



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

TESIS DE DOCTORADO EN BIOLOGIA

“Mejoramiento del servicio ecosistémico de polinización para el aumento la producción de semillas de alfalfa (*Medicago sativa*) en el Valle inferior del Río Colorado”

Joana Haedo

Bahía Blanca

Argentina

Año 2024

PREFACIO

Esta Tesis se presenta como parte de los requisitos para optar al grado Académico de Doctor en Biología, de la Universidad Nacional del Sur y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad u otra. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en el ámbito del Centro de Recursos Naturales Renovables de la Zona Semiárida (CERZOS) perteneciente al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y la Universidad Nacional del Sur (UNS) durante el período comprendido entre el 01 de abril del 2018 y el 1 de marzo del 2024, bajo la dirección de Doctor Juan Pablo Torretta, Investigador independiente del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y docente de la Universidad de Buenos Aires; y la co-dirección del Doctor Hugo Javier Marrero, Investigador adjunto del CONICET.



Licenciada en Ciencias Biológicas Joana P. Haedo



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR
Secretaría General de Posgrado y Educación Continua

La presente tesis ha sido aprobada el/...../....., mereciendo
la calificación de (.....)

Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia
Universidad Nacional del Sur

Índice

Introducción.....	5
El servicio de polinización en cultivos.....	5
El cultivo de alfalfa: breve introducción	7
Objetivos de la tesis	12
1. Servicio de polinización de alfalfa en el Valle Inferior del Río Colorado.....	14
1.1. Introducción.....	14
1.1.1. Estimación del servicio de polinización en un cultivo de alfalfa mediante la cuantificación de flores disparadas.....	15
1.2. Objetivos e hipótesis.....	16
1.3. Metodología.....	17
1.3.1. Sitios de estudio.....	17
1.3.2. Ensayos de polinización	18
1.3.3. Flores disparadas	20
1.3.4. Análisis estadístico	20
1.4. Resultados.....	21
1.4.1. Dependencia de polinizadores y déficit de polinización.....	21
1.4.2. Cantidad de visitas simuladas y producción de vainas	23
1.4.3. Flores disparadas y producción de vainas	24
1.5. Discusión	25
1.5.1. Dependencia de polinización y déficit de polinización	25
1.5.2. Cantidad de visitas simuladas y producción de frutos.....	26
1.5.3. Flores disparadas y producción de vainas	26
1.6. Conclusión.....	28
2. Polinizadores de la alfalfa en el Valle Inferior del Río Colorado	29
2.1. Introducción.....	29
2.2. Objetivos e hipótesis.....	31
2.3. Metodología.....	31
2.3.1. Sitios de estudio.....	31
2.3.2. Censos de polinizadores.....	32
2.3.3. Análisis estadístico	32
2.4. Resultados.....	33
2.4.1. Censos de polinizadores.....	33
2.4.2. Déficit de polinización y polinizadores.....	34

2.5.	Discusión	37
2.5.1.	Déficit de polinización y <i>M. rotundata</i>	37
2.5.2.	Déficit de polinización y <i>A. mellifera</i>	38
2.5.3.	Déficit de polinización y abejas silvestres	39
2.6.	Conclusión.....	40
3.	Efectividad de las especies de abejas en la polinización de alfalfa.....	41
3.1.	Introducción.....	41
3.2.	Objetivos e hipótesis.....	42
3.3.	Materiales y métodos	43
3.3.1.	Definición del paisaje de efectividad	43
3.3.2.	Estimación de los componentes y subcomponentes.....	44
3.3.3.	Análisis estadístico	45
3.4.	Resultados.....	46
3.4.1.	Diferencias entre componentes y subcomponentes	46
3.4.2.	Paisaje de efectividad de la polinización.....	48
3.4.3.	Importancia relativa de los subcomponentes y componentes.....	50
3.5.	Discusión	51
3.5.1.	Contribución relativa de subcomponentes y componentes.....	53
3.5.2.	Implicaciones del paisaje de efectividad para la gestión de la polinización de cultivos... 54	
3.6.	Conclusión.....	55
4.	Reservorios de biodiversidad en agroecosistemas: el papel de los bordes de cultivo.....	56
4.1.	Introducción.....	56
4.2.	Objetivos e hipótesis.....	57
4.3.	Metodología.....	58
4.3.1.	Sitios de estudio	58
4.3.2.	Censos de polinizadores.....	58
4.3.3.	Abundancia relativa de las especies de plantas.....	58
4.3.4.	Índices de diversidad.....	59
4.3.5.	Construcción de las redes de interacción planta-polinizador.....	59
4.3.6.	Análisis estadístico	60
4.4.	Resultados.....	61
4.5.	Censos de polinizadores.....	61
4.5.1.	Abundancia relativa de las especies de plantas.....	62
4.5.2.	Índices de diversidad.....	62

4.5.3.	Abundancia y diversidad de abejas en el borde y el cultivo	63
4.5.4.	Redes de interacción planta – polinizador	65
4.5.5.	Efectos del borde sobre las visitas del cultivo	65
4.6.	Discusión	66
4.7.	Conclusión	68
	Conclusión	69
	Bibliografía	71
	Anexo 1	84
	Anexo 2	91
	Anexo 3	101
	Anexo 4	111

Introducción

El servicio de polinización en cultivos

La polinización es esencial para mantener el equilibrio de nuestros ecosistemas naturales y agroecosistemas, constituyendo una pieza clave en la producción agrícola. Este proceso consiste en la transferencia de polen desde las anteras hacia los estigmas, ya sea dentro de la misma flor o entre flores de la misma especie, posibilitando la fecundación y posterior formación de frutos y semillas (Ollerton, 1999). Si bien existen plantas que pueden ser polinizadas por agentes abióticos, alrededor del 90% de las angiospermas dependen de la polinización mediada por animales, en particular insectos (Ollerton, 1999). En el contexto de los agroecosistemas, la polinización biótica es vital. Cerca del 70% de los cultivos destinados al consumo humano, entre los que se incluyen verduras, frutas, semillas, “frutos secos” y especias, necesitan de este servicio ecosistémico para mejorar tanto la cantidad como la calidad de su producción (Klein et al., 2007). Desde una perspectiva monetaria, la contribución de los insectos polinizadores se estimó en unos 153 mil millones de euros para la producción anual del 2005 (Gallai et al., 2009). Este servicio es particularmente crítico en países con una fuerte producción comercial de cultivos como café, cacao, almendras y soja, donde la polinización mediada por insectos ha demostrado incrementar significativamente el rendimiento. En las últimas dos décadas, se ha observado un crecimiento sostenido en la extensión de tierras agrícolas destinadas a cultivos dependientes de la polinización, una tendencia que sigue en alza, con incrementos significativos en la superficie cultivada (Aizen et al., 2022). Este crecimiento en producción implica una demanda creciente del servicio de polinización (Lautenbach et al., 2012).

En la mayoría de los cultivos, el servicio de polinización es proporcionado tanto por abejas silvestres como por abejas manejadas. Sin embargo, para ciertos cultivos, otros insectos no relacionados con las abejas (por ejemplo, ciertas especies de dípteros) desempeñan un papel igualmente significativo (Rader et al. 2016). Entre las abejas manejadas, la abeja melífera (*Apis mellifera* L.) es la especie más ampliamente utilizada para la polinización de cultivos. Sin embargo, existen al menos 17.000 especies de abejas silvestres en todo el mundo (Michener, 2007). Varias de estas especies frecuentan las flores de algunos cultivos (Delaplane y Mayer, 2000; Klein et al., 2007) y aportan significativamente a su polinización. Además, para ciertos cultivos como el tomate, las cerezas, la alfalfa, el almendro y el arándano, también se recurre al manejo de especies de abejas sociales (*Bombus* spp. y algunas especies de Meliponini) y solitarias (*Centris* spp., *Megachile rotundata* (Fabricius), *Nomia melanderi* Cockerell, *Osmia* spp. y *Xylocopa* spp.) (Delaplane y Mayer, 2000).

Es importante destacar que las abejas silvestres pueden ser polinizadores más efectivos que las abejas manejadas (Garibaldi et al., 2013). Esta mayor efectividad se atribuye, en parte, al comportamiento de forrajeo diferencial de las distintas especies. Diferentes especies de abejas exhiben diferentes patrones de visita floral que se complementan tanto espacial como temporalmente, por lo que una alta diversidad de abejas contribuye a un aumento en el éxito de la polinización en los cultivos (Hoehn et al., 2008; Blüthgen y Klein, 2011). En cultivos como la manzana, por ejemplo, se ha descubierto que una variedad diversa de polinizadores contribuye de manera aditiva a la polinización a través de varias

dimensiones de nicho, enfatizando la importancia tanto de la complementariedad como de la redundancia para garantizar servicios de polinización estables (Miñarro y García, 2018). Adicionalmente, se ha evidenciado un fenómeno de facilitación entre distintas especies de abejas que coexisten en el mismo cultivo. Un ejemplo de esta dinámica se encuentra en los cultivos de girasol (*Helianthus annuus* L.), donde se reporta que la presencia de una amplia diversidad y abundancia de abejas silvestres mejora significativamente la eficiencia polinizadora de la abeja melífera. Este efecto es resultado de interacciones conductuales entre especies que aumentan la probabilidad de que las abejas melíferas se desplacen de plantas masculinas a femeninas, optimizando así la transferencia de polen (Greenleaf y Kremen, 2006). Diversos estudios han demostrado la importancia de mantener conjuntos diversos de polinizadores en los cultivos (Rogers et al., 2014; Garibaldi et al., 2016). Sin embargo, actualmente estamos enfrentando una crisis de polinizadores silvestres, caracterizada por la disminución de la diversidad de insectos debido principalmente a la pérdida de hábitats de alimentación y nidificación (Biesmeijer et al., 2006; Carvalheiro et al., 2013; Potts et al., 2010; Zattara y Aizen, 2021). Por otro lado, el crecimiento de las poblaciones de abejas manejadas, como *Apis mellifera*, es considerablemente más lento que el aumento del área cultivada con cultivos que dependen de la polinización, lo que significa que las abejas manejadas por sí solas no pueden satisfacer la creciente demanda de servicios de polinización a nivel mundial (Garratt et al., 2021). Esta situación se ha denominado como la "crisis global de polinización". Para abordar esta crisis, se proponen diversas estrategias de manejo, como aumentar la abundancia de especies de abejas manejadas y gestionar hábitats para preservar a los polinizadores silvestres (Garibaldi et al., 2017, Torretta et al. 2023). Es así como la gestión integrada de especies de abejas manejadas y ensambles de polinizadores silvestres se considera la práctica recomendada para obtener un servicio de polinización óptimo en los cultivos (Garibaldi et al., 2014; Isaacs et al., 2017).

