, si bien no se encontró una relación positiva entre la tasa de visita y la deposición de polen conespecífico, esta especie tuvo un número alto de granos de polen conespecífico depositados como también un éxito reproductivo alto. Por otro lado, la polinización de plantas exóticas por abejas invasoras ha sido previamente documentada y se incluyen nuestros resultados en esta línea (*C. vulgare*, capítulo 3) (Mu et al. 2004, Stout et al. 2002). Los resultados del capítulo 3 no sugieren que las abejas invasoras comprometan la reproducción de las especies estudiadas, al menos en las densidades con que se ha trabajado. Sin embargo, esto no significa que efectos adversos puedan ocurrir a futuro si dichos niveles varían. Por ejemplo, Sáez et al. (2014) demostraron que *B. terrestris* es un buen polinizador de la frambuesa (*Rubus idaeus*). Sin embargo, en sitios donde su tasa de visita era extremadamente alta (300 visitas/flor.día), esto conducía a daños en los estilos, que se reflejaban en una reducción de hasta 30% en el número de drupas por fruto comparado a sitios donde la tasa de visita era menor. Por lo tanto, al evaluar como las abejas invasoras influyen en el servicio de polinización, se deben evaluar los efectos cascada en el declive de polinizadores nativos, como ser el caso de *B. dahlbomii* en la

Patagonia (Bascompte et al. 2003, 2006, Vázquez y Aizen 2004, Pauw 2007). Las especies generalistas están vinculadas con una gran diversidad de plantas, entre las cuales se encuentran especies especialistas como resultado del atributo asimétrico de las interacciones especialistas de las redes planta-polinizador. Frente a esto, el declive de este tipo de polinizadores puede provocar una cadena de efectos vinculados a una reducción del servicio que brindan.

La hipótesis más aceptada actualmente es que las abejas invasoras incrementarían el depósito de polen heteroespecífico en los estigmas de las distintas especies debido a su alto nivel de generalismo. Sin embargo, los resultados de esta tesis no apoyan esta idea para el caso de la abeja melífera. En el capítulo 3 se encontró una relación negativa entre la tasa de visita de la abeja melífera y la deposición de polen heteroespecífico en la especie *C. vulgare*. Si esta relación negativa representa una generalidad, es probable que sea solo para la abeja melífera, ya que el número de granos de polen heteroespecífico fue alto para las especies visitadas mayoritariamente por abejorros exóticos (*C. vulgare* y *M. spinosa*). Frente a esto, una posibilidad es que los abejorros exóticos si contribuyan a una mayor deposición de polen heteroespecífico al presentar una menor constancia floral.

El interés por el manejo sustentable de los ecosistemas forestales comenzó a crecer notoriamente en las últimas décadas (Foster et al. 1996, Liira et al. 2007). A pesar de esto, la presente tesis incluye el primer experimento en el que se evaluó el efecto de distintas alternativas de manejo sobre atributos de diversos grupos de plantas y de visitantes florales. Los trabajos previos han sido muy valiosos en poder comprender la respuesta general del recurso floral (Romey et al. 2007, Pengelly y Cartar 2010, Korpela et al. 2015), pero las respuestas específicas a escala de comunidad no habían sido previamente establecidas en ecosistemas forestales. A modo de generalización, la

intensidad de disturbio tiende a incrementar el recurso floral y nuestros resultados están incluidos en esta línea. Sin embargo, se ha podido demostrar localmente que esta respuesta esta mediada principalmente por algunos grupos específicos de plantas nativas, que pueden ser diferenciados por su hábito de crecimiento. Este resultado también es interesante debido a que según la teoría de la fluctuación en la disponibilidad de recursos como determinante de la invasibilidad (Davis et al. 2000), se esperaba que las herbáceas exóticas fueran las que más respondieran a la intensidad de manejo. Teniendo en cuenta el modelo propuesto por Dietz y Edwards (2006) y la historia de uso de los sitios estudiados, se ha sugerido en el capítulo 4 que esta falta de respuesta consistente se deba a una baja presión de propágulos, que es otro factor relevante además de las características del hábitat.

Otro aspecto valioso de nuestros hallazgos es que encontramos un efecto positivo de la intensidad de manejo sobre la densidad de distintos grupos de visitantes, exóticos y nativos; algunos no incluidos en estudios previos. Los resultados vinculados a sírfidos u otras moscas son totalmente novedosos, ya que los trabajos previos que evaluaron los efectos de la tala estaban enfocados en abejas y, en menor medida, mariposas (Romey et al. 2007, Pengelly y Cartar 2010, Korpela et al. 2015). La respuesta positiva de una diversidad de grupos puede ser explicada por el aspecto generalista de las interacciones planta-polinizador más que a la existencia de complejos invasores. Vázquez y Simberloff (2002), trabajando en otra área de los bosques norpartagónicos, pusieron a prueba la hipótesis de “especialización-disturbios”, la cual propone que las especies generalistas responden de mejor manera a los disturbios que las especialistas; y en base a un estudio observacional la rechazaron. Sin embargo, en ese estudio el disturbio en cuestión evaluado era la presencia de ganado. En cambio, el estudio del capítulo 4 fue experimental y se evaluaron respuestas en un plazo más corto

a otro tipo de disturbio; el cual afecta de manera directa a las especies leñosas principalmente. Además, hay que tener en cuenta que es poco probable que la comunidad de visitantes florales, a nivel de sitio, se vea afectada por los tratamientos aplicados a las parcelas ya que existen polinizadores que pueden moverse libremente de una parcela a otra. Teniendo en cuenta estas particularidades y limitaciones del estudio realizado, los resultados de esta tesis si apoyan dicha hipótesis, si se tiene en consideración que los grupos de visitantes florales que respondieron más fuertemente son considerados generalistas: abejorros exóticos, abejas y avispa nativas (representadas principalmente por abejas de la familia Halictidae) y sírfidos.

Con relación a las abejas invasoras, una respuesta positiva a disturbios ya había sido propuesta en otros trabajos, principalmente mediada por la formación de complejos invasores (Morales y Aizen 2002, Traveset et al. 2013). Sin embargo, se ha demostrado que dicho aumento no necesariamente está mediado por esta interacción. Esto no significa que la asociación positiva entre pares de especies exóticas no exista. Por ejemplo, nuestros resultados del capítulo 3 muestran que las abejas invasoras son los principales visitantes del cardo exótico *C. vulgare*. Los resultados de Morales et al. (2002) también apoyan esta idea, ya que *B. ruderatus* no presentó una preferencia de visitas por especies exóticas en sitios disturbados. La especie *B. terrestris* (capítulo 4), que es la más abundante en los sitios estudiados, posee un mayor nivel de generalismo que *B. ruderatus* debido a una menor longitud de la lengua (específicamente en relación al espacio malar). Esto demuestra que los disturbios pueden tener un efecto positivo en determinados grupos de abejas invasoras, pero que dicho efecto está mediado por las consecuencias en la disponibilidad de recursos florales en su totalidad al tratarse de especies poliléticas.

### 5.3. Implicancias locales para el manejo de matorrales

En base a los niveles actuales de actividad humana, resulta imposible que los ecosistemas no sufran cambios profundos. Es en este contexto que el manejo adecuado de los mismos debe cumplir con dos aspectos básicos: promover su sustentabilidad a largo plazo y garantizar la provisión de bienes y servicios a la sociedad (Chapin et al. 2011). Bajo el marco del manejo sustentable, se han realizado diversos trabajos para evaluar los efectos de la intensidad de cosecha en matorrales norpatagónicos. Los resultados de esta tesis, aportan datos complementarios utilizando el mismo diseño experimental del capítulo 4. Goldenberg et al. (2020a) estudiaron como se vincula el manejo de los matorrales con la provisión de leña y demostraron que la intensidad de cosecha promovió de manera consistente la tasa de crecimiento de rebrotes de tres especies leñosas; en dos de los tres sitios estudiados (FN y FS) (Figura 5.1, Cuadro 5.1). Oddi et al. (2019) evaluaron la oferta energética del residuo forestal, estimada mediante el estudio de los parámetros físico-químicos de interés energético de los distintos tipos de madera. Sus resultados muestran que la oferta energética se maximiza a niveles altos de cosecha para los sitios FS y FN y medios para el sitio R (Oddi et al. 2019) (Figura 5.1, Cuadro 5.1).

Otros estudios realizados hasta el momento, como esta tesis, proveen información sobre los efectos en distintos grupos de seres vivos (plantas, herbívoros, hongos, visitantes florales) y/o sobre aspectos vinculados a la estabilidad de los matorrales, como el riesgo de incendios y la protección del suelo (Cuadro 5.1). Los resultados de Coulin et al. (2019) ya fueron discutidos en el capítulo 4 y se complementan con los resultados de la presente tesis. Goldenberg et al. (2020b) demostraron que la diversidad de plantas fue máxima a intensidades de cosecha altas en