La producción de hábitats para polinizadores enfrenta desafíos significativos debido a la reducción de la diversidad floral en agroecosistemas, efecto de la intensificación agrícola y de los cambios en el uso del suelo. Esta disminución impacta negativamente sobre la diversidad de polinizadores al disminuir la diversidad y disponibilidad de hábitats y recursos esenciales para estos, tales como polen, néctar y sitios de nidificación (Holzschuh et al., 2007; Gossner et al., 2016; Kremen et al., 2007). En los ambientes agrícolas, los espacios seminaturales adyacentes a los cultivos, como, por ejemplo, los bordes de cultivo se destacan como importantes reservorios de biodiversidad (Hendrickx et al., 2007; Billeter et al., 2008; Sáez et al., 2014; Herrera et al., 2017). Sin embargo, aún se comprende poco cómo y en qué escalas espacio temporales el mantenimiento de una alta diversidad de flores en los bordes de cultivo se traduce en mejores servicios de polinización en los cultivos adyacentes (Albrecht et al., 2020). Fenómenos como el "desbordamiento funcional" explicarían un aumento de la abundancia y diversidad de polinizadores en los cultivos adyacentes como consecuencia de un aumento de estos en los bordes (Morandin y Kremen 2013; Kremen et al. 2019). Sin embargo, hipótesis como la del "concentrador" sugieren que al menos en una ventana de tiempo, podría haber competencia entre las plantas del borde de cultivo y el cultivo adyacente por los polinizadores (Kremen et al. 2019). Por consiguiente, resulta esencial no solo preservar la biodiversidad en estos ambientes seminaturales, sino también implementar un manejo espacial y temporal adecuado. Para que las practicas sean viables, es fundamental evitar percibir los bordes únicamente como "proveedores de servicios" entendiendo el sistema borde-cultivo como un sistema en continua interacción, donde la polinización del cultivo emerge de esta dinámica. Esto incluye también conocer el sistema reproductivo de las plantas de los bordes, los insectos que la visitan y como estos interactúan con el cultivo. El

mantenimiento de redes de interacción planta- polinizador complejas en los agroecosistemas pueden favorecer la reproducción tanto de las plantas del borde como el cultivo propiamente dicho (citas). Además, la detección de especies de plantas especies clave para los polinizadores, son fundamentales para el mantenimiento de la biodiversidad (Russo et al. 2013; Sutter et al., 2017). Un manejo dinámico de los bordes debe incluir acciones estudiadas y evaluadas con el fin de aprovechar de manera sostenible las contribuciones de la naturaleza a las personas.

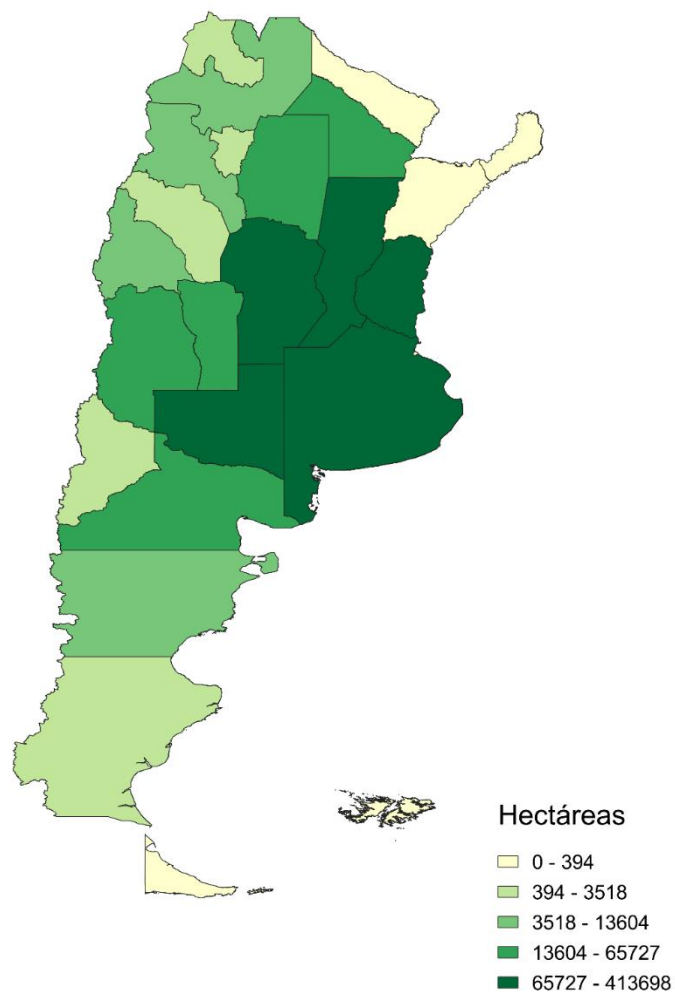
Esta tesis, se enfocó en el estudio del servicio de polinización de una especie altamente dependiente de la polinización por insectos y de gran importancia económica para la región del Valle Inferior del Rio Colorado, la alfalfa (*Medicago sativa* L.).

El cultivo de alfalfa: breve introducción

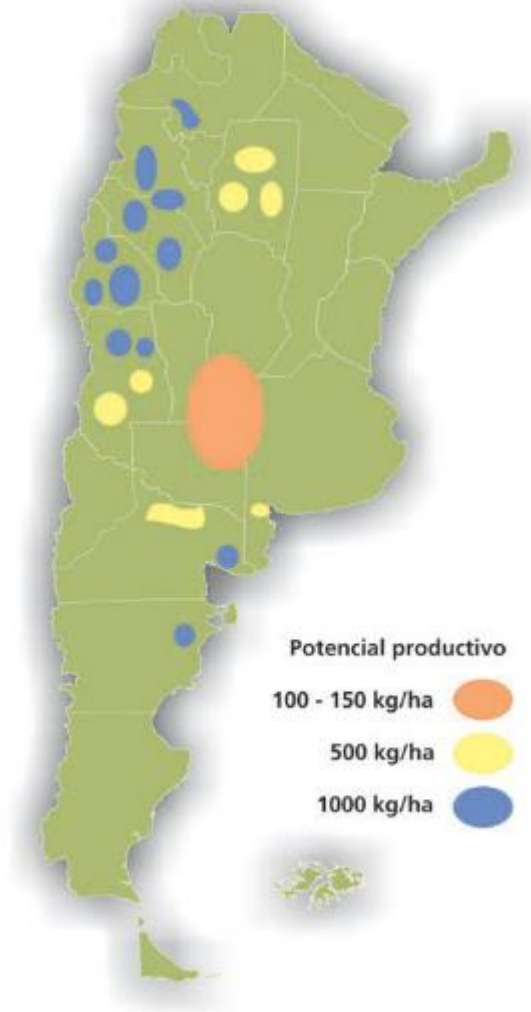
La alfalfa (*Medicago sativa*), una leguminosa perenne originaria del Cáucaso, el noroeste de Irán y el noreste de Turquía, ha sido adoptada globalmente como forraje para ganado (Bouton, 2012), con un cultivo estimado en alrededor de 30 millones de hectáreas a nivel mundial (Monfreda et al., 2008). Esta expansión global se debe a su alto valor nutricional y a su capacidad para fijar nitrógeno, ya que cuenta con un contenido de proteína bruta de entre 15 y 22%, y una fijación de nitrógeno que promedia los 200 kg por año por hectárea (USDA National Agricultural Statistics Service). Estas características, junto con su capacidad de sobrevivir en condiciones de escasez de agua, la convierte en un forraje de alta calidad que reduce los costos de fertilización y mejora la nutrición de los animales (Bouton, 2012). En Argentina, según el último censo agropecuario, la superficie total implantada con alfalfa fue de 1,5 millones de hectáreas concentradas principalmente en las provincias de Córdoba, Santa Fe, Buenos Aires y La Pampa, destacándose como la principal forrajera perenne (Fig. 1a, Censo Agropecuario 2018, INDEC, Argentina). La alfalfa juega un rol esencial en los sistemas agrícolas pastoriles, no solo por su valor indirecto al alimentar al ganado, sino también por su contribución directa a través de la producción de semillas y heno, lo que fomenta la diversificación agrícola y fortalece la sostenibilidad económica de los productores. Sin embargo, la producción de semillas tiene requerimientos climáticos y de manejo del cultivo específicos, por lo que no todas las áreas donde la alfalfa se cultiva como forraje son propicias para la producción de semillas, lo que genera un desbalance entre la demanda y la oferta de estas (Fig. 1b).

Fig.1. El cultivo de alfalfa en Argentina. (a) Alfalfa como forrajera. Superficie implantada en hectáreas por provincia, las provincias pintadas con verdes más oscuros son las que poseen una mayor superficie de alfalfa implantada. Los datos fueron obtenidos del Censo Nacional Agropecuario, 2018 (INDEC). Para construir el mapa, se sumaron las hectáreas correspondientes a alfalfa pura y alfalfa consociada para cada provincia. (b) Áreas de producción de semillas de alfalfa, extraído de Basigalup, (2007). En el mapa se muestran los rendimientos potenciales en kg/ha de cada área según los autores del libro.

a)



b)

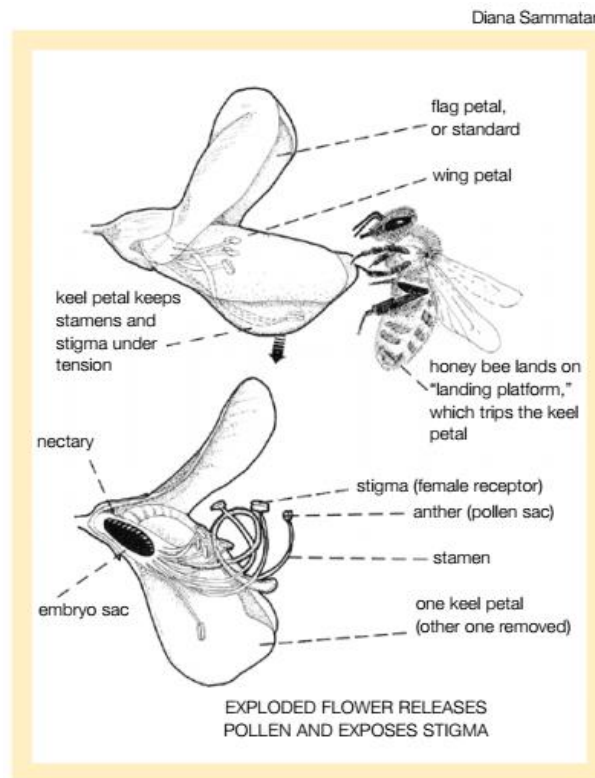


A nivel mundial, la producción de semillas de alfalfa es muy importante en regiones como el noroeste de Estados Unidos, el suroeste de Canadá y el norte de China, donde la demanda es atendida por una industria especializada que genera semillas de alta calidad para mercado interno y para exportación (Pitts-Singer, 2008). En Argentina, la producción de semillas de alfalfa ha sido tradicionalmente de importancia secundaria frente a la producción de forraje, sumado a que las regiones aptas para el cultivo de alfalfa para forraje no necesariamente coinciden con aquellas óptimas para una producción eficiente de semillas. En consecuencia, el mercado nacional se abastece en forma irregular de una producción de semillas aleatoria, de bajos rendimientos y de usualmente baja calidad (Basigalup, 2007). Por lo tanto, la demanda interna no se satisface completamente, lo que ha llevado a la importación de 1300 a 2500 toneladas anuales entre 2018 y 2023 (INDEC, 2024). Esta situación no solo habla de un déficit de producción sino también plantea riesgos fitosanitarios asociados a la introducción de especies de hierbas exóticas y semillas transgénicas (Gerlach, 1997; Greene et al., 2015; Renzi et al., 2018). Más del 60% de la semilla importada de alfalfa proviene de países que tienen aprobados los eventos J101 y J163 comercializados como alfalfa RR-Roundup^(R) (resistentes al glifosato) (Renzi et al. 2018; GM aproval database 2024). Hasta el año 2018 dichos eventos biotecnológicos estaban prohibidos en Argentina, pero se comercializaban ilegalmente causando problemas debido a la falta de regulación y el cruzamiento indeseado con variedades no transgenicas (La Nación 2016). Es por ello por lo que, en 2018, se consideró necesario contar con normas y

protocolos de detección de eventos biotecnológicos en alfalfas convencionales y establecer tolerancias mínimas de los mismos aprobando la comercialización de estos eventos (Resolución 33/2018, Secretaría de Alimentos y Bioeconomía, Ministerio de Agroindustria, Argentina). La existencia de un mercado que consume más de lo que produce, indica claramente que el desarrollo de una industria especializada no sólo es posible sino también necesaria (Basigalup, 2007). La disponibilidad de nuevas y mejores variedades de alfalfa es crucial, especialmente aquellas adaptadas a las condiciones locales de suelo, clima, manejo, plagas y enfermedades (Basigalup, 2003). El Valle Inferior del Río Colorado es una de las principales regiones productoras de alfalfa en Argentina. Durante la última década, aportó el 70% de la producción nacional de semilla fiscalizada de alfalfa, con un promedio de 1000 toneladas por año (Lucanera et al., 2017; 2018; 2019; 2020; 2021; 2022).