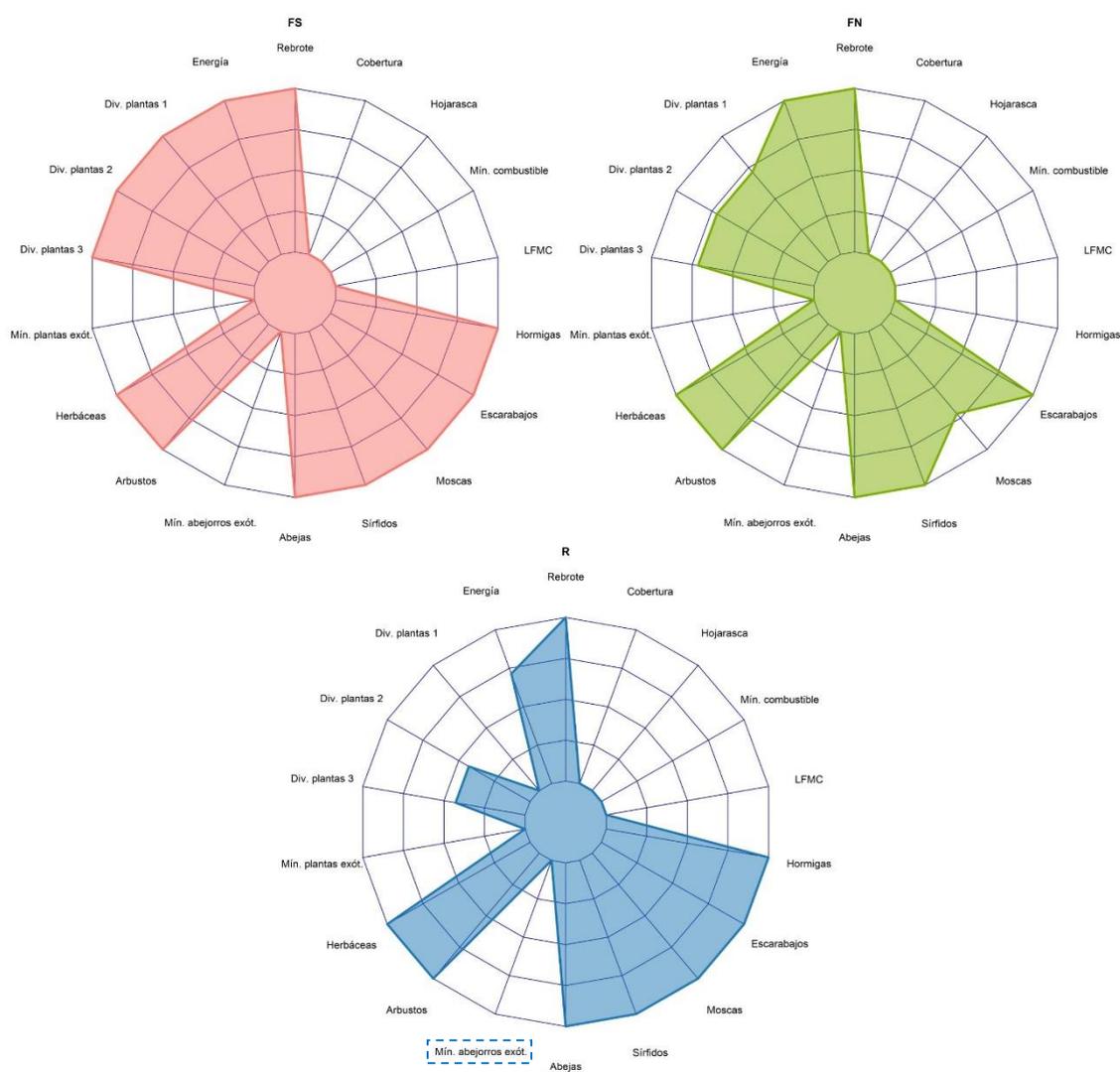
el sitio FS, a IC intermedias en el sitio FN y cuando no había remoción de biomasa en el sitio R (Figura 5.1, Cuadro 5.1). Chillo et al. (2020) encontraron una respuesta similar ya que la diversidad taxonómica y funcional de plantas fue máxima a IC altas en el sitio FS, a IC medias en el sitio FN y a IC bajas en el sitio R (Figura 5.1, Cuadro 5.1). Mientras que Nacif et al. (2020) encontraron que la diversidad, equitatividad y riqueza (número de gremios) de artrópodos herbívoros fueron máximas a IC intermedias de cosecha para el sitio FS (Cuadro 5.1). Para el mismo sitio, Carron et al. (2020) concluyeron que la riqueza de hongos (OTUs) fue máxima a IC bajas en parcelas no implantadas con especies nativas (Cuadro 5.1).

Con relación a los efectos sobre los riesgos de incendios y la protección de los suelos, Goldenberg et al. (2020b) encontraron que la intensidad de cosecha podría reducir el riesgo de incendios ya que se asoció negativamente con la cantidad de combustible disponible ( $\text{m}^2/\text{ha}$ ). Sin embargo, podría incrementarlo al reducir el contenido de humedad del material disponible (% LFMC) proveniente de *N. antarctica* (Figura 5.1, Cuadro 5.1). Con relación a la protección del suelo, estos autores reportan que la intensidad de cosecha se relacionó negativamente con dos variables positivamente asociadas a la protección: porcentaje de hojarasca (%) y cobertura aérea del suelo (%) (Goldenberg et al. 2020b) (Figura 5.1, Cuadro 5.1).

Categoría de variable	Variable	Foyel Sur (FS)	Foyel Norte (FN)	Los Repollos (R)	Referencia
Producción leñera	Tasa de rebrote (m <sup>3</sup> /ha.año)	Alta	Alta	Alta	Goldenberg et al. 2020a
	Oferta energética (GJ/ha)	Alta	Alta	Media	Oddi et al. 2019
Plantas	Diversidad de plantas (Shannon index H')	Alta	Media	Sin cosecha	Goldenberg et al. 2020b
	Diversidad taxonómica de plantas (Chao q1)	Alta	Media	Baja	Chillo et al. 2020
	Diversidad funcional de plantas (Rao Q)	Alta	Media	Baja	Chillo et al. 2020
	Min. densidad de herbáceas exóticas (No./ha)	Sin cosecha	Sin cosecha	Sin cosecha	Capítulo 4
	Densidad de flores de herbáceas nativas (No./ha)	Alta	Alta	Alta	Capítulo 4
	Densidad de flores de arbustos nativas (No./ha)	Alta	Alta	Alta	Capítulo 4
Herbívoros	Diversidad de artrópodos herbívoros (H')	Media	NE	NE	Nacif et al. 2020
	Equidad de artrópodos herbívoros (I')	Media	NE	NE	Nacif et al. 2020
	Riqueza de artrópodos herbívoros (número de gremios)	Media	NE	NE	Nacif et al. 2020
Hongos	Riqueza de hongos (OTUs) (no implantadas)	Baja	NE	NE	Carron et al. 2020
Visitantes florales	Min. densidad de abejorros exóticos (No./ha)	Sin cosecha	Sin cosecha	IR	Capítulo 4
	Densidad de abejas y avispas nativas (No./ha)	Alta	Alta	Alta	Capítulo 4
	Densidad de sírfidos (No./ha)	Alta	Alta	Alta	Capítulo 4
	Densidad de otras moscas (No./ha)	Alta	Media	Alta	Capítulo 4
	Densidad de escarabajos (No./ha)	Alta	Alta	Alta	Capítulo 4
	Densidad de hormigas (No./ha)	Alta	Sin cosecha	Alta	Capítulo 4
Incendios	LFMC <i>N. antártica</i> (%)	Sin cosecha	Sin cosecha	Sin cosecha	Goldenberg et al. 2020b
	Cantidad de combustible (m <sup>2</sup> /ha)	Alta	Alta	Alta	Goldenberg et al. 2020b
Protección del suelo	Hojarasca (%)	Sin cosecha	Sin cosecha	Sin cosecha	Goldenberg et al. 2020b
	Cobertura aérea del suelo (%)	Sin cosecha	Sin cosecha	Sin cosecha	Goldenberg et al. 2020b

**Cuadro 5.1.** Situación que maximiza cada variable especificada para cada sitio: sin cosecha (0% material cosechado), baja (30% de material cosechado), media (50% de material cosechado) o alta (70% de material cosechado). Las variables han sido categorizadas según estén relacionadas a la provisión de leña, a un grupo específico de seres vivos, al riesgo de incendios o a la protección del suelo. Abreviaturas: NE (No Evaluada) significa que la variable en cuestión aún no fue evaluada para el sitio correspondiente, IR (Irrelevante) significa que el efecto de la intensidad de cosecha sobre la variable en cuestión para ese sitio es casi nulo. Para aquellas variables cuyo

valor dependía de la estacionalidad (densidad de escarabajos y de otras moscas), se consideró el nivel de cosecha en el momento que se maximizaba dicha variable.



**Figura 5.1.** Niveles de cosecha a los cuales se maximiza cada variable para cada sitio. Cada eje corresponde a niveles crecientes de intensidad de cosecha: sin cosecha (0% de material cosechado), baja (30% de material cosechado), media (50% de material cosechado) o alta (70% de material cosechado). Por ejemplo, el máximo nivel de energía se obtiene a una intensidad de cosecha del 70 % en FS, mientras que se obtiene a un nivel del 50% en R. Las variables son: rebrote (tasa de rebrote m<sup>3</sup>/ha.año),

cobertura (cobertura aérea del suelo %), hojarasca (%), min. combustible (mínima cantidad de combustible  $m^2/ha$ ), LFMC (Leaf Moisture Content, contenido de humedad de hojas de *N. antártica* %), hormigas (densidad de hormigas Log No./ha), escarabajos (densidad de escarabajos Log No./ha), moscas (densidad de otras moscas Log No./ha), sírfidos (densidad de sírfidos Log No./ha), abejas (densidad de abejas y avispa nativas Log No./ha), min. abejorros exót. (mínima densidad de abejorros exóticos Log No./ha), arbustos (densidad floral de arbustos nativos Log No./ha), herbáceas (densidad floral de herbáceas nativas Log No./ha), min. plantas exót. (mínima densidad floral de herbáceas exóticas Log No./ha), div. plantas 3 (diversidad funcional de plantas Rao Q), div. plantas 2 (diversidad taxonómica de plantas Chao  $q1$ ), div. plantas 1 (diversidad de plantas Shannon index  $H'$ ), energía (oferta energética GJ/ha). Abreviaturas de los sitios: FS (Foyel Sur), FN (Foyel Norte), R (Los Repollos). Nótese que el nivel de cosecha correspondiente a la mínima densidad de abejorros exóticos no se estimó para Los Repollos (R) debido a los bajos niveles de densidad (recuadro punteado), pero se incluyó la variable en el gráfico para facilitar la comparación entre sitios.