La producción de semilla de alfalfa depende en gran medida de la polinización biótica, debido a su mecanismo de polinización que requiere de visitantes florales, principalmente abejas, que “disparen” las flores (Bohart, 1957; Aluri y Reddi, 1995; Delaplane y Mayer, 2000; Alemán et al., 2014). Las flores de alfalfa son de tipo papilionácea, con sus ciclos fértiles (androceo y gineceo) encerrados dentro de la quilla, exponiéndose solo cuando un polinizador presiona la corola y dispara la flor (Fig. 2, Delaplane y Mayer, 2000). Una vez disparada, la flor se marchita en un lapso de una a dos horas, a diferencia de las flores no disparadas que pueden permanecer abiertas de tres días a una semana (Hanson, 1961; Chen et al., 2018). Además, la viabilidad del polen disminuye significativamente luego del disparo, pasando de un 57-40% al 30%, en el lapso de dos horas (Chen et al., 2018; Brunet et al., 2019). Este mecanismo de polinización explosivo libera una gran cantidad de polen que se adhiere al visitante floral, facilitando tanto la autopolinización (autogamia) como la polinización cruzada (alogamia y/o geitonogamia). Sin embargo, la mayoría de las plantas de alfalfa son parcialmente autoincompatibles y parcialmente autoestériles (Brink y Cooper, 1936; Cooper y Brink, 1940). Esto se debe a la presencia de mecanismos que inhiben la autofertilización, especialmente a través de interacciones tubo polínico-óvulo, y a una mayor frecuencia de aborto post-fertilización de óvulos provenientes de autofertilización en comparación con los provenientes de polinización cruzada (Cooper y Brink, 1940; Viands et al., 1988). Generalmente, la polinización cruzada en la alfalfa resulta en una mayor producción de vainas y un aumento en el número de semillas por vaina, comparado con la autopolinización (Piper, 1914; Cooper y Brink, 1940; Chen et al., 2018; Dietrich Mabin et al., 2021). Es por ello, que un manejo de la polinización adecuado, con las especies de polinizadores efectivos en las abundancias requeridas, es necesario para obtener buenos rendimientos de semilla en los cultivos de alfalfa.

Fig. 2. Mecanismo de polinización explosivo de las flores de alfalfa. Imagen perteneciente a Diana Sammataro, obtenida de Mavek et al. (2010). Los tamaños relativos de la flor y la abeja están modificados para que la imagen sea fácilmente entendible.



La polinización de la alfalfa en Argentina se ha beneficiado principalmente del uso de dos especies de abejas manejadas: la abeja cortadora de hojas de la alfalfa, *Megachile rotundata* (Fabricius), originaria de Asia, reconocida como una de las especies de polinizador de alfalfa más eficientes (Pitts-Singer y Cane, 2011) y *Apis mellifera*, la abeja de la miel. Mientras que la eficiencia de *A. mellifera* varía regionalmente y por el manejo de las colmenas (Reinhardt, 1952; Johansen, 1966), los nidos de *M. rotundata* ya no ingresan a Argentina desde 2011 debido a prohibiciones por riesgos fitosanitarios (Renzi et al., 2018). Por otro lado, la importancia de las abejas silvestres como polinizadores eficientes de alfalfa se reconoce cada vez más (Linsley, 1946; Bohart, 1958; Batra, 1976; Tasei et al., 1978; Watmough, 1999; Cane, 2002; Cane, 2008; Wang et al., 2012), aunque su contribución específica en Argentina aún no está bien documentada y requiere más investigación (Ochoa, 1980; Fernández, 2004; Basigalup, 2007). Dado el papel vital de los polinizadores en la producción de semillas de alfalfa y las limitaciones actuales en Argentina, es imperativo un estudio detallado del servicio de polinización proporcionado por especies silvestres en comparación con las manejadas, con miras a una producción de semillas de alfalfa más sostenible y autónoma en el país.

Objetivos de la tesis

Enfocando la atención en el Valle Inferior del Río Colorado (VIRC), esta tesis tiene como objetivo principal estudiar el estado actual del servicio de polinización en los cultivos de alfalfa de la región, así como conocer la contribución de las distintas especies de abejas y el aporte de la biodiversidad de los bordes de cultivo en dicho servicio. En primer lugar, se evaluó el sistema reproductivo de la especie y el déficit de polinización de los cultivos de la región. Asimismo, se identificaron a las especies de visitantes florales silvestres y se evaluó su contribución y efectividad en la polinización en comparación con las especies de abejas manejadas. Además, se evaluó el estado de conservación de los bordes de los cultivos de alfalfa en el VIRC, identificando las especies vegetales que son fundamentales para los polinizadores locales. A través de los resultados obtenidos, la tesis ofrece una visión integral que combina la investigación científica con aplicaciones prácticas para la agricultura y la conservación de la biodiversidad en el contexto de los servicios ecosistémicos.

En el primer capítulo, se detalla un panorama del estado actual del servicio de polinización de la alfalfa en el VIRC. Además, se presenta una metodología accesible que permitirá llevar a cabo estimaciones precisas del servicio de polinización a nivel de lote, con el objetivo de simplificar su aplicación por parte de los productores. Los capítulos dos y tres se centrarán en los polinizadores de la alfalfa, mediante un análisis exhaustivo de cómo las distintas especies de abejas influyen en la cantidad y calidad del servicio de polinización en los campos de alfalfa. Por último, en el capítulo cuatro, se profundizará en el hábitat de los polinizadores en el entorno inmediato de los cultivos, es decir, los bordes de cultivo.

1. Servicio de polinización de alfalfa en el Valle Inferior del Rio Colorado¹

1.1. Introducción

La crisis global de polinización, marcada por la disminución de las poblaciones de polinizadores (Potts et al., 2010) y el aumento en la dependencia del servicio de polinización en la agricultura (Lautenbach et al., 2012; Aizen et al., 2022), resalta la necesidad de garantizar la sostenibilidad de este servicio esencial para la producción de una gran cantidad de cultivos. Los cultivos que dependen de los polinizadores pueden experimentar déficits significativos en su rendimiento cuando no reciben suficiente polinización (Vaissière et al., 2011; Garibaldi et al. 2017). Para mitigar estos déficits de rendimiento, se han propuesto estrategias como la gestión del hábitat, el uso prudente de pesticidas y la implementación de polinizadores manejados (Blaauw y Isaacs, 2014; Park et al., 2015; Stanley et al., 2015; Stern et al., 2001; Geslin et al., 2017). Sin embargo, un desafío persistente es el monitoreo efectivo del servicio de polinización. A pesar de su importancia, la práctica de monitorear la polinización a nivel de parcela es poco frecuente (Garibaldi et al., 2020). La evaluación de la polinización implica no solo considerar la comunidad de polinizadores y sus interacciones con los cultivos, sino también evaluar su impacto en la producción de frutos y/o semillas, lo que permite una comparación efectiva de la importancia relativa y el impacto directo de los distintos polinizadores en el servicio de polinización. Una comprensión más profunda de estos aspectos es crucial para diseñar estrategias de medición y monitoreo a largo plazo (Melathopoulos et al., 2015; Hein, 2009; Breeze et al. 2021), lo que es esencial para abordar la crisis de polinización y asegurar la producción de cultivos dependientes de polinizadores.

A pesar de que la dependencia de la alfalfa por los polinizadores es ampliamente conocida debido a su mecanismo explosivo de polinización, en Argentina no hay estudios que evalúen el servicio de polinización de alfalfa a nivel de lote. Por ello, para comprender y mejorar el estado del servicio de polinización en cultivos de alfalfa, es crucial considerar varios aspectos fundamentales:

- Evaluar el grado de dependencia del cultivo a los polinizadores, definido como la proporción del rendimiento que se pierde en ausencia de polinización biótica (Layek et al., 2023). Esta dependencia se mide comparando el rendimiento bajo condiciones de polinización saturada (i.e. polinización óptima [Vaissière et al., 2011]) contra aquel obtenido al excluir a los polinizadores.
- Estimar el déficit de polinización en cada lote, es decir, la diferencia entre el rendimiento potencial en condiciones óptimas de polinización y el rendimiento real bajo las condiciones actuales (Vaissière et al., 2011). Este déficit puede originarse tanto por deficiencias en la

¹ Este capítulo ha sido publicado en:

Haedo, J.P., Graffigna, S., Martínez, L.C., Torretta, J.P., Marrero, H.J. 2022. Estimación del servicio de polinización en un cultivo de alfalfa (*Medicago sativa* L.) mediante la cuantificación de flores disparadas. *Ecol. Austral.* 32, 297–598

Haedo, J.P., Martínez, L.C., Graffigna, S., Marrero, H.J., Torretta, J.P. 2022. Managed and wild bees contribute to alfalfa (*Medicago sativa*) pollination. *Agric. Ecosyst. Environ.* 324, 107711.

cantidad como en la calidad del polen recibido, y depende de la frecuencia de visitas y la efectividad de los distintos grupos de polinizadores.

- Analizar el aporte específico de cada grupo de polinizadores al servicio de polinización del cultivo. Aunque la mayoría de los estudios se enfocan en la cantidad de colmenas de abejas melíferas asociadas al lote cultivado, es crucial medir la contribución real de los distintos grupos a través del monitoreo de las tasas de visita a las flores (Garibaldi et al., 2020). Esto incluye considerar las características intrínsecas del cultivo y el contexto externo, como la atracción de la vegetación vecina y las interacciones entre las especies de polinizadores (Rollin y Garibaldi, 2019). Además, hay que tener en cuenta que la eficiencia de los polinizadores en la deposición de polen puede variar entre especies, y un polinizador con alta tasa de visitas, pero baja eficiencia en la deposición de polen podría tener un impacto limitado o incluso negativo en el servicio de polinización, por lo que también es importante evaluar la efectividad de las especies (Eeraerts et al., 2020; Garratt et al., 2014; Sáez et al., 2014).