Considerando los distintos niveles de cosecha a los que se maximizan las variables analizadas en los estudios realizados en los tres sitios contrastantes, se deduce que cada uno parece tolerar distintos niveles de intensidad de cosecha. El sitio FS es el de mayor tolerancia, seguido por el sitio FN y finalmente por el sitio R (Figura 5.1, Cuadro 5.1). Esta respuesta diferencial parece estar vinculada a los niveles de productividad de biomasa de cada sitio (en orden decreciente: FS, FN y R) (Chillo et al. 2020, Goldenberg et al. 2020b). En este sentido, la respuesta de la diversidad de plantas (Chillo et al. 2020, Goldenberg et al. 2020b) puede ser explicada por la teoría del Modelo de Equilibrio Dinámico (Dynamic Equilibrium Model), la cual sugiere que los efectos de un disturbio sobre la diversidad de especies están modulados por las condiciones de productividad de un sitio (Huston 1979, 1994, 2004). Indistintamente que los patrones encontrados puedan ser explicados por una hipótesis puntual, la evidencia científica acumulada sugiere que la productividad estaría modulando la

capacidad de respuesta general del sistema al disturbio (Figura 5.1, Cuadro 5.1). Frente a esto, resulta vital determinar el nivel de generalidad de esta relación, ya que sería un factor indispensable para establecer el nivel de intervención del sitio en cuestión.

Es necesario resaltar que el presente apartado no busca determinar el nivel de tolerancia de cada sitio mediante el análisis realizado, el cual constituye una simplificación que, por ejemplo, ignora la interacción entre las distintas respuestas. Por ejemplo, la intensidad de cosecha parece afectar negativamente la protección del suelo al reducir la hojarasca producida. Pero el incremento en la diversidad de plantas podría compensar dicho efecto (Pohl et al. 2009). El objetivo es demostrar que el manejo puede no solo comprometer el capital natural, sino que incluso aumentarlo, e ilustrar que la información generada en esta tesis contribuye a este tipo de decisiones.

Un aspecto negativo a tener en cuenta es el incremento de la densidad de abejorros exóticos a altas intensidades de cosecha. Los resultados del capítulo 2 no demostraron que las abejas invasoras comprometieran la reproducción de las especies vegetales nativas. Sin embargo, impactos negativos podrían ocurrir si la densidad de abejorros exóticos supera un determinado umbral como resultado del manejo debido a que los efectos son denso-dependientes (Aizen et al. 2014, capítulo 2). Como se ha mencionado, las abejas invasoras pueden pasar de aumentar el éxito reproductivo de la frambuesa (mediante la polinización) a reducirlo por el daño físico a estilos mediante el exceso de visitas (Sáez et al. 2014). Este escenario es plausible siempre y cuando los efectos en la disponibilidad de recursos, y por lo tanto, el aumento de la densidad de abejorros exóticos perdure en el tiempo. La mayoría de las especies leñosas del matorral son rebrotantes (Rusch et al. 2017), lo que aceleraría la producción de biomasa y el cierre del canopy (Goldenberg et al. 2020b), con la consecuente reducción en la disponibilidad de recursos que conduce a un aumento de la floración. En consecuencia,

estos sistemas podrían volver a un estado similar al inicial (previo a la cosecha de biomasa) de manera relativamente rápida. Si esto efectivamente es así, los efectos positivos sobre la densidad de abejorros podrían ir reduciéndose con el tiempo si no se repite la cosecha de biomasa.

También es necesario tener en cuenta que esto no representaría un inconveniente para el sitio R, donde la densidad de abejorros exóticos (*B. ruderatus* y *B. terrestris*) es muy baja. Este hecho es relevante en el estudio de la invasión de estas especies, teniendo en cuenta que las mismas no han tenido dificultades para expandirse rápidamente por la región (principalmente, *B. terrestris*). Si bien son necesarios estudios específicos, una potencial explicación de la baja densidad de abejorros exóticos en R podría ser la composición específica de la comunidad de plantas: en el sitio hay una baja densidad de especies típicamente visitadas por *Bombus* spp., como ser *C. vulgare*, *G. mucronata*, *M. spinosa* y *V. nigricans*. Si la baja densidad de abejorros exóticos en matorrales de baja productividad es frecuente, investigaciones futuras podrían utilizar como modelo de estudio a estas comunidades para determinar que factores limitan su invasión.

En resumen, los estudios realizados hasta el momento, incluidos los de la presente tesis, demuestran que el manejo de los matorrales norpatagónicos, en ciertos niveles, puede ser utilizado con fines productivos (provisión de leña) sin comprometer de manera importante a la biodiversidad local. En ese sentido, adecuar la intensidad específica de manejo a las condiciones particulares de cada sitio permitirá minimizar posibles consecuencias negativas. Particularmente la productividad parece ser una variable ecológica importante para determinar el nivel de manejo adecuado: sitios más productivos pueden tolerar mayores intensidades de cosecha. Sin embargo, es necesario tener en cuenta que, si bien la densidad actual de abejorros no parece comprometer la

reproducción de plantas, intensidades altas de manejo podrían provocar impactos negativos al incrementarla debido a la naturaleza denso-dependiente de los mismos.

#### **5.4. Limitaciones y desafíos futuros**

Los resultados obtenidos en la presente tesis pueden contribuir a campos teóricos afines, así como también en el desarrollo de medidas de manejo sustentables de los matorrales norpatagónicos. Sin embargo, su contribución solo es alcanzable mediante el reconocimiento de las limitaciones propias de dichos hallazgos; que a la vez sirven de guía para la formulación de futuros estudios.

En relación con el estudio de los impactos de la abeja melífera, un área del conocimiento que ha recibido particular atención en las últimas décadas, se reconoce un avance en el reconocimiento de sus impactos, pero no tanto en cuales son los factores que los determinan. La diversidad de impactos demuestra que es necesario determinar cuáles de las características de la comunidad (por ejemplo, densidad de la abeja melífera, estado de las poblaciones de los polinizadores silvestres) y su ambiente (disponibilidad y diversidad de recursos alimenticios, de nidificación, etc.) en dimensión espacial y temporal) determinan que estos impactos sean positivos, neutros o negativos. Dos impactos resaltan por su novedad e implicancia. El primero son las consecuencias evolutivas sobre rasgos de plantas nativas como resultado de la introducción e incremento en abundancia de esta especie. Específicamente, Mu et al. (2014) demostraron que la apicultura puede ser un factor determinante de rasgos como el volumen de néctar producido por una especie de planta en un período de 30 años. En base a la expansión global de la abeja melífera y de la actividad apícola como factor que determina la densidad de dicha especie, uno esperaría que resultados similares ocurran

en otras especies de planta. Sin embargo, el trabajo de Mu et al. (2014) es el único que ha evaluado este aspecto. El segundo impacto importante es la promoción de parásitos y patógenos de abejas manejadas que se vuelven invasoras en las nuevas áreas. Este es un tema nuevo y sumamente relevante, pero el actual crecimiento del número de publicaciones relacionadas sugiere que esta área de estudio está siendo más explorada que el estudio de los efectos evolutivos.

Los resultados vinculados al impacto de abejas invasoras a nivel de especie no demostraron la existencia de impactos negativos en polinizadores nativos y el éxito reproductivo de las especies estudiadas. Sin embargo, esta conclusión se encuentra condicionada por varios aspectos que deben ser tenidos en cuenta. En primer lugar, y como se ha demostrado en el capítulo 2, los impactos de las abejas invasoras son densidad-dependientes. Como se ha descrito previamente, Sáez et al. (2014) demostraron que en sitios donde la tasa de visita de *B. terrestris* era muy alta, se provocaban daños en el estilo de flores de frambuesa con una consecuente reducción en el éxito reproductivo y producción del cultivo. El no haber encontrado efectos negativos en el capítulo 3, puede deberse a que las densidades de la abeja melífera y de los abejorros exóticos no son lo suficientemente altas como para provocarlos.

También es necesario tener en cuenta el número de especies estudiadas: determinar el impacto de las abejas invasoras a nivel de comunidad requiere realizar estudios similares en un mayor número de especies visitadas, independientemente de que estas sean visitadas por abejas invasoras debido a la existencia de efectos indirectos. Aunque no se encontró evidencia de una potencial competencia, no es posible determinar si hubo un desplazamiento de polinizadores nativos. Es decir, si hubo un grupo de especies de visitantes florales que no fueron registrados por ser completamente desplazados. Si este desplazamiento ocurre, la polinización de otras especies podría

verse modificada como resultado de estos cambios en su ensamble de polinizadores. Para evaluar esto, serían útiles estudios experimentales que incluyan la movilización de colmenas y la medición de variables antes y después de dicho ingreso. Con respecto a los abejorros exóticos, esta opción resulta inviable para el estudio de sus impactos. Sin embargo, hemos demostrado que existen sitios donde es probable que su densidad sea baja y que podrían servir como sitios control para estudios futuros. Ambas opciones de estudio (evaluaciones antes y después del ingreso de colmenas o comparación entre sitios con distintas densidades), podrían utilizarse para determinar si efectivamente las abejas invasoras pueden incrementar o no la deposición de polen heteroespecífico.

Con relación al estudio de los efectos de la intensidad de cosecha, los resultados constituyen una primera aproximación, pero extrapolarlos a una escala espacial mayor requiere ciertos recaudos. Es necesario tener en cuenta que, debido al tamaño de las parcelas, las respuestas registradas están influenciadas fuertemente por la componente comportamental de los visitantes; ya que la disponibilidad de polinizadores con un rango de forrajeo amplio es similar para todas las parcelas. Por otro lado, suponer que todas las respuestas son comportamentales también es erróneo. En abejas solitarias, hay una correlación positiva entre el tamaño corporal (mm) y el máximo rango de forrajeo (Gathmann y Tschardt 2002, Zurbuchen et al. 2010). Por esto es probable que algunas especies de abejas y/o avispas pequeñas y de rango pequeño de forrajeo nidifiquen dentro de las parcelas que ofrezcan las condiciones más adecuadas para sus requerimientos. Para poder diferenciar entre los efectos de la intensidad de cosecha, una aproximación sería medir la densidad de distintos grupos de polinizadores, considerando el tamaño corporal como un atributo de clasificación, en sitios cuyo nivel de disturbio histórico sea similar a la intensidad de cosecha. Dado que los matorrales cercanos a zonas urbanas son utilizados comúnmente para la obtención de leña

(Goldenberg et al. 2020a), no sería difícil encontrar sitios de estudio potenciales caracterizados por distintos niveles de extracción.