En este capítulo, se evaluará el estado del servicio de polinización de los lotes de alfalfa en el VIRIC, en primer lugar, evaluando la dependencia del cultivo de alfalfa a los polinizadores y, en segundo lugar, el déficit de polinización que presentan los lotes de estudio. Además, se presentará una propuesta de medición del estado del servicio de polinización mediante el conteo de flores disparadas. Mientras que el aporte de los distintos grupos de polinizadores se evaluará en los capítulos dos y tres.

1.1.1. Estimación del servicio de polinización en un cultivo de alfalfa mediante la cuantificación de flores disparadas.

Como se mencionó anteriormente, es necesario diseñar protocolos de medición y monitoreo a largo plazo del servicio de polinización para poder diseñar estrategias de manejo de los campos productivos (Hein, 2009; Melathopoulos et al., 2015; Breeze et al., 2021). Por lo general el monitoreo del estado del servicio de polinización se realiza mediante el análisis de la producción de frutos y/o semillas (Garibaldi et al., 2013), pero esto no permite detectar de manera temprana posibles problemas en la polinización. Para algunos cultivos, una manera de resolver este problema sería desarrollar metodologías que permitieran detectar “huellas evidentes” que los polinizadores dejan sobre las flores luego de visitarlas. Esto le permitiría al productor obtener estimaciones de polinización de una forma rápida y fácil.

Entre los cultivos cuya polinización se puede estimar a partir de evidencias de presencia de polinizadores se encontrarían aquellos que tienen un mecanismo de polinización explosivo. Las especies cuyas flores poseen dicho mecanismo, como la alfalfa y otras leguminosas papilionáceas (p.e., *Cytisus scoparius*, *Spartium* spp., etc.), tienen los ciclos fértiles (androceo y gineceo) encerrados dentro de la quilla, quedando expuestos sólo cuando un polinizador hace presión sobre las alas (dos pétalos laterales) y disparan la flor (Alemán et al., 2014). De esta forma, las anteras y el estigma entran en contacto con el cuerpo del polinizador, lo que favorece la polinización biótica. Luego de este proceso, la flor no vuelve a su estado original y el mecanismo queda desactivado, aunque puede haber excepciones (Galloni y Cristofolini, 2003). Por lo tanto, contar el número de flores disparadas (es decir, ya visitadas por un polinizador) en un lote de un cultivo con mecanismo explosivo puede ser una herramienta útil para cuantificar el servicio de polinización. Además, al medirse *in situ* y de forma rápida, el conteo de flores disparadas permitiría obtener datos en diferentes momentos y sectores dentro de un mismo lote; por ejemplo, a distintas distancias del borde de cultivo, de colmenas de

abejas o a lo largo de la floración. Esto aportaría información espacial y temporal explícita. Aunque se sabe que el número de flores disparadas en especies con mecanismo explosivo se relaciona de manera positiva con la abundancia y la frecuencia de visitas de los polinizadores (Parker 1997; Suzuki 2003; Morales et al. 2014; Gavini y Farji-Brener, 2015; Chen y Zuo, 2018), aún no se lo utilizó como método para medir el servicio de polinización en un cultivo.

La presencia de una flor disparada es evidencia de que fue visitada por lo menos una vez, pero no refleja el número de visitas que esa flor recibió. La cantidad de visitas que una flor recibe es relevante, ya que en general, el incremento de la frecuencia de visitas sobre una flor aumenta su éxito reproductivo femenino (Morris et al., 2010). Sin embargo, en flores con mecanismo explosivo se observó que la cantidad de polen depositado luego de una visita suele exceder el mínimo necesario para la fertilización de todos los óvulos de la flor (Figuroa-Fleming y Etcheverry, 2017). En parte, esto se debe a que las flores con mecanismo explosivo suelen tener una baja cantidad de óvulos en relación con la cantidad de polen que producen (Figuroa-Fleming y Etcheverry, 2017). Además, se vió que los polinizadores evitan visitar flores en las que el mecanismo explosivo ya fue desactivado (i.e., flores disparadas); y es posible que esto se deba al cambio en la disposición de los pétalos (Suzuki, 2003; Alemán et al., 2014). Por lo tanto, en flores con mecanismo explosivo, una sola visita podría ser suficiente para que la flor alcance su éxito reproductivo femenino máximo.

La limitación en la producción de frutos también puede deberse a una limitación por recursos (Liss et al., 2013). En este caso, cuantificar las flores disparadas puede no ser un buen estimador de la fructificación. No obstante, en la actualidad, la agricultura intensiva ha aliviado la limitación de recursos de los cultivos al aportar insumos como fertilizantes o riego, y el flujo de polen se ha convertido en la limitación más importante del rendimiento (Melathopoulos et al., 2015). En consecuencia, si el manejo agrícola es eficiente en cuanto al aporte de recursos para el cultivo, la cuantificación de flores disparadas por sí sola puede ser un método efectivo a la hora de evaluar el aspecto cuantitativo del servicio de polinización. No obstante, es imprescindible conocer la polinización óptima en cada lote. Esto permitiría evaluar si el método de conteo de flores disparadas es adecuado como estimador del servicio de polinización o si la disponibilidad de recursos del lote tiene un efecto importante en la producción de frutos.

1.2. Objetivos e hipótesis

Los objetivos del presente capítulo son evaluar el estado del servicio de polinización de alfalfa en el VIRC y evaluar la metodología de conteo de flores disparadas como estimador del servicio de polinización en cultivos con mecanismo explosivo de polinización. Para ello se plantearon tres hipótesis:

Hipótesis 1 – La alfalfa, debido a su morfología floral y sistema reproductivo, es un cultivo altamente dependiente de los polinizadores.

Predicción 1. La cantidad de frutos y semillas producidas bajo exclusión de polinizadores es significativamente menor que la producida por autopolinización y polinización cruzada.

Predicción 2. La cantidad de frutos y semillas producidas bajo autopolinización es significativamente menor que la producida por polinización cruzada.

Hipótesis 2 – Los lotes de producción de semilla de alfalfa del VIRC presentan déficit de polinización

Predicción 1. La cantidad de frutos producidos bajo polinización natural es significativamente menor que los producidos bajo polinización cruzada manual.

Hipótesis 3 - La cantidad de flores disparadas es un buen estimador del estado cuantitativo del servicio de polinización de un lote de alfalfa.

Predicción 1. La probabilidad de formar frutos no aumenta con las sucesivas visitas.

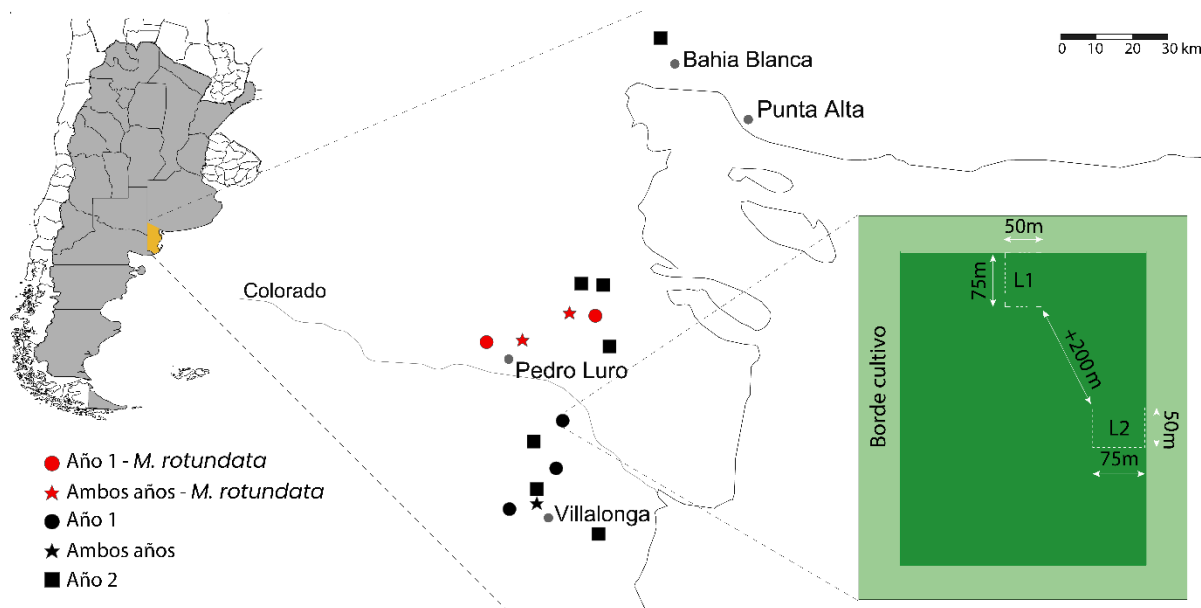
Predicción 2. La cantidad de flores disparadas se relaciona positivamente con la producción de frutos bajo polinización natural (es decir, polinización libre).

1.3. Metodología

1.3.1. Sitios de estudio

Se obtuvieron datos durante dos temporadas consecutivas de floración de la alfalfa (de diciembre de 2018 a febrero de 2019 y de diciembre de 2019 a febrero de 2020) en ocho (temporada 1) y once campos de alfalfa y en una parcela experimental urbana (temporada 2) perteneciente a la semillera Guasch SRL, en Bahía Blanca (Fig. 1.1). Los campos estaban ubicados en el VIRC, Argentina, en las ciudades de Mayor Buratovich, Hilario Ascasubi, Pedro Luro y Villalonga. Esta es una de las regiones más importantes de producción de semillas de alfalfa en Argentina (Renzi et al., 2018), produciendo un promedio de 1000 toneladas de semillas por año (Lucanera et al., 2017; 2018; 2019; 2020; 2021; 2022). Los campos de alfalfa tenían un tamaño promedio de $27 \pm 5,88$ hectáreas (media \pm error estándar) y contenían plantas de alfalfa de uno o dos años. Había diferentes variedades de alfalfa presentes; sin embargo, ni la edad ni la variedad influyeron en nuestros resultados, ya que se estimó la polinización óptima, por lo que se compararon los campos en función de su máximo éxito reproductivo. La mayoría de los agricultores tienen una producción de tipo mixta, donde también utilizan la alfalfa como forraje para el ganado, y no todos los campos estuvieron destinados a la producción de semillas todos los años, por lo que algunos campos formaron parte de este estudio durante ambas temporadas y otros solo una temporada (Fig. 1.1). En el muestreo llevado a cabo en la primera temporada, cada campo se dividió en dos áreas (en adelante, lotes) correspondientes a diferentes bordes del campo y separadas por más de 200 metros entre sí (Fig. 1.1), mientras que en la segunda temporada se utilizó solo un lote por campo. Los lotes se definieron como áreas rectangulares de 75 x 50 metros. En resumen, se trabajó en un total de 16 lotes de muestreo durante la temporada 1 y 11 lotes más la parcela experimental, durante la temporada 2. En seis campos (cuatro en la temporada 1 y dos en la temporada 2) se realizaba manejo de polinización con la liberación de abejas de la especie *Megachile rotundata* mediante la colocación de refugios con paneles con cavidades para la nidificación de esta abeja. Aproximadamente, se proporcionaron 45.000 celdillas de cría de *M. rotundata* por hectárea (datos proporcionados por INTA-ASCASUBI). Excepto en los campos gestionados con *M. rotundata*, todos los demás campos contuvieron 3 o 4 colmenas de abejas melíferas por hectárea (datos proporcionados por INTA-ASCASUBI). La parcela experimental en Bahía Blanca no presentó ningún manejo de polinizadores.