Los resultados demuestran que la intensidad de cosecha no compromete de manera negativa la comunidad de plantas y polinizadores de los matorrales norpatagónicos como tampoco a su interacción, ya que un incremento en la densidad de visitantes podría garantizar el proceso de polinización. Sin embargo, no es correcto suponer que la diversidad intrínseca de cada grupo de visitantes estudiado en el capítulo 4 está correlacionada con la respuesta de su densidad. La diversidad es un concepto amplio y existen diversos métodos para su estimación. Si nos enfocamos, por ejemplo, en un parámetro particular como el Índice de Simpson, se puede apreciar que otros factores como la riqueza de especies además de la densidad o abundancia determinan los valores de diversidad y dichas variables no necesariamente están correlacionadas. Por ejemplo, se encontró que un nivel de disturbio intermedio asociado a la producción agrícola en sabanas incrementó la abundancia de abejas en la estación de lluvias, mientras que no produjo cambios en la riqueza y equidad (Stein et al. 2018). Por ello es recomendable que futuros estudios evalúen el efecto de la intensidad de cosecha sobre atributos vinculados a la diversidad de cada subgrupo estudiado en esta tesis; para determinar si existen especies particularmente vulnerables a este tipo de manejo. Si bien el mismo criterio puede aplicarse a la comunidad de plantas, como hemos visto Chillo et al. (2020) ya evaluaron los efectos de la intensidad de cosecha en parámetros como la diversidad taxonómica y funcional de este grupo. Esta variabilidad de respuestas en distintos aspectos del capital natural (Cuadro 5.1), hace necesario profundizar los estudios para mejorar la selección de alternativas de manejo.

Otro grupo de recomendaciones están asociadas a la dinámica temporal y los efectos de largo plazo vinculados a la cosecha de biomasa en matorrales. Por un lado,

resulta necesario determinar la resiliencia de los matorrales frente a este tipo de disturbios para determinar si estos ecosistemas mantienen o recuperan su estructura y funcionamiento típico, o si determinados niveles de intensidad de cosecha pueden llevar al sistema a un estado alternativo distinto (Chapin et al. 2011). La capacidad de rebrote de la mayoría de especies leñosas es un atributo que está más asociado a la primera opción (Rusch et al. 2017). En este sentido, investigaciones futuras podrían enfocarse en determinar si las especies de plantas exóticas en el sitio donde fueron favorecidas (sitio R) proliferarán a largo plazo; o si por el contrario las especies nativas terminarían desplazándolas por competencia. Por otro lado, los resultados obtenidos hasta el momento son el producto de un único evento de disturbio. Es probable que un esquema de manejo factible de los matorrales implique varias actividades de cosecha en un mismo sitio, por lo que investigaciones futuras deberían evaluar el efecto de la frecuencia de cosecha en las interacciones planta-polinizador.

Analizando los puntos señalados a lo largo de este apartado, se puede deducir que principalmente un estudio observacional o descriptivo permitiría complementar y mejorar las conclusiones de la presente tesis. Es necesario poner a pruebas si los resultados observados de los efectos de la intensidad de cosecha representan verdaderos patrones a una escala espacial más amplia o si únicamente ocurren en la escala espacial dentro de la cual fueron medidos. En este sentido, los resultados y conclusiones de esta tesis cobran un mayor valor ya que permiten formular las hipótesis a poner a pruebas sobre patrones vinculados a los impactos de abejas invasoras frente a las distintas alternativas de manejo de los matorrales norpatagónicos.

A lo largo de esta tesis se ha demostrado que el uso desregulado y el fomento de determinadas especies de abejas sociales conducen a un aumento considerable de sus densidades en los ecosistemas. Esto provoca una serie de impactos positivos asociados a

la polinización de algunas plantas de la flora silvestre y de cultivos, pero también negativos asociados a la competencia con otros polinizadores, al robo de polen y/o néctar, al incremento de la geitonogamia y disminución del éxito reproductivo en otras especies vegetales, la transmisión de parásitos y patógenos y a consecuencias evolutivas. Los impactos ocurren en ecosistemas nóveles para estas especies como también en sitios donde son consideradas nativas. En asociación a esto, dos factores que se destacan en relación a su impacto son la denso-dependencia y la disponibilidad de recursos. Estos factores pueden ser modulados a su vez por disturbios antrópicos. Tres especies de abejas invasoras relevantes son la abeja melífera y los abejorros *Bombus ruderatus* y *B. terrestris*, los cuales demostraron su capacidad de integrarse a la comunidad de los matorrales norpatagónicos, incluso dominando el elenco de visitas de las plantas nativas y exóticas de dicha comunidad; lo cual demuestra su capacidad de adaptación. A escala individual, la diversidad de flores influyó sobre el comportamiento de las abejas invasoras, las cuales contribuyen con la polinización de especies nativas y exóticas sin comprometer negativamente su reproducción. A escala de comunidad, el recurso floral promovido por un disturbio también promovió la densidad de al menos uno de los grupos de abejas invasoras. Este efecto no está mediado por una variación en el recurso floral exótico, sino que al tratarse de especies poliléticas pueden hacer uso de un incremento en la disponibilidad de recursos de especies vegetales tanto nativas como exóticas. Esto demuestra que la intensificación en el manejo de ecosistemas puede promover la densidad de determinados grupos de visitantes florales, los cuales pueden provocar un incremento del servicio de polinización. En el presente trabajo no se han encontrado efectos netos negativos de las abejas invasoras como han encontrado otros estudios, incluso para la región (Arbetman et al. 2013, Morales et al. 2013, Sáez et al. 2014). Sin embargo, debido a que los impactos de las abejas invasoras están mediados

por su denso-dependencia, estudios futuros deberían enfocarse en determinar si el manejo de matorrales mediante la cosecha de biomasa provoca que la densidad de abejorros exóticos alcance niveles altos en el tiempo que torne los impactos en negativos.

## Bibliografía

- Abid, R. 2010. Floral morphs and mode of pollination in *Oxalis corniculata* L. from Pakistan. *Pakistan Journal of Botany*, 42(6): 4027-4033.
- Abrol, D.P. 2012. *Pollination biology: biodiversity conservation and agricultural production*. Springer, New York, Estados Unidos.
- Agüero, J.I., Rollin, O., Torretta, J.P., Aizen, M.A., Requier, F. y Garibaldi, L.A. 2018. Impactos de la abeja melífera sobre plantas y abejas silvestres en hábitats naturales. *Revista Ecosistemas*, 27(2): 60–69.
- Ainur, A.K., Sayang, M.D., Jannoo, Z. y Yap, B.W. 2017. Sample Size and Non-Normality Effects on Goodness of Fit Measures in Structural Equation Models. *Pertanika Journal of Science & Technology*, 25(2).
- Aizen, M.A. y Ezcurra, C. 1998. High incidence of plant-animal mutualisms in the woody flora of the temperate forest of southern South America: biogeographical origin and present ecological significance. *Disertación doctoral*, Asociación Argentina de Ecología, Argentina.
- Aizen, M.A. y Feinsinger, P. 1994. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine 'Chaco Serrano'. *Ecological applications*, 4(2): 378-392.
- Aizen, M.A. y Vazquez, D.P. 2006. Flower performance in human-altered habitats. *Ecology and evolution of flowers*, 159-179.
- Aizen, M.A. y Harder, L. 2007. Expanding the Limits of the Pollen-Limitation Concept: Effects of Pollen Quantity and Quality. *Ecology*, 88(2): 271–281.
- Aizen, M.A., Morales, C.L. y Morales, J.M. 2008. Invasive mutualists erode native pollination webs. *PLoS Biol*, 6(2): e31.

- Aizen, M.A, Morales, C.L., Vázquez, D.P., Garibaldi, L.A., Sáez, A. y Harder, L.D. 2014. When mutualism goes bad: density-dependent impacts of introduced bees on plant reproduction. *New Phytologist*, 204(2): 322-328.
- Anderson, K.E., Sheehan, T.H., Eckholm, B.J., Mott, B.M. y Degrandi-Hoffman, G. 2011. An emerging paradigm of colony health: microbial balance of the honey bee and hive (*Apis mellifera*). *Insectes Sociaux*, 58(4): 431-444.
- Arbetman, M.P., Meeus, I., Morales, C.L., Aizen, M.A. y Smagghe, G. 2013. Alien parasite hitchhikes to Patagonia on invasive bumblebee. *Biological Invasions*, 15(3): 489-494.
- Arceo-Gómez, G. y Ashman, T.L. 2011. Heterospecific pollen deposition: does diversity alter the consequences? *New Phytologist*, 192(3): 738–746.
- Aubert, M., Ball, B., Fries, I., Moritz, R.F.A., Milani, N. y Bernardinelli, I. 2008. *Virology and the honey bee*. European Commission Directorate-General for Research, Bruselas, Bélgica.
- Barthell, J.F., Randall, J.M., Thorp, R.W. y Wenner, A.M. 2001. Promotion of Seed Set in Yellow Star-Thistle by Honey Bees: Evidence of an Invasive Mutualism. *Ecological Applications*, 11(6): 1870–1883.
- Bartomeus, I., Vila, M. y Steffan-Dewenter, I. 2010. Combined effects of *Impatiens glandulifera* invasion and landscape structure on native plant pollination. *Journal of Ecology*, 98(2): 440-450.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melian, C.J. y Olesen, J.M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 100: 9383–9387.
- Bascompte, J., Jordano, P. y Olesen, J.M. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312: 431–433

- Beekman, M. y Ratnieks, F.L.W. 2000. Long-range foraging by the honey-bee, *Apis mellifera* L. *Functional Ecology*, 14(4): 490-496.
- Blüthgen, N., Menzel, F. y Blüthgen, N. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC ecology*, 6(1): 9.
- Bruckman, D. y Campbell, D.R. 2014. Floral neighborhood influences pollinator assemblages and effective pollination in a native plant. *Oecologia*, 176(2): 465–476.
- Brook, B.W., Sodhi, N.S. y Bradshaw, C.J. 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in ecology & evolution*, 23(8): 453-460.
- Brooks, M.E., Kristensen, K., Van Benthem, K.J., Magnusson, A., Berg, C.W., Nielsen, A., Skaug, H.J., Mächler, M. y B.M. Bolker. 2017. glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *R Journal*, 9: 378–400.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. y Huyvaert, K.P. 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: Some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65:23–35.
- Butz Huryn, V.M. 1997. Ecological impacts of introduced honey bees. *Quarterly Review of Biology*, 275-297.
- Cane, J.H. y Tepedino, V.J. 2016. Gauging the Effect of Honey Bee Pollen Collection on Native Bee Communities. *Conservation Letters*, 10(2): 205-210.
- Carbonari, V., Polatto, L.P. y Alves Junior, V.V. 2009. Evaluation of the impact on *Pyrostegia venusta* (Bignoniaceae) flowers due to nectar robbery by *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae). *Sociobiology*, 54(2): 373-382.
- Carron, A.I., Garibaldi, L.A., Marquez, S. y Fontenla, S. 2020. The soil fungal community of native woodland in Andean Patagonian forest: A case study

considering experimental forest management and seasonal effects. *Forest Ecology and Management*, 461: 117955.