Figura 1.1. Área de estudio y ubicación de los campos. Mapa detallado del Valle Inferior del Río Colorado con las principales ciudades y ríos. Los círculos corresponden a los campos utilizados en la temporada 1, los cuadrados a los campos utilizados en la temporada 2, y las estrellas a los campos utilizados ambas temporadas. Además, los campos coloreados en rojo corresponden a los que poseían un manejo con *Megachile rotundata*, mientras que los coloreados en negro son campos que no tenían *M. rotundata*. La esquina superior derecha muestra el mapa de la República Argentina con el sitio de estudio coloreado. La esquina inferior izquierda tiene una representación esquemática del diseño de muestreo en la primera temporada donde se marcaron dos lótes en cada campo de alfalfa.

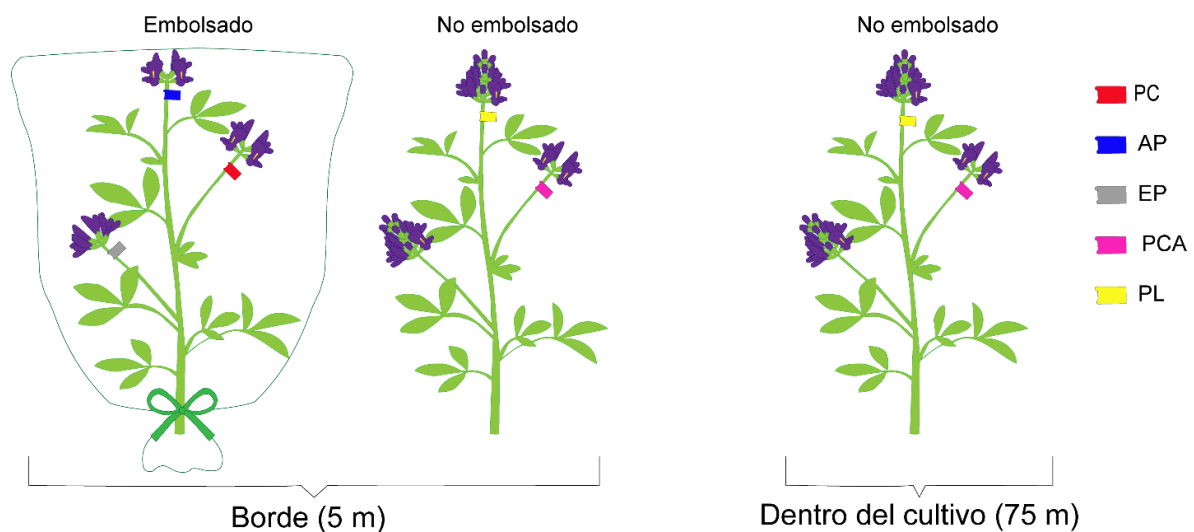


1.3.2. Ensayos de polinización

Para determinar el grado de dependencia de la alfalfa a los polinizadores (H1), en cada lote, se seleccionaron cinco plantas de alfalfa (ubicadas a 5 m del margen del campo). En cada planta, se seleccionaron tres inflorescencias, de la que se removieron las flores ya disparadas y botones florales pequeños, dejando cuatro botones florales próximos a la antesis. Las inflorescencias se cubrieron con una bolsa de tul de 1 mm, excluyendo a los polinizadores, pero permitiendo el paso del viento, la lluvia y la luz solar. Cuando las flores maduraron, se realizaron tres tratamientos: 1) polinización cruzada (PC): las flores fueron polinizadas manualmente con polen de otro individuo de alfalfa; 2) autopolinización (AP): las flores fueron polinizadas manualmente con polen de la misma flor; y 3) exclusión de polinizadores (EP): las flores no recibieron visitantes ni polinización manual. En cada uno de estos tratamientos, las inflorescencias con flores tratadas se embolsaron nuevamente (Fig. 1.2). Se consideró a la PC como un estimador de la polinización óptima (es decir, la producción de frutos en ausencia de una limitación cuantitativa y cualitativa de polen), y se utilizó como medida de la cantidad máxima de frutos (es decir, *frui-set* óptimo) que podían formarse en cada lote. Además, para estimar el efecto de la bolsa, se realizó otro tratamiento de polinización cruzada en cuatro flores de otra inflorescencia en las mismas plantas tratadas: 4) polinización cruzada abierta (PCA): las flores fueron polinizadas manualmente con polen de otro individuo de alfalfa, pero sin cubrir nuevamente con la bolsa. Cada flor tratada fue marcada con una etiqueta sobre el pedicelo floral. Todos los tratamientos

se realizaron sobre flores no disparadas, por lo que se asume que las flores no habían recibido visitas previas. En los tratamientos manuales (PC, AP, PCA) la recolección y deposición de polen se realizó activando las flores con un aplicador Microbrush® (Microbrush International; Grafton, Wisconsin, EE. UU.) (ver Fung y Thomson, 2017 para una metodología similar). Por otro lado, para determinar el déficit de polinización en los sitios de estudio (H2), se realizó un tratamiento en otra inflorescencia en cada planta tratada: 5) polinización libre (PL), para cuantificar la polinización natural por abejas (Fig. 1.2). En este tratamiento, se marcó una inflorescencia con una etiqueta rotulada, se retiraron las flores disparadas y la yema apical (para evitar el desarrollo de la inflorescencia), y se registró el número de botones florales (en distintos estadios de desarrollo). Las inflorescencias en el tratamiento PL no fueron cubiertas con la malla de tul para permitir la posible visita de polinizadores con la finalidad de estimar la producción de frutos bajo polinización natural. Estos últimos dos tratamientos en inflorescencias sin embolsar (PCA y PL) se realizaron a dos distancias, a 5 m del margen del campo (en el mismo individuo que los tratamientos cubiertos) y a 75 m del margen del campo (dentro del cultivo), con el objetivo de evaluar las diferencias en el servicio de polinización en función de la actividad de los polinizadores, como el número de flores polinizadas, tanto en el borde como dentro del cultivo.

Figura 1.2. Esquema de tratamientos de polinización. La figura muestra la distribución de los tratamientos en cada planta, en cada sitio de estudio y lote, y el detalle de cada uno de los tratamientos aplicados: PC (polinización cruzada embolsada), AP (autopolinización), EP (exclusión de polinizadores), PCA (polinización cruzada abierta), PL (polinización libre).



Al mes de finalizar la floración, se colectaron y cuantificaron las vainas (o frutos) formadas en cada una de las inflorescencias marcadas y se determinó la producción de vainas (# de vainas formadas / # de flores tratadas por inflorescencia) y la producción de semillas por vaina (#semillas formadas / vaina) provenientes de cada tratamiento. Por otro lado, para tener una medida cuantitativa del déficit de polinización por lote, se calculó un índice de limitación polínica (L) de cada uno de ellos, definido como $L=1- (ER_{PL}/ ER_{PCA})$, donde ER_{PL} es el éxito reproductivo del tratamiento PL y ER_{PCA} el éxito reproductivo del tratamiento PCA (Gómez et al., 2010); aquí, se utilizó la producción de vainas como indicador del éxito reproductivo. El índice L se calculó para cada planta individual y este índice puede tomar valores entre cero (sin limitación de polen) y 1 (limitación total de polen) (Larson y Barrett, 2000).

Para poner a prueba si la probabilidad de formar frutos no aumenta con las sucesivas visitas (P1 de la H3), se realizó un experimento manipulativo de polinización en 9 plantas de alfalfa en la parcela experimental en Bahía Blanca. En cada individuo se seleccionaron cinco inflorescencias, a las cuales se le removieron las flores ya disparadas y los botones florales, dejando solo dos botones florales próximos a la antesis en cada una. Luego se realizaron los siguientes tratamientos de polinización en cada par de flores (18 flores por tratamiento): T0, la flor no fue tratada simulando la ausencia de visitas; T1, la flor fue disparada mediante un toque y polinizada manualmente con polen de otro individuo, simulando una única visita; T2; T3 y T4, en estos últimos tres tratamientos se incrementó el número de toques (dos, tres y cuatro toques, respectivamente) simulando sucesivas visitas de polinizadores. Los toques se realizaron con aplicador Microbrush®. En T2, T3 y T4 el cepillo se volvió a cargar con polen exógamo para cada toque. Debido al mencionado mecanismo explosivo de las flores de alfalfa, es posible que polen propio haya alcanzado el estigma. Luego de realizar los tratamientos, todos los individuos se cubrieron con una jaula de exclusión, la cual cubría toda la planta y estaba cerrada con malla de tul de 1mm, evitando la visita de polinizadores a las flores tratadas, pero permitiendo la entrada de sol, viento y agua. Una vez formadas, las vainas se recolectaron y se determinó la producción de vainas para cada tratamiento.

1.3.3. Flores disparadas

Para poner a prueba si la cantidad de flores disparadas se relaciona positivamente con la producción de frutos mediada por polinización natural (P2 de la H3), se realizaron muestreos en los 8 campos de la primera temporada. Para estimar la cantidad de flores disparadas, se realizaron muestreos semanales durante la fenología de floración del cultivo (entre diciembre de 2018 y febrero de 2019). En cada muestreo, se seleccionaron 10 inflorescencias al azar en cada distancia (0 y 75 metros) y se cuantificó la proporción de flores disparadas (# flores disparadas /# total de flores por inflorescencia).

1.3.4. Análisis estadístico

1.3.4.1. Dependencia de polinizadores y déficit de polinización

Se utilizaron modelos lineales generalizados mixtos para comparar el éxito reproductivo de los diferentes tratamientos de polinización, lo cual permitió estimar tanto la dependencia de la alfalfa a los polinizadores, como el grado de déficit de polinización de los lotes (H1 y H2). En el primer modelo (GLMM_{1.1}) con distribución binomial, la variable de respuesta fue la producción de vainas, definida como un vector de dos columnas (es decir, número de vainas formadas, número de vainas no formadas), en el segundo modelo (GLMM_{1.2}) con distribución Poisson, la variable respuesta fue el número de semillas por vaina. En ambos modelos, los tratamientos de polinización (PC, AP, EP, PCA, PL) se utilizaron como factor fijo; el campo, el lote y la planta individual se utilizaron como factores aleatorios anidados. En primer lugar, se agregó la distancia (5 y 75 metros) como factor fijo y se comparó con un modelo sin la distancia mediante el criterio de información de Akaike (AIC), eligiendo el modelo con el AIC más bajo (Burnham y Anderson, 2002), que en este caso fue sin la distancia (ver los GLMM en el Anexo 1).

1.3.4.2. Cantidad de visitas simuladas y producción de vainas

Para evaluar la primera predicción de la H3, se construyó otro modelo lineal generalizado mixto (GLMM_{1.3}) con distribución binomial, donde la variable respuesta fue la producción de vainas, el individuo se utilizó como factor aleatorio y el tratamiento (T0, T1, T2, T3 y T4) como factor fijo.