Celebrezze, T. y Paton, D.C. 2004. Do introduced honeybees (*Apis mellifera*, Hymenoptera) provide full pollination service to bird-adapted Australian plants with small flowers? An experimental study of *Brachyloma ericoides* (Epacridaceae). *Austral Ecology*, 29(2): 129-136.

Chapin III, F.S., Matson, P.A. y Vitousek, P. 2011. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer, New York, Estados Unidos.

Chillo, V., Goldenberg, M., Pérez-Méndez, N. y Garibaldi, L.A. 2020. Diversity, functionality, and resilience under increasing harvesting intensities in woodlands of northern Patagonia. *Forest Ecology and Management*, 474:118349.

Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199(4335): 1302-1310.

Coulin, C., Aizen, M.A. y Garibaldi, L.A. 2019. Contrasting responses of plants and pollinators to woodland disturbance. *Austral Ecology*, 44(6): 1040-1051.

Cunningham, S.A. 1997. The effect of light environment, leaf area, and stored carbohydrates on inflorescence production by a rain forest understory palm. *Oecologia*, 111: 36–44.

D'Antonio, C.M. y Dudley, T.L. 1993. Alien species: the insidious invasion of ecosystems by plants and animals from around the world has become a major environmental problem. *Pacific Discovery Summer*, 9–11.

Davis, M.A., Grime, J.P. y Thompson, K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of ecology*, 88(3): 528-534.

- De Jong, T.J. y Klinkhamer, P.G. 1989. Limiting factors for seed production in *Cynoglossum officinale*. *Oecologia*, 80(2): 167-172.
- Dedej, S. y Delaplane, K.S. 2004. Nectar-robbing carpenter bees reduce seed-setting capability of honey bees (Hymenoptera: Apidae) in rabbiteye blueberry, *Vaccinium ashei*, 'Climax'. *Environmental Entomology*, 33(1): 100-106.
- Delaplane, K.S. y Mayer, D.F. 2000. *Crop Pollination by Bees*. CABI Publishing, New York, Estados Unidos.
- Dick, C.W. 2001. Genetic rescue of remnant tropical trees by an alien pollinator. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1483): 2391-2396.
- Dick, C.W., Etchelecu, G. y Austerlitz, F. 2003. Pollen dispersal of tropical trees (*Dinizia excelsa*: Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian rainforest. *Molecular Ecology*, 12(3): 753-764.
- Dicks, L.V., Corbet, S.A. y Pywell, R.F. 2002. Compartmentalization in plant-insect flower visitor webs. *Journal of Animal Ecology*, 71:32-43.
- Dietz, H. y Edwards, P.J. 2006. Recognition that causal processes change during plant invasion helps explain conflicts in evidence. *Ecology*, 87(6): 1359-1367.
- do Carmo, R. M., E. V. Franceschinelli, and F. A. da Silveira. 2004. Introduced honeybees (*Apis mellifera*) reduce pollination success without affecting the floral resource taken by native pollinators. *Biotropica* 36:371-376.
- Dohzono, I., Kunitake, Y. K., Yokoyama, J. y Goka, K. 2008. Alien bumble bee affects native plant reproduction through interactions with native bumble bees. *Ecology*, 89(11): 3082-3092.

- Dohzono, I. y Yokoyama, J. 2010. Impacts of alien bees on native plant-pollinator relationships: A review with special emphasis on plant reproduction. *Applied Entomology and Zoology*, 45(1): 37-47.
- Dormann, C.F., Fründ, J., Blüthgen, N. y Gruber, B. 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2: 7-24.
- Dormann, C.F. 2011. How to be a specialist? Quantifying specialisation in pollination networks. *Network Biology*, 1(1): 1-20.
- Dupont, Y.L., Hansen, D.M., Valido, A. y Olesen, J.M. 2004. Impact of introduced honey bees on native pollination interactions of the endemic *Echium wildpretii* (Boraginaceae) on Tenerife, Canary Islands. *Biological Conservation*, 118(3): 301–311.
- Durrer, S. y Schmid-Hempel, P. 1994. Shared use of flowers leads to horizontal pathogen transmission. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 258(1353): 299-302.
- Elbgami, T., Kunin, W.E., Hughes, W.O.H. y Biesmeijer, J.C. 2014. The effect of proximity to a honeybee apiary on bumblebee colony fitness, development, and performance. *Apidologie*, 45: 504–513.
- England, P.R., Beynon, F., Ayre, D.J. y Whelan, R.J. 2001. A Molecular Genetic Assessment of Mating-System Variation in a Naturally Bird-Pollinated Shrub: Contributions from Birds and Introduced Honeybees. *Conservation Biology*, 15(6): 1645-1655.
- Evertz, S. 1995. Inter-specific competition amongst honey-bees (*Apis mellifera*) and solitary wild bees (Hymenoptera Apoidea). *Natur Landschaft*, 70: 165-172.

- FAO. 2018. Es hora de apreciar el labor de los polinizadores. <http://www.fao.org/fao-stories/article/es/c/1129811/>.
- Fenner, M., Cresswell, J.E., Hurley, R.A. y Baldwin, T. 2002. Relationship between capitulum size and pre-dispersal seed predation by insect larvae in common Asteraceae. *Oecologia*, 130(1): 72–77.
- Foster, D.R., Orwig, D.A. y McLachlan, J.S. 1996. Ecological and conservation insights from reconstructive studies of temperate old-growth forests. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(10): 419-424.
- Fürst, M.A., McMahon, D.P., Osborne, J.L., Paxton, R.J. y Brown, M.J.F. 2014. Disease associations between honeybees and bumblebees as a threat to wild pollinators. *Nature*, 506(7488): 364-366.
- Fyfe, V.C. 1950. The genetics of tristylly in *Oxalis valdiviensis*. *Heredity (Edinb)*, 4(3): 365–371
- Galbraith, S.M., Cane, J.H., Moldenke, A.R. y Rivers, J.W. 2019. Salvage logging reduces wild bee diversity, but not abundance, in severely burned mixed-conifer forest. *Forest Ecology and Management*, 453: 117622.
- 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.
- Garibaldi, L.A., Requier, F., Rollin, O. y Andersson, G.K. 2017. Towards an integrated species and habitat management of crop pollination. *Current Opinion in Insect Science*, 21: 105-114.
- Gathmann, A. y Tschardtke, T. 2002. Foraging ranges of solitary bees. *Journal of animal ecology*, 71(5): 757-764.

- Gawleta, N., Zimmermann, Y. y Eltz, T. 2005. Repellent foraging scent recognition across bee families. *Apidologie*, 36(3): 325-330.
- Genersch, E. y Aubert, M. 2010. Emerging and re-emerging viruses of the honey bee (*Apis mellifera* L.). *Veterinary research*, 41(6): 54.
- Geslin, B., Gauzens, B., Baude, M., Dajoz, I., Fontaine, C., Henry, M., Ropars, L., Rollin, O., Thébault, E. y Vereecken, N.J. 2017. Massively introduced managed species and their consequences for plant-pollinator interactions. *Advances in Ecological Research*, 57: 147-199.
- Ghazoul, J. 2004. Alien abduction: disruption of native plant-pollinator interactions by invasive species. *Biotropica*, 36(2): 156-164.
- Ghazoul, J. 2006. Floral diversity and the facilitation of pollination. *Journal of ecology*, 94(2): 295-304.
- Giannini, T.C., Garibaldi, L.A., Acosta, A.L., Silva, J.S., Maia, K.P., Saraiva, A.M., Guimarães, P.R. y Kleinert, A.M.P. 2015. Native and non-native supergeneralist bee species have different effects on plant-bee networks. *PloS one*, 10(9): e0137198.
- Giurfa, M. y Núñez, J.A. 1992. Honeybees mark with scent and reject recently visited flowers. *Oecologia*, 89(1): 113-117.
- Giurfa, M., Nunez, J., Chittka, L. y Menzel, R. 1995. Colour preferences of flower-naive honeybees. *Journal of Comparative Physiology A*, 177(3): 247-259.
- Goldenberg, M.G., Oddi, F.J., Amoroso, M.M. y Garibaldi, L.A. 2020a. Effects of harvesting intensity and site conditions on biomass production of northern Patagonia shrublands. *European Journal of Forest Research*, 139: 881-891.

- Goldenberg, M. G., Oddi, F. J., Gowda, J. H. y Garibaldi, L. A. 2020b. Effects of firewood harvesting intensity on biodiversity and ecosystem services in shrublands of northern Patagonia. *Forest Ecosystems*, 7(1): 1-14.
- González-Vaquero, R.A. y Roig-Alsina, A. 2019. The bee *Ruizanthedella mutabilis* Spinola (Hymenoptera: Halictidae): a very common but poorly known species studied using integrative taxonomy. *Zootaxa*, 4563: 191–200.
- Goulson, D. 2003. Effects of Introduced Bees on Native Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34: 1–26.
- Goulson, D. y Hanley, M.E. 2004. Distribution and forage use of exotic bumblebees in South Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*, 225-232.
- Goulson, D. y Sparrow, K.R. 2008. Evidence for competition between honeybees and bumblebees; effects on bumblebee worker size. *Journal of insect conservation*, 13(2): 177–181.
- Goulson, D. 2010. Choice of flower species. Pp, 113–129 en Goulson D. (ed.) *Bumblebees: behaviour, ecology, and conservation*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Graystock, P., Yates, K., Darvill, B., Goulson, D. y Hughes, W.O. 2013. Emerging dangers: deadly effects of an emergent parasite in a new pollinator host. *Journal of Invertebrate Pathology*, 114(2): 114-119.
- Graystock, P., Goulson, D. y Hughes, W.O. 2014. The relationship between managed bees and the prevalence of parasites in bumblebees. *PeerJ2*: e522
- Graystock, P., Blane, E.J., McFrederick, Q.S., Goulson, D. y Hughes, W.O. 2016. Do managed bees drive parasite spread and emergence in wild bees? *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 5(1): 64-75.