1.3.4.3. Flores disparadas y producción de vainas

Otro modelo generalizado lineal mixto (GLMM_{1.4}) con distribución binomial se construyó para estimar la relación entre flores disparadas y la producción de vainas (P2, H3), donde la variable respuesta fue la producción de vainas por polinización natural, mientras que las variables fijas fueron el promedio de la proporción de flores disparadas, la polinización óptima promedio para cada lote (i.e. PCA) y las distancias dentro del lote (5 y 75). El campo y los lotes anidados a cada campo fueron las variables aleatorias. A pesar de que la distancia no es una variable de interés para la hipótesis planteada, fue incorporada al modelo ya que puede ser una fuente de variación importante.

Todos los modelos se construyeron utilizando la función `glmer` del paquete `lme4` en el programa estadístico R (R Development Core Team 2023). Para los modelos GLMM_{1.1}, GLMM_{1.2} y GLMM_{1.3}, se realizó una prueba de Tukey de comparaciones múltiples para evaluar las diferencias entre tratamientos, mediante la función `glht` del paquete `multcomp` (R Development Core Team 2023). Para todos los modelos, utilizamos el paquete `DHARMA` (Hartig, 2020) para verificar los supuestos de los modelos. Para evaluar la significancia de las variables, utilizamos Pruebas de Razón de Verosimilitud (LRT) mediante la función `Anova` en el paquete `car` (Fox y Weisberg, 2018).

1.4. Resultados

1.4.1. Dependencia de polinizadores y déficit de polinización

El modelo GLMM_{1.1} mostró que la proporción de vainas fue significativamente diferente entre los tratamientos ($\text{Chisq}=601,98$, $p < 2,2e-16$), siendo mayor en PC y PCA que en los demás (Tabla 1.1, Fig. 1.3a). El análisis de comparaciones múltiples de Tukey no mostró diferencias significativas entre PC y PCA indicando que la bolsa no interfirió en el proceso de post-polinización (Tabla A1.1, Anexo 1). Las diferencias significativas entre EP, AP y ambos tratamientos de PC indican que la alfalfa depende en gran medida de la polinización cruzada. Finalmente, se observaron diferencias significativas entre PL y ambos tratamientos de PC, mostrando que existe un déficit en el servicio de polinización en el VIRCA, por último, no hubo diferencias entre PL y AP, (Tabla A1.1, Anexo 1, Fig. 1.3a).

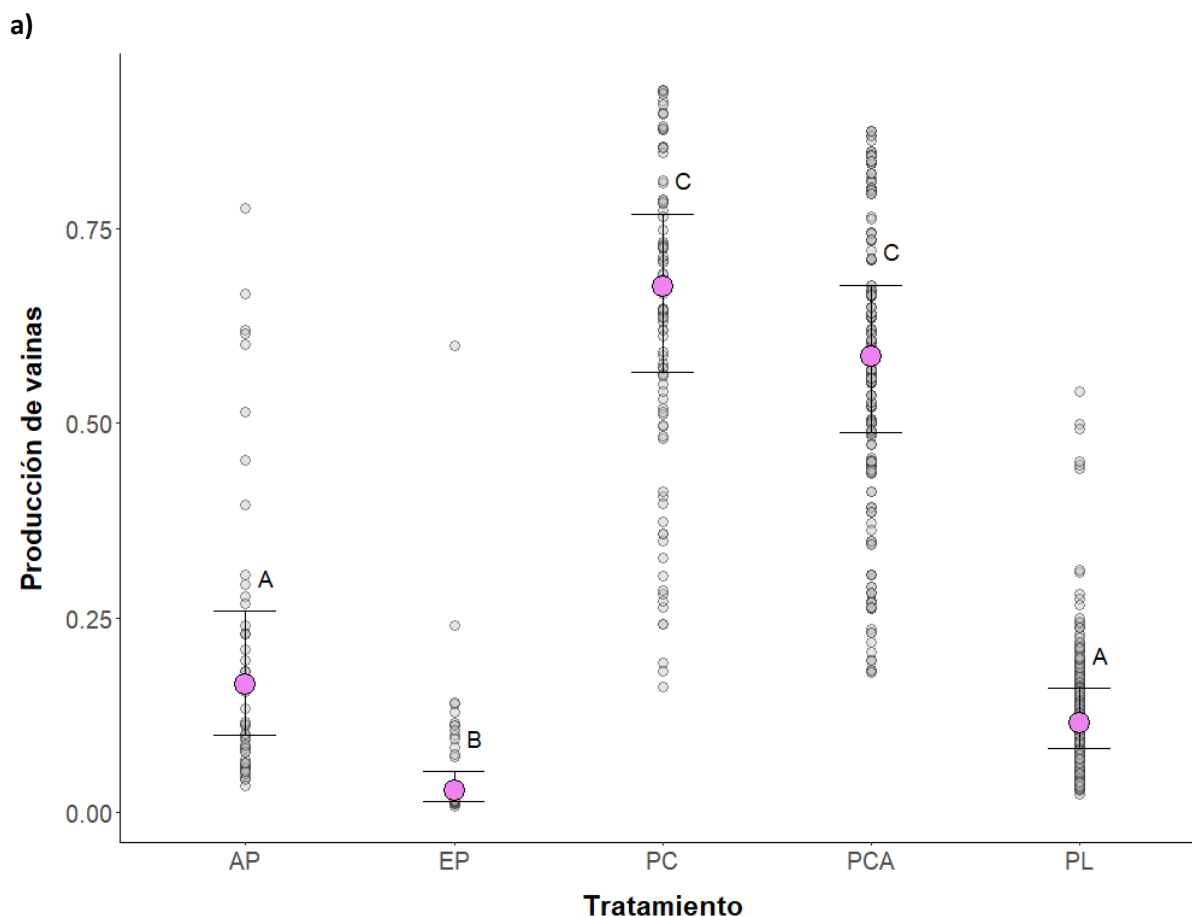
Con respecto al número de semillas por vaina, el modelo GLMM_{1.2} también mostró diferencias significativas entre los tratamientos ($\text{Chisq}=36,06$, $p=2,812e-07$). En este caso, el número de semillas producido por AP fue menor con respecto a la cantidad de semillas producida bajo polinización cruzada (PC y PCA) y las que se formaron por polinización libre (Tabla 1.1, Fig. 1.3b). Además, el número de semillas producido por PCA fue significativamente mayor que las producidas bajo PL, no así el número de semillas producidas por PC (Tabla A1.2, Fig. 1.3b). Por último, no se encontraron diferencias entre EP y ninguno de los demás tratamientos.

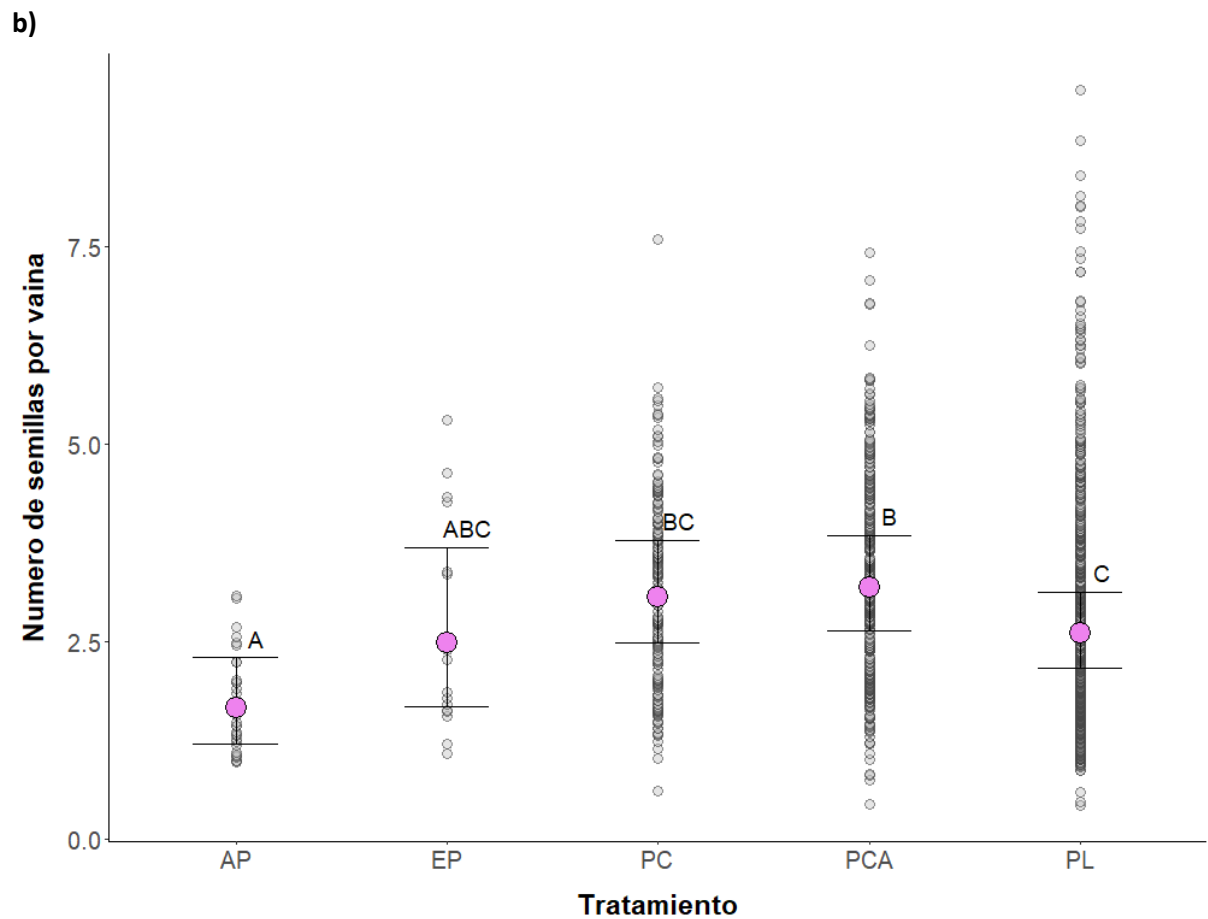
Tabla 1.1. Valores medios y error estándar de la producción de vainas y número de semillas por vaina bajo los diferentes tratamientos de polinización.

Tratamiento	Producción de vainas			Número de semillas por vaina		
	N	media	E.E.	n	media	E.E.
Autopolinización	55	0,2	0,04	42	1,86	0,16
Exclusión	100	0,05	0,01	19	3,11	0,69
Polinización cruzada	101	0,62	0,03	228	3,49	0,14
Polinización cruzada abierta	276	0,57	0,02	509	3,69	0,10
Polinización libre	468	0,18	0,01	1009	3,05	0,07

Por último, el promedio de limitación de polen fue de 0,67 ($0,66 \pm 0,02$ en la primera temporada y $0,74 \pm 0,02$ en la segunda temporada). El déficit de polinización fue variable entre sitios, habiendo sitios con muy alta limitación polínica, por ejemplo, en la temporada 1 un sitio (S2_1, Tabla A1.3, Anexo 1) tuvo un índice de limitación polínica (L) de $0,91 \pm 0,04$, mientras que otro presentó una limitación polínica tres veces menor con una $L=0,31 \pm 0,08$ (S1_1, Tabla A1.3, Anexo 1).

Figura 1.3. Dependencia de polinizadores y déficit de polinización. Comparación de los efectos de distintos tratamientos de polinización sobre (a) la producción de vainas y (b) el número de semilla por vaina. Cada punto violeta representa el promedio de la (a) producción de vainas y del (b) número de semillas por vaina predicho por cada modelo para cada tratamiento específico, mientras que las barras de error asociadas indican los intervalos de confianza al 95%. Además, se muestran mediante puntos grises los residuos parciales de los modelos. Letras diferentes muestran diferencias significativas entre las medias ($p < 0.05$) calculadas mediante la prueba de Tukey para comparaciones múltiples.

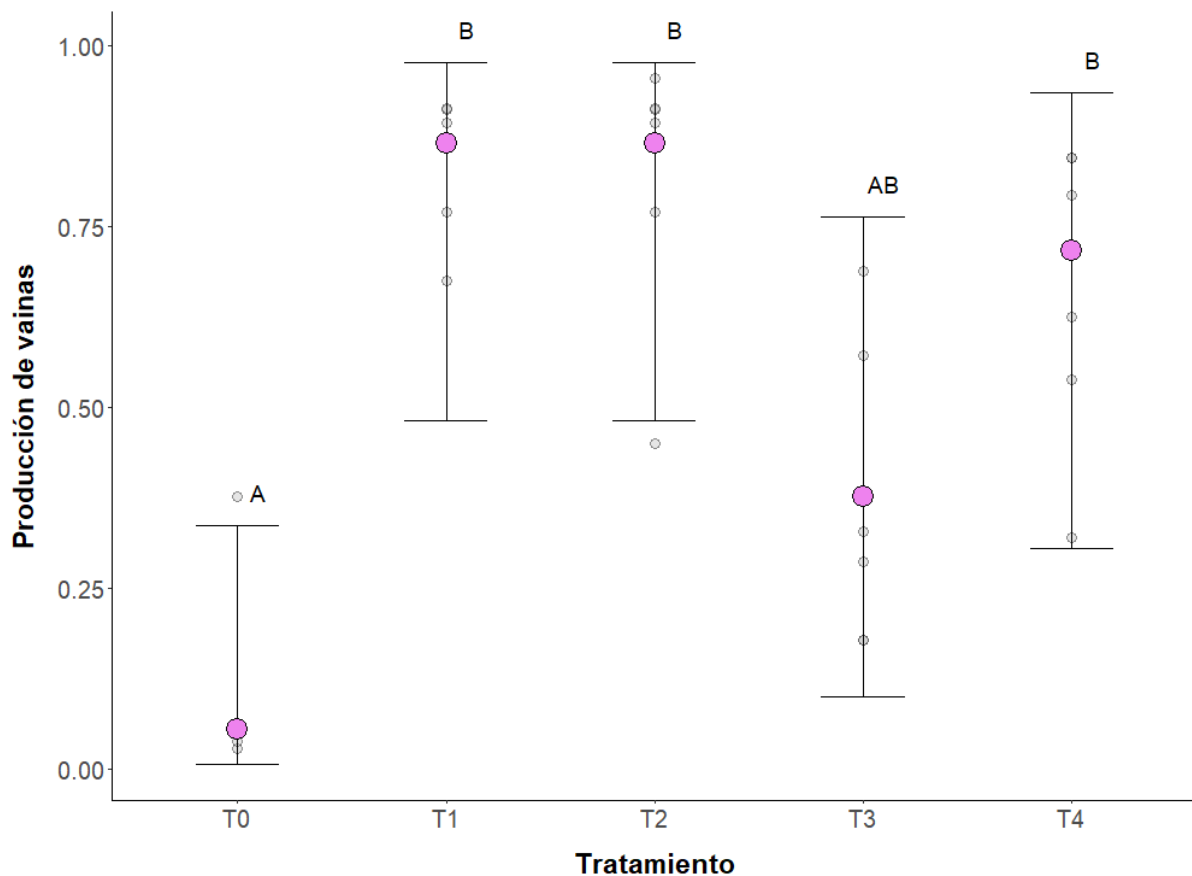




1.4.2. Cantidad de visitas simuladas y producción de vainas

Para el ensayo realizado en la parcela experimental, el GLMM_{1.3} mostró diferencias significativas entre tratamientos (Chisq=17,30, p=0,002). De las flores que estuvieron bajo el tratamiento de exclusión (T0) la proporción de vainas formadas fue de $0,125 \pm 0,09$, siendo significativamente menor que la proporción de vainas formadas en los tratamientos T1, T2 (ambos $0,78 \pm 0,10$) y T4 ($0,67 \pm 0,11$) (Fig. 1.4). El tratamiento de tres toques (T3: $0,44 \pm 0,12$) no exhibió diferencias significativas con T0 ni con los tratamientos de polinización manual (T1, T2 y T4) (Fig. 1.4, Tabla A1.4, Anexo 1).

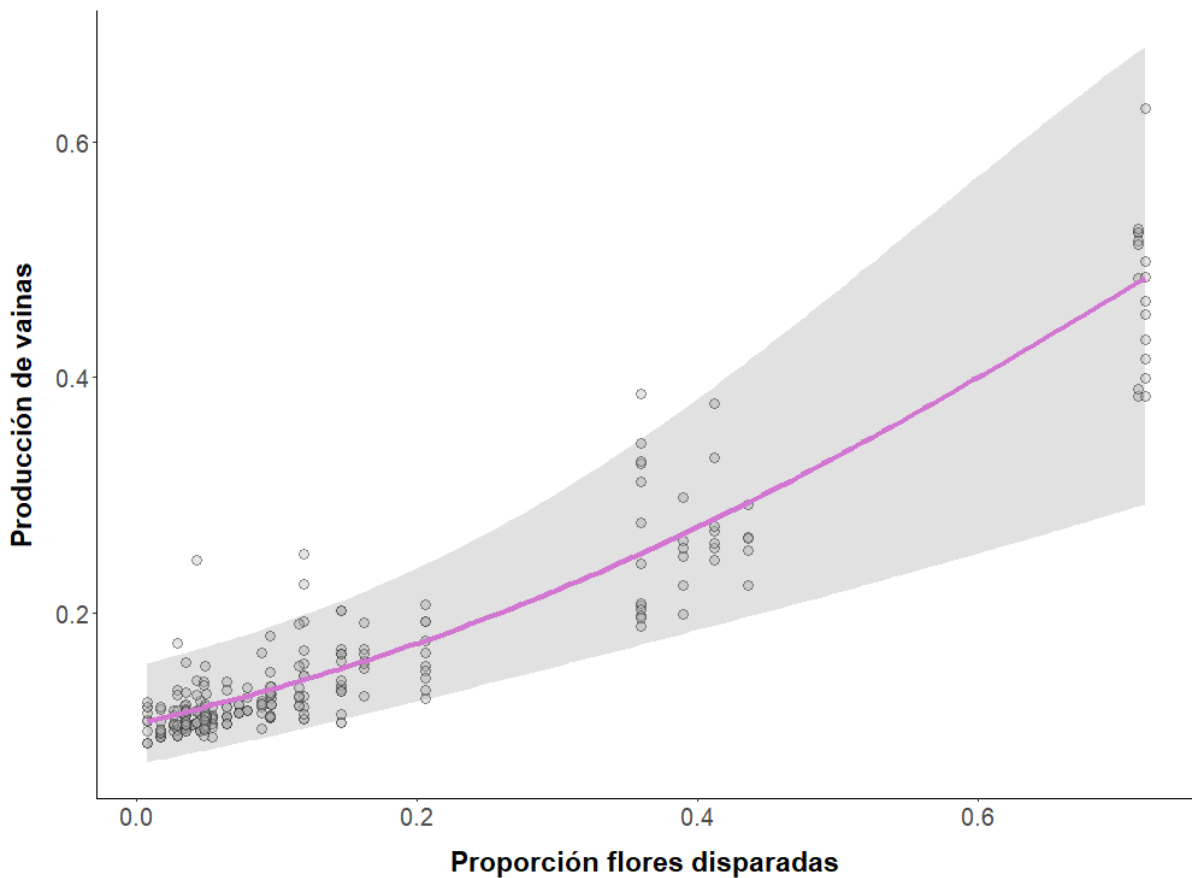
Figura 1.4. Producción de vainas tras sucesivas visitas. Comparación de los efectos de distintos tratamientos de polinización (T0, T1, T2, T3 y T4) sobre la producción de vainas, medida como la proporción de vainas (o frutos) formadas respecto al número total de flores tratadas. Cada punto violeta representa el promedio de la producción de frutos predicha por el modelo para cada tratamiento, mientras que las barras de error asociadas indican los intervalos de confianza al 95%. Además, se muestran mediante puntos grises los residuos del modelo. Letras diferentes muestran diferencias significativas entre las medias ($p < 0.05$) calculadas mediante la prueba de contrastes de Tukey.



1.4.3. Flores disparadas y producción de vainas

Entre todos los lotes, el promedio de flores disparadas fue $0,15 \pm 0,01$ por inflorescencia ($n=1033$), mientras que el valor máximo fue de $0,72 \pm 0,04$ (Lote 2, $n=73$, Tabla A1.5, Anexo 1). El número promedio de flores en anthesis (disponibles para ser disparadas) por inflorescencia fue de $9,44 \pm 0,16$ flores. El GLMM_{1.4} mostró una relación positiva y estadísticamente significativa entre la proporción de flores disparadas y la cantidad de vainas formadas por polinización natural ($\text{Chisq} = 19,26$, $p = 1,14e-05$, Figura 1.5). Por otro lado, la incorporación de la polinización óptima al modelo no tuvo un efecto significativo sobre la producción de vainas ($\text{Chisq} = 1,41$, $p = 0,24$). Por último, hubo diferencias significativas en la producción de vainas entre las dos distancias, siendo mayor en el borde del cultivo ($\text{Chisq} = 4,23$, $p = 0,04$).

Figura 1.5. Relación entre la proporción de flores disparadas y la producción de vainas. Relación entre la proporción de flores disparadas (promedio) y la producción de vainas. La línea violeta muestra la relación entre ambas variables estimada por el GLMM y el área gris es el intervalo de confianza al 95% estimado por el modelo. Los puntos corresponden a los residuos parciales del modelo.



1.5. Discusión

1.5.1. Dependencia de polinización y déficit de polinización

En este capítulo se confirma que la alfalfa depende en gran medida de la polinización por abejas, ya que solo el 5% de las flores no disparadas (tratamiento EP) formaron vainas. Por otro lado, aunque el disparo de la flor es un proceso clave en la reproducción de la alfalfa, no es suficiente, como lo sugieren las diferencias significativas entre la producción de vainas en los tratamientos de autopolinización y polinización cruzada. Además, el número de semillas formadas por vaina también difiere entre los tratamientos de polinización cruzada y autopolinización. Como ya hemos mencionado, se considera que la alfalfa es una especie parcialmente autoincompatible y autoestéril, ya que, aunque la autopolinización es posible, el número de óvulos fecundados es menor que en la polinización cruzada (Brink y Cooper, 1936; Cooper y Brink, 1940; Viands et al. 1988). Se ha demostrado que la autofecundación en la alfalfa es más probable que ocurra en ausencia de polen de polinización cruzada. Sin embargo, cuando el polen exógamo está presente en el estigma, compite y supera al autógeno en la fecundación (Viands et al., 1988; Chen et al., 2018). Por otro lado, una vez producida la fertilización, la cantidad de óvulos abortados es mayor en los que fueron fecundados con polen autógeno (Brink y Cooper, 1936; Cooper y Brink, 1940; Viands et al. 1988). Por lo tanto, para tener un servicio de polinización óptimo en los cultivos de alfalfa, es necesaria la presencia de especies de

abejas que disparen las flores y transfieran polen entre individuos. Estos resultados confirman la primera hipótesis de este capítulo, que afirma que la alfalfa es un cultivo altamente dependiente de los polinizadores.