- Gross, C.L. y Mackay, D. 1998. Honeybees reduce fitness in the pioneer shrub *Melastoma affine* (Melastomataceae). *Biological Conservation* 86(2): 169-178.
- Grüter, C. y Ratnieks, F.L. 2011. Flower constancy in insect pollinators: Adaptive foraging behaviour or cognitive limitation? *Communicative & integrative biology*, 4(6): 633-636.
- Guth, C.J. y Weller, S.G. 1986. Pollination, fertilization and ovule abortion in *Oxalis magnifica*. *American Journal of Botany*, 73(2): 246-253.
- Gyenge J., Fernández, M.E., Sarasola M., de Urquiza M. y Schlichter, T. 2009. Ecuaciones para la estimación de biomasa aérea y volumen de fustede algunas especies leñosas nativas en el valle del río Foyel, NO de la Patagonia argentina. *Bosque (Valdivia)*, 30(2): 95–101.
- Hansen, D.M., Olesen, J.M. y Jones., C.G. 2002. Trees, birds and bees in Mauritius: exploitative competition between introduced honey bees and endemic nectarivorous birds? *Journal of Biogeography*, 29(5-6): 721-734.
- Hargreaves, A.L., Harder, L.D. y Johnson, S.D. 2009. Consumptive emasculation: The ecological and evolutionary consequences of pollen theft. *Biological Reviews* 84(2): 259–276.
- Hargreaves, A.L., Harder, L.D. y Johnson, S.D. 2010. Native pollen thieves reduce the reproductive success of a hermaphroditic plant, *Aloe maculata*. *Ecology*, 91(6): 1693–1703.
- Hegland, S.J. y Boeke, L. 2006. Relationships between the density and diversity of floral resources and flower visitor activity in a temperate grassland community. *Ecological Entomology*, 31:532–538.

- Hejda, M., Pyšek, P. y Jarošík, V. 2009. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of ecology*, 97(3): 393-403.
- Herbertsson, L., Lindström, S.A., Rundlöf, M., Bommarco, R. y Smith, H.G. 2016. Competition between managed honeybees and wild bumblebees depends on landscape context. *Basic and Applied Ecology*, 17: 609–616.
- Herrerías-Diego, Y., Quesada, M., Stoner, K.E. y Lobo, J.A. 2006. Effects of forest fragmentation on phenological patterns and reproductive success of the tropical dry forest tree *Ceiba aesculifolia*. *Conservation Biology*, 20: 1111–1120.
- Higes, M., Martín, R. y Meana, A. 2006. *Nosema ceranae*, a new microsporidian parasite in honeybees in Europe. *Journal of invertebrate pathology*, 92(2): 93-95.
- Higes, M., Martín-Hernández, R. y Meana, A. 2010. *Nosema ceranae* in Europe: an emergent type C nosemosis. *Apidologie*, 41(3): 375-392.
- Holmes, F.O. 1964. The distribution of honey bees and bumblebees on nectar-secreting plants. *American Bee Journal*, 104: 12-13.
- Hu, L.T. y Bentler, P.M. 1999. Cutoff criteria for fit indexes in covariance structure analysis: Conventional criteria versus new alternatives. *Structural equation modeling: a multidisciplinary journal*, 6(1): 1-55.
- Hung, K.L.J., Kingston, J.M., Albrecht, M., Holway, D.A. y Kohn, J.R. 2018. The worldwide importance of honey bees as pollinators in natural habitats. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1870): 20172140.
- Huston, M.A. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113:81–101.

- Huston, M.A. 1994. Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Huston, M.A. 2014. Disturbance, productivity, and species diversity: empiricism vs. logic in ecological theory. *Ecology*, 95(9): 2382-2396.
- Invasive Species Specialist Group ISSG 2015. The Global Invasive Species Database. Disponible en: [www.iucngisd.org/gisd](http://www.iucngisd.org/gisd).
- Irwin, R.E., Bronstein, J.L., Manson, J.S. y Richardson, L. 2010. Nectar robbing: ecological and evolutionary perspectives. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 41(271): e292.
- Kaiser-Bunbury, C.N., Muff, S., Memmott, J., Müller, 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(4): 442-452.
- Kato, M., Shibata, A., Yasui, T. y Nagamasu, H. 1999. Impact of introduced honeybees, *Apis mellifera*, upon native bee communities in the Bonin (Ogasawara) Islands. *Population Ecology*, 41(2): 217-228.
- Kearns, C.A., Inouye, D.W. y Waser, N.M. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual review of ecology and systematics*, 29(1): 83-112.
- Klein, A.M., Vaissiere, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C. y Tscharntke, T. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the royal society B: biological sciences*, 274(1608): 303-313.

- Kojima, Y., Toki, T., Morimoto, T., Yoshiyama, M., Kimura, K. y Kadowaki, T. 2011. Infestation of Japanese native honey bees by tracheal mite and virus from non-native European honey bees in Japan. *Microbial ecology*, 62(4): 895-906.
- Korpela, E. L., Hyvönen, T. y Kuussaari, M. 2015. Logging in boreal field-forest ecotones promotes flower-visiting insect diversity and modifies insect community composition. *Insect Conservation and Diversity*, 8:152–162.
- Kremen, C. y Ricketts, T. 2000. Global perspectives on pollination disruptions. *Conservation Biology*, 14(5): 1226-1228.
- Kwak, M.M., Venterop, O. y van Andel, J. 1998. Pollen and gene flow in fragmented habitats. *Applied Vegetation Science*, 1(1): 37–54.
- Lande, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, 76:5–13
- Larsson, M. 2005. Higher pollinator effectiveness by specialist than generalist flower-visitors of unspecialized *Knautia arvensis* (Dipsacaceae). *Oecologia*, 146: 394–403.
- Larsson, M. 2006. To bee or not to be: critical floral resources of wild-bees. Dissertation. Universidad de Uppsala, Suecia.
- Larsson, M. y Franzén, M. 2007. Critical resource levels of pollen for the declining bee *Andrena hattorfiana* (Hymenoptera, Andrenidae). *Biological Conservation*, 134(3): 405-414.
- Levine, J. M., M. Vilà, C. M. D'Antonio, J. S. Dukes, K. Grigulis y Lavorel, S. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London*, 270: 775–781.
- Ley Nacional 26.331. 2007. Presupuestos Mínimos de Protección Ambiental de los Bosques Nativos. Boletín Oficial, Argentina.

- Ley Provincial 4.552. 2010. Protección de Bosques Nativos de la provincia de Río Negro. Boletín Oficial, Río Negro, Argentina.
- Li, J., Peng, W., Wu, J., Strange, J.P., Boncristiani, H. y Chen, Y. 2011. Cross-species infection of deformed wing virus poses a new threat to pollinator conservation. *Journal of economic entomology*, 104(3): 732-739.
- Liira, J., Sepp, T. y Parrest, O. 2007. The forest structure and ecosystem quality in conditions of anthropogenic disturbance along productivity gradient. *Forest Ecology and Management*, 250(1-2): 34-46.
- Lindström, S.A.M., Herbertsson, L., Rundlöf, M., Bommarco, R. y Smith, H.G. 2016. Experimental evidence that honeybees depress wild insect densities in a flowering crop. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 283(1843).
- Lucas, A., Bodger, O., Brosi, B. J., Ford, C. R., Forman, D. W., Greig, C., Hegarty, M., Hegarty, P. J. y De Vere, N. 2018. Generalisation and specialisation in hoverfly (Syrphidae) grassland pollen transport networks revealed by DNA metabarcoding. *Journal of Animal Ecology*, 87: 1008–1021.
- Madjidian, J.A., Morales, C.L. y Smith, H.G. 2008. Displacement of a native by an alien bumblebee: lower pollinator efficiency overcome by overwhelmingly higher visitation frequency. *Oecologia*, 156(4): 835-845.
- Magrach, A., González-Varo, J. P., Boiffier, M., Vilà, M. y Bartomeus, I. 2017. Honeybee spillover reshuffles pollinator diets and affects plant reproductive success. *Nature Ecology & Evolution*, 1: 1299–1307.
- Mai, T.R., Lovett-Doust, J., Lovett-Doust, L. y Mulligan, G.A. 1992. The biology of Canadian weeds. 100. *Lythrum salicaria*. *Canadian Journal of Plant Science*, 72(4): 1305-1330.

- Mallinger, R.E., Gaines-Day, H.R. y Gratton, C. 2017. Do managed bees have negative effects on wild bees?: a systematic review of the literature. *PLoS One*, 12(12): e0189268
- Maloof, J.E. y Inouye, D.W. 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists? *Ecology*, 81(10): 2651–2661
- Marrero, H.J., Medan, D., Zarlavsky, G.E. y Torretta, J.P. 2016. Agricultural land management negatively affects pollination service in Pampean agro-ecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 218: 28-32.
- Martins, D.J. 2004. Foraging patterns of managed honeybees and wild bee species in an arid African environment: ecology, biodiversity and competition. *International Journal of Tropical Insect Science*, 24(01): 105-115.
- McArt, S.H., Koch, H., Irwin, R.E. y Adler, L.S. 2014. Arranging the bouquet of disease: floral traits and the transmission of plant and animal pathogens. *Ecology letters*, 17(5): 624-636.
- McGuire, A.D. y Armbruster, W.S. 1991. An experimental test for reproductive interactions between two sequentially blooming *Saxifraga* species (Saxifragaceae). *American Journal of Botany*, 78: 214-219.
- McMenamin, A.J. y Genersch, E. 2015. Honey bee colony losses and associated viruses. *Current Opinion in Insect Science*, 8: 121–129.
- Memmott, J., Waser, N.M. y Price, M.V. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271(1557): 2605-2611.
- Michaux, B. 1989. Reproductive and vegetative biology of *Cirsium vulgare* (Savi) ten. (Compositae: Cynareae). *New Zealand Journal of Botany*, 27(3): 401-414.

- Michener, C.D. 2007. The Bees of the world. 2nd Revised edition. University Press, Baltimore, Estados Unidos.
- Miller, A.E., Brosi, B.J., Magnacca, K., Daily, G.C. y Pejchar, L. 2015. Pollen carried by native and nonnative bees in the large-scale reforestation of pastureland in Hawai‘i: implications for pollination. *Pacific Science*, 69(1): 67-79.
- Mitchell, R.J. 1992. Testing evolutionary and ecological hypotheses using path analysis and structural equation modelling. *Functional Ecology*, 123-129.
- Molina-Montenegro, M.A., Badano, E.I. y Cavieres, L.A. 2008. Positive interactions among plant species for pollinator service: assessing the “magnet species” concept with invasive species. *Oikos*, 117(12): 1833–1839.
- Montero-Castaño, A. y Vila, M. 2012. Impact of landscape alteration and invasions on pollinators: a meta-analysis. *Journal of Ecology*, 100(4): 884-893.
- Montero-Castaño, A. y Vilà, M. 2017. Influence of the honeybee and trait similarity on the effect of a non-native plant on pollination and network rewiring. *Functional Ecology*, 31(1): 142-152.
- Monzón, V.H., Bosch, J. y Retana, J. 2004. Foraging behavior and pollinating effectiveness of *Osmia cornuta* (Hymenoptera: Megachilidae) and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) on “Comice” pear. *Apidologie*, 35: 575–585.
- Morales, C.L. y Aizen, M.A. 2002. Does invasion of exotic plants promote invasion of exotic flower visitors? A case study from the temperate forests of the southern Andes. *Biological Invasions*, 4(1): 87-100.
- Morales, C.L. y Aizen, M.A. 2006. Invasive mutualisms and the structure of plant–pollinator interactions in the temperate forests of north-west Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology*, 94(1):171-180.

- Morales, C.L. y Traveset, A. 2008. Interspecific pollen transfer: magnitude, prevalence and consequences for plant fitness. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 27(4):221-238.
- Morales, C. L. y Traveset, A. 2009. A meta-analysis of impacts of alien vs. native plants on pollinator visitation and reproductive success of co-flowering native plants. *Ecology letters*, 12(7):716-728.
- Morales, C., Traveset, A. y Ramírez, N. 2009. Especies invasoras y mutualismos planta-animal. Pp: 61-76 en Medel, R., Aizen, M.A. y Zamora, R. (eds.) *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile, Chile.
- Morales, C.L., Arbetman, M.P., Cameron, S.A., y Aizen, M.A. 2013. Rapid ecological replacement of a native bumble bee by invasive species. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(10): 529-534.
- Morales, C., Montalva, J., Arbetman, M., Aizen, M. A., Smith-Ramírez, C., Vieli, L., y Hatfield, R. 2016. *Bombus dahlbomii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e. T21215142A100240441.
- Moritz, R.F., Härtel, S. y Neumann, P. 2005. Global invasions of the western honeybee (*Apis mellifera*) and the consequences for biodiversity. *Ecoscience*, 12(3): 289-301.
- Mu, J., Peng, Y., Xi, X., Wu, X., Griffin, J.N., Niklas, K.J. y Sun, S. 2014. Domesticated honey bees evolutionarily reduce flower nectar volume in a Tibetan lotus. *Ecology*, 95(11): 3161-3172.
- Muñoz, A.A. y Cavieres, L.A. 2008. The presence of a showy invasive plant disrupts pollinator service and reproductive output in native alpine species only at high densities. *Journal of Ecology*, 96(3): 459-467.

- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. y Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772): 853–858.
- Nacif, M.E., Kitzberger, T. y Garibaldi, L.A. 2020. Positive outcomes between herbivore diversity and tree survival: Responses to management intensity in a Patagonian forest. *Forest Ecology and Management*, 458: 117738.
- Niesenbaum, R.A. 1993. Light or pollen--seasonal limitations on female reproductive success in the understory shrub *Lindera benzoin*. *Journal of Ecology*, 315-323.
- Oddi, F.J., Goldenberg, M.G., Cardozo, Y. y Garibaldi, L.A. 2019. Manejo de matorrales y bioenergía. VII Jornadas y IV Congreso argentino de ecología de paisajes, Argentina.
- Olesen, J.M., Eskildsen, L.I. y Venkatasamy, S. 2002. Invasion of pollination networks on oceanic islands: importance of invader complexes and endemic super generalists. *Diversity and Distributions*, 8(3): 181-192.
- Olesen, J.M., Bascompte, J., Dupont, Y.L. y Jordano, P. 2007. The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50): 19891-19896.
- Olesen, J.M., Bascompte, J., Elberling, H. y Jordano, P. 2008. Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology*, 89(6): 1573-1582.
- Ollerton, J., Winfree, R. y Tarrant, S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals?. *Oikos*, 120(3): 321-326.
- Paini, D.R. 2004. Impact of the introduced honey bee (*Apis mellifera*) (Hymenoptera: Apidae) on native bees: A review. *Austral Ecology*, 29(4): 399–407.
- Paini, D.R. y Roberts, J.D. 2005. Commercial honey bees (*Apis mellifera*) reduce the fecundity of an Australian native bee (*Hylaeus alcyoneus*). *Biological Conservation*, 123(1): 103–112.

- Paton, D.C. 1996. Overview of feral and managed honeybees in Australia. Australian Nature Conservation Agency, Canberra, Australia.
- Paton, D. 1997. Honey bees *Apis mellifera* and the disruption of plant-pollinator systems in Australia. *Victorian Naturalist*, 114: 23-29.
- Pauw, A. 2007. Collapse of a pollination web in small conservation areas. *Ecology*, 88(7): 1759-1769.
- Pedro, S.D.M. y Camargo, J.D. 1991. Interactions on floral resources between the Africanized honey bee *Apis mellifera* L. and the native bee community (Hymenoptera: Apoidea) in a natural "cerrado" ecosystem in southeast Brazil. *Apidologie*, 22(4): 397-415.
- Pengelly, C.J. y R.V. Cartar. 2010. Forest Ecology and Management Effects of variable retention logging in the boreal forest on the bumble bee-influenced pollination community, evaluated 8 – 9 years post-logging. *Forest Ecology and Management*, 260: 994–1002.
- Pérez Rosales, V. 1859. Ensayo sobre Chile. Librería del Ferrocarril, Santiago de Chile, Chile.
- Plischuk, S., Martín-Hernández, R., Prieto, L., Lucía, M., Botías, C., Meana, Abrahamovich, A.H, Lange, C. y Higes, M. 2009. South American native bumblebees (Hymenoptera: Apidae) infected by *Nosema ceranae* (Microsporidia), an emerging pathogen of honeybees (*Apis mellifera*). *Environmental Microbiology Reports*, 1(2): 131-135.
- Pohl, M., Alig, D., Körner, C. y Rixen, C. 2009. Higher plant diversity enhances soil stability in disturbed alpine ecosystems. *Plant and Soil*, 324(1): 91-102.

- Porrini, M.P., Porrini, L.P., Garrido, P.M., Porrini, D.P., Muller, F., Nuñez, L.A et al. 2017. *Nosema ceranae* in South American native stingless bees and social wasp. *Microbial Ecology*, 1-4.
- Posey, D.A. y Camargo, J.M.F. 1985. Additional notes on the classification and knowledge of stingless bees (Meliponinae, Apidae, Hymenoptera) by the Kayapó Indians of Gorotire, Pará, Brazil. *Annals of the Carnegie Museum*, 54: 247-274.
- 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 & evolution*, 25(6): 345-353.
- R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en: [www.R-project.org](http://www.R-project.org).
- Reque J.A., Sarasola M., Gyenge J. y Fernández, M.E. 2007. Caracterización silvícola de ñirantales del norte de la Patagonia para la gestión forestal sostenible. *Bosque (Valdivia)*, 28(1): 33-45.
- Requier, F., Odoux, J.F., Tamic, T., Moreau, N., Henry, M., Decourtye, A, y Bretagnolle, V. 2015. Honey bee diet in intensive farmland habitats reveals an unexpectedly high flower richness and a major role of weeds. *Ecological Applications*, 25(4): 881-890.
- Richman, S.K., Irwin, R.E., Nelson, C.J. y Bronstein, J.L. 2017. Facilitated exploitation of pollination mutualisms: fitness consequences for plants. *Journal of Ecology*, 105(1): 188-196.
- Rodríguez, A. y Kouki, J. 2015. Emulating natural disturbance in forest management enhances pollination services for dominant *Vaccinium* shrubs in boreal pine-dominated forests. *Forest Ecology and Management*, 350: 1-12.

- Roig-Alsina, A. y Aizen, M.A. 1996. *Bombus ruderatus* Fabricius, un nuevo *Bombus* para la Argentina (Hymenoptera: Apidae). *Physis*, 5: 49–50.
- Romey, W.L., Ascher, J.S., Powell, D.A. y Yanek, M. 2007. Impacts of logging on midsummer diversity of native bees (Apoidea) in a northern hardwood forest. *Journal of the Kansas entomological society*, 80(4): 327-338.
- Rosseel, Y. 2012. Lavaan: An R package for structural equation modeling and more. Version 0.5–12 (BETA). *Journal of statistical software*, 48(2): 1-36.
- Roubik, D.W. 1991. Aspects of Africanized honey bee ecology in tropical America. Pp. 259-281 en Spivak, M., Fletcher, D.J.C. y Breed, M.D. (eds.), *The "African" honey bee*. Westview Press, California, Estados Unidos.
- Roubik, D.W. 1993. Tropical pollinators in the canopy and understory: field data and theory for stratum “preferences”. *Journal of Insect Behavior*, 6(6): 659-673.
- Roubik, D.W. 2009. Ecological impact on native bees by the invasive Africanized honey bee. *Acta Biológica Colombiana*, 14(2): 115-124.
- Roubik, D.W. y Villanueva-Gutiérrez, R. 2009. Invasive Africanized honey bee impact on native solitary bees: a pollen resource and trap nest analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 98(1): 152-160.
- Rusch V.E., Rusch G.M., Gojman A.P., Varela S., Claps L. 2017. Ecosystem services to support environmental and socially sustainable decision-making. *Ecología Austral*, 27:162–176.
- Russo, L. 2016. Positive and negative impacts of non-native bee species around the world. *Insects*, 7(4): 69.
- Rust, R.W. 1979. Pollination of *Impatiens capensis*: pollinators and nectar robbers. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 52: 297–308.

- Sáez, A., Morales, C.L., Ramos, L.Y. y Aizen, M.A. 2014. Extremely frequent bee visits increase pollen deposition but reduce drupelet set in raspberry. *Journal of Applied Ecology*, 51(6): 1603-1612.
- Samejima, H., Marzuki, M., Nagamitsu, T. y Nakasizuka, T. 2004. The effects of human disturbance on a stingless bee community in a tropical rainforest. *Biological Conservation*, 120(4): 577-587.
- Sánchez-Bayo, F. y Wyckhuys, K.A. 2019. Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological conservation*, 232: 8-27.
- Sanguinetti, A. y Singer, R.B. 2014. Invasive bees promote high reproductive success in Andean orchids. *Biological Conservation*, 175: 10–20.
- Santos, G.M. de M., Aguiar, C.M.L., Genini, J., Martins, C.F., Zanella, F.C.V. y Mello, M.A.R. 2012. Invasive Africanized honeybees change the structure of native pollination networks in Brazil. *Biological Invasions*, 14(11): 2369-2378.
- Sax, D.F. y Gaines, S.D. 2008. Species invasions and extinction: the future of native biodiversity on islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (Supplement 1): 11490-11497.
- Schlindwein, C., Wittmann, D., Martins, C.F., Hamm, A., Siqueira, J.A., Schiffler, D. y Machado, I.C. 2005. Pollination of *Campanula rapunculus* L. (Campanulaceae): How much pollen flows into pollination and into reproduction of oligolectic pollinators?. *Plant Systematics and Evolution*, 250(3): 147-156.
- Sedlacek, J., Schmid, B., Matthies, D. y Albrecht, M. 2012. Inbreeding depression under drought stress in the rare endemic *Echium wildpretii* (Boraginaceae) on Tenerife, Canary Islands. *Plos One*, 7: e47415.

- Shavit, O., Dafni, A. y Ne'eman, G. 2009. Competition between honeybees (*Apis mellifera*) and native solitary bees in the Mediterranean region of Israel— Implications for conservation. *Israel Journal of Plant Sciences*, 57(3): 171–183.
- Shorthouse, DP. 2010. SimpleMappr, an online tool to produce publication-quality point maps. <https://www.simplemappr.net>.
- Sih, A. y Baltus, M.S. 1987. Patch size, pollinator behavior, and pollinator limitation in catnip. *Ecology*, 68(6): 1679–1690.
- Simpson, E.H. 1949. Measurement of diversity. *Nature*, 163(4148): 688.
- Speziale, K.L., Ruggiero, A. y Ezcurra, C. 2010. Plant species richness–environment relationships across the Subantarctic–Patagonian transition zone. *Journal of biogeography*, 37(3): 449–464.
- Steffan-Dewenter, I. y Tschardt, T. 2000. Resource overlap and possible competition between honey bees and wild bees in central Europe. *Oecologia*, 122(2): 288–296.
- Stein, K., Stenchly, K., Coulibaly, D., Pauly, A., Dimobe, K., Steffan-Dewenter, I., Konate, S., Goetze, D., Porembski, S. y Linsenmair, K.E. 2018. Impact of human disturbance on bee pollinator communities in savanna and agricultural sites in Burkina Faso, West Africa. *Ecology and evolution*, 8(13): 6827–6838.
- Stout, J.C. y Goulson, D. 2001. The use of conspecific and interspecific scent marks by foraging bumblebees and honeybees. *Animal behavior*, 62(1): 183–189.
- Stout, J.C., Kells, A.R., y Goulson, D. 2002. Pollination of the invasive exotic shrub *Lupinus arboreus* (Fabaceae) by introduced bees in Tasmania. *Biological Conservation*, 106(3): 425–434.
- Stout, J.C. y Morales, C.L. 2009. Ecological impacts of invasive alien species on bees. *Apidologie*, 40(3): 388–409.

- Sugden, E.A. y Pyke, G.H. 1991. Effects of honey bee on colonies of *Exoneura asimilliana*, an Australian native bee. *Australian Journal of Ecology*, 16: 171–181.
- Sugiura, S. 2016. Impacts of introduced species on the biota of an oceanic archipelago: the relative importance of competitive and trophic interactions. *Ecological research*, 31(2): 155-164.
- Tehel, A., Brown, M.J. y Paxton, R.J. 2016. Impact of managed honey bee viruses on wild bees. *Current Opinion in Virology*, 19: 16–22.
- Thoenes, S.C. 1993. Fatal attraction of certain large-bodied native bees to honey bee colonies. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 66: 210–13.
- Thomson, D. 2004. Competitive interactions between the invasive European honey bee and native bumble bees. *Ecology*, 85(2): 458–470.
- Thomson, D.M. 2016. Local bumble bee decline linked to recovery of honey bees, drought effects on floral resources. *Ecology Letters*, 19(10): 1247-1255.
- Torné-Noguera, A., Rodrigo, A., Osorio, S. y Bosch, J. 2016. Collateral effects of beekeeping : Impacts on pollen-nectar resources and wild bee communities. *Basic and Applied Ecology*, 17(3): 199-209.
- Torretta, J.P., Medan, D. y Abrahamovich, A.H. 2006. First record of the invasive bumblebee *Bombus terrestris* (L.) (Hymenoptera, Apidae) in Argentina. *Transactions of the American Entomological Society*, 132(3): 285-289.
- Traveset, A. y Richardson, D.M. 2006. Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(4): 208-216.
- Traveset, A., Heleno, R., Chamorro, S., Vargas, P., McMullen, C.K., Castro-Urgal, R., Nogales, M., Herrera, H.W. y Olesen, J.M. 2013. Invaders of pollination networks in the Galápagos Islands: emergence of novel communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1758): 20123040.

- Traveset, A. y Richardson, D.M. 2014. Mutualistic Interactions and Biological Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45: 89–113.
- Valido, A., Dupont, Y.L. y Hansen, D.M. 2002. Native birds and insects, and introduced honey bees visiting *Echium wildpretii* (Boraginaceae) in the Canary Islands. *Acta Oecologica*, 23(6): 413-419.
- Valido, A., Dupont, Y.L. y Olesen, J.M. 2004. Bird–flower interactions in the Macaronesian islands. *Journal of Biogeography*, 31: 1945–1953.
- Valido, A., Rodríguez-Rodríguez, M.C. y Jordano, P. 2011. Interacciones entre plantas y polinizadores en el Parque Nacional del Teide: Consecuencias ecológicas de la introducción masiva de abeja doméstica (*Apis mellifera*, Apidae). Pp. 205-231 en Ramírez, L., Asensio, B. (eds.). *Proyectos de investigación en parques nacionales: 2007-2010*, Organismo Autónomo de Parques Nacionales, España.
- Valido, A., Rodríguez-Rodríguez, M.C. y Jordano, P. 2014. Impacto de la introducción de la abeja doméstica (*Apis mellifera*, Apidae) en el Parque Nacional del Teide (Tenerife, Islas Canarias). *Ecosistemas*, 23(3): 58–66.
- Valido, A., Rodríguez-Rodríguez, M.C. y Jordano, P. 2019. Honeybees disrupt the structure and functionality of plant-pollinator networks. *Scientific Reports*, 9(1): 1-11.
- Vaughton, G. 1996. Pollination disruption by European honeybees in the Australian bird-pollinated shrub *Grevillea barklyana* (Proteaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 200(1–2): 89–100.
- Vázquez, D.P. y Simberloff, D. 2002. Ecological specialization and susceptibility to disturbance: conjectures and refutations. *The American Naturalist*, 159(6): 606-623.

- Vázquez, D.P. y Aizen, M.A. 2004. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant–pollinator interactions. *Ecology*, 85: 1251–1257
- Vázquez, D.P. y Simberloff, D. 2004. Indirect effects of an introduced ungulate on pollination and plant reproduction. *Ecological Monographs*, 74(2): 281-308.
- Vázquez, D.P., Blüthgen, N., Cagnolo, L. y Chacoff, N.P. 2009. Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review. *Annals of botany*, 103(9): 1445-1457.
- Vicens, N. y Bosch, J. 2000. Weather-Dependent Pollinator Activity in an Apple Orchard, with Special Reference to *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Megachilidae and Apidae). *Environmental Entomology*, 29: 413–420.
- 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(4): 1043-1060.
- Waters, S.M., Fisher, S.E. y Hille Ris Lambers, J. 2014. Neighborhood-contingent indirect interactions between native and exotic plants: multiple shared pollinators mediate reproductive success during invasions. *Oikos*, 123(4): 433-440.
- Weller, S.G. 1981. Fecundity in populations of *Oxalis alpina* in southeastern Arizona. *Evolution*, 35(1): 197–200.
- Whelan, R.J., Ayre, D.J. y Beynon, F.M. 2009. The birds and the bees: Pollinator behaviour and variation in the mating system of the rare shrub *Grevillea macleayana*. *Annals of Botany*, 103(9): 1395–1401.
- Whigham, D. F. 2004. Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35:583–621.

- Winfree, R., Aguilar, R., Vázquez, D.P., LeBuhn, G. y Aizen, M.A. 2009. A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology*, 90(8): 2068-2076.
- Zarlavsky, G.E. 2014. *Histología vegetal: técnicas simples y complejas*. Gráfica Arte, Buenos Aires, Argentina.
- Zuloaga, F.O. y Belgrano, M.J. 2017. *Flora Argentina: Flora Vascular de La República Argentina*. Disponible en: [www.floraargentina.edu.ar](http://www.floraargentina.edu.ar).
- Zurbuchen, A., Landert, L., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S. y Dorn, S. 2010. Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biological Conservation*, 143(3): 669-676.