La segunda hipótesis, que sostiene que los lotes de producción de semillas de alfalfa del VIRC presentan un déficit de polinización, también es plausible. Esto se debe a que, en el área focal del estudio, en promedio, solo el 18% de las flores expuestas a la polinización natural formaron vainas. Esto, en contraste con el 62% de producción de vainas bajo polinización cruzada, refleja una alta limitación polínica. Sin embargo, este déficit no es igual en todos los lotes, debido posiblemente al diferente manejo de la polinización que se hace en los mismos. Mientras que en 6 campos se realizó un manejo específico para la polinización con *Megachile rotundata*, en los otros campos, aunque había colmenas de abejas melíferas y poblaciones de especies de abejas silvestres, no se hizo ningún tipo de manejo para la polinización. Esto muy probablemente marcó las diferencias en el déficit de los lotes (ver en el capítulo 2).

1.5.2. Cantidad de visitas simuladas y producción de frutos

Los resultados obtenidos en este capítulo suman una nueva evidencia a que las flores de las especies con mecanismo de polinización explosiva solo necesitan una visita para ser polinizadas efectivamente (predicción 1 de la hipótesis 3; Arroyo 1981, López et al. 1999; Galloni y Cristofolini 2003; Figueroa-Fleming y Etcheverry, 2017). Las flores no visitadas tuvieron una probabilidad muy baja de formar vainas, esto indica que la autopolinización autógama ocurre a una frecuencia muy baja, como ya fue reportado para otras especies de leguminosas con este mecanismo (Galloni y Cristofolini, 2003; Susuki, 2003; pero ver Alemán et al., 2014), incluso para la alfalfa donde la proporción de vainas formadas por polinización autógama fue menor a 0,05 (Viands et al., 1988, Chen y Zuo, 2018). Por otro lado, la probabilidad de fructificar de una flor que fue visitada una vez no difiere de aquellas flores visitadas dos, tres o cuatro veces. Aunque en este estudio no se cuantificó la cantidad de polen depositado sobre los estigmas luego de cada visita es probable que en la primera visita se haya depositado todo el polen necesario para que los óvulos sean fertilizados (Figueroa-Fleming y Etcheverry, 2017). Sin embargo, hay que tener en cuenta que, para los tratamientos realizados en esta tesis, las visitas han sido simuladas y que, en condiciones naturales, la cantidad de polen depositado luego de una visita puede ser variable entre distintas especies de polinizadores (Santa-Martínez et al., 2021). Los resultados obtenidos aquí, indican que sería factible realizar una estimación del aspecto cuantitativo del servicio de polinización mediante el conteo de flores disparadas, ya que la producción de frutos no se vería afectada por el número de visitas que la flor tuvo luego de ser disparada.

1.5.3. Flores disparadas y producción de vainas

Los resultados obtenidos en este capítulo confirman la tercera hipótesis, ya que muestran que la cuantificación de flores disparadas permite conocer cuál es el estado cuantitativo del servicio de polinización de un cultivo con mecanismo explosivo. Aunque el capítulo se focalizó en el cultivo de alfalfa, posiblemente esta estimación sería extrapolable a cualquier cultivo con mecanismo explosivo que sea altamente dependiente de los polinizadores (tanto para la activación del mecanismo floral como para el transporte de polen compatible).

La polinización óptima no tuvo un efecto significativo sobre la producción de vainas, mientras que la cantidad de flores disparadas explicó eficientemente la probabilidad de fructificación. La polinización óptima da idea de la cantidad máxima de frutos que se pueden formar, por lo que, si un lote posee una polinización óptima muy baja, es esperable que la cantidad de frutos formados por polinización natural también lo sea (Vaissière et al., 2011). Esta deficiencia en la fructificación puede no solo deberse al servicio de los polinizadores, sino también a otros factores ambientales o problemas de manejo (por ejemplo, pH del suelo [Boreux et al., 2013] o el ataque de patógenos o insectos plaga [Bos et al., 2007]). Aunque la ausencia de relación entre polinización óptima y la producción de vainas en el cultivo de alfalfa puede ser un resultado particular de este estudio, se ha demostrado que, para cultivos que son altamente dependientes de los polinizadores, la disponibilidad de recursos tiene un efecto mucho menor que la polinización biótica sobre el rendimiento (Groeneveld et al., 2010, Boreux et al., 2013). Sin embargo, la influencia de la disponibilidad de recursos puede variar e, independientemente de los resultados obtenidos aquí, se podría considerar que la medición de la polinización óptima es necesaria a la hora de evaluar el servicio de polinización de un cultivo (Vaissière et al., 2011). Por otro lado, los resultados mostraron que la estimación de la producción de vainas dentro de un lote puede variar dependiendo del sector del lote desde donde se realizó la estimación (es decir, cerca del borde o alejado del mismo). Por lo tanto, es aconsejable que cuando se quiera utilizar la metodología propuesta aquí, la cuantificación de flores abiertas se realice en más de un punto dentro del lote.

Aunque la solo cuantificación de las flores disparadas no permitirá saber las causas en la deficiencia de la producción de frutos, en plantas con mecanismo explosivo está relacionada directamente con la cantidad de flores visitadas eficientemente por los polinizadores (Parker, 1997; Suzuki, 2003; Chen y Zuo, 2018). Por lo tanto, una baja cantidad de flores disparadas por lote podría ser consecuencia directa de la baja abundancia y/o diversidad de polinizadores silvestres (Garibaldi et al., 2013; Dainese et al., 2019), así como también un mal manejo de polinizadores introducidos (por ejemplo, cantidad y disposición de las colmenas de *A. mellifera* [Basigalup, 2007]). Diversas razones explican la disminución en abundancia y/o diversidad de polinizadores silvestres en agroecosistemas, entre ellas, una reducción en la cantidad y calidad de ambiente natural disponible para alimentarse y nidificar (Kennedy et al., 2013; Hass et al., 2018; Lázaro y Alomar, 2019); o bien, la excesiva utilización de agroquímicos como los insecticidas y herbicidas (Brittain et al., 2010; Stanley, 2015; Graffigna et al., 2021), que puede afectar la supervivencia de los polinizadores tanto silvestres como manejados. Por último, hay que tener en cuenta que la utilización de polinizadores manejados puede tener un efecto negativo sobre la abundancia de los polinizadores silvestres (Fürst et al., 2014; Goulson, 2003, 2010). Por lo que, un incremento en la abundancia de los polinizadores manejados no siempre dará como resultado una mejora en el servicio de polinización. Más aún, los polinizadores manejados no siempre son polinizadores eficientes de los cultivos (Garibaldi et al., 2013). Saber cuáles son las necesidades y problemas de cada cultivo requerirá estudios específicos sobre el lote para lograr la correcta ejecución de las estrategias de manejo que permitan mejorar el servicio de polinización (Garibaldi et al., 2014).

La metodología que se propone en este capítulo es una herramienta que puede ser el primer paso para la estimación del aspecto cuantitativo del servicio de polinización de un cultivo con mecanismo explosivo. En conocimiento de las necesidades del productor, una evaluación rápida del estado del servicio de polinización puede ser muy útil a la hora de tomar decisiones sobre el destino de un lote a

corto plazo, sin dejar de lado estudios a largo plazo que permitirán mejorar el conocimiento sobre la polinización y por tanto tomar decisiones que mejoren su efectividad.

1.6. Conclusión

En este capítulo, se demostró que los cultivos de alfalfa del Valle Inferior del Río Colorado (VIRC) son altamente dependiente de los polinizadores. Se evidenció que la producción de vainas es significativamente menor cuando se excluyen los polinizadores, en comparación con la autopolinización y la polinización cruzada. Además, se encontró un déficit notable en el servicio de polinización en el VIRC, reflejado en la baja producción de vainas en condiciones naturales y una alta limitación de polen en la mayoría de los lotes. Por otro lado, en este capítulo se demostró que las flores de alfalfa sólo necesitan una visita para ser polinizadas efectivamente, lo que sugiere que el conteo de flores disparadas puede ser un estimador viable del estado cuantitativo del servicio de polinización.

2. Polinizadores de la alfalfa en el Valle Inferior del Río Colorado²

2.1. Introducción

La polinización biótica es un servicio ecosistémico crucial para la producción mundial de alimentos, por lo que el manejo de polinizadores en cultivos que dependen de ellos es esencial para obtener frutos y semillas de calidad (Klein et al., 2007; Potts et al., 2010). Dentro de lo que llamamos polinizadores manejados se destaca ampliamente la abeja melífera (*Apis mellifera*), pero para ciertos cultivos (por ejemplo, tomate, cerezas, alfalfa, almendra, arándano), también se utilizan otras especies de abejas sociales y solitarias (*Megachile rotundata*, *Bombus* spp., *Centris* spp., *Nomia melanderi*, *Osmia* spp., *Xylocopa* spp.) (Delaplane y Mayer, 2000). Por otro lado, se ha visto que las abejas y otros insectos silvestres (por ejemplo, moscas de la familia Syrphidae, Rader et al., 2016) pueden ser muy efectivas en la polinización de cultivos (Garibaldi et al., 2013). La gestión integrada de especies de abejas manejadas y ensambles de polinizadores silvestres es la práctica recomendada para tener un buen servicio de polinización de cultivos (Garibaldi et al., 2014; Isaacs et al., 2017). Como ya lo hemos visto a lo largo de esta tesis, la alfalfa es un cultivo que depende ampliamente de la polinización biótica. Su particular morfología floral, con flores de tipo papilionácea cerradas en anthesis, limita la polinización a especies específicas de polinizadores capaces de disparar la flor para colectar polen y/o néctar (Cane, 2002). Las abejas son las principales polinizadoras de la alfalfa, aunque su efectividad como polinizadoras dependerá de si están colectando polen y/o néctar, y si tienen la capacidad para disparar la flor, debido, por ejemplo, a su tamaño corporal. Especies de abejas pequeñas del género *Lasioglossum* (Halictidae) visitan frecuentemente las flores de alfalfa, pero raramente pueden dispararlas (Bohart, 1958). También algunas especies de mariposas y de moscas de la familia Bombyliidae y Nemestrinidae utilizan su probóscide para tomar néctar fácilmente sin disparar la flor (Bohart, 1958). Por otro lado, en EE. UU. se han registrado algunas especies de avispa Sphecidae y Scolidae (como *Campsomeris plumipes* (Dryury) y *C. tolteca* (Saussure)) disparando flores (Linsley, 1946; Bohart, 1958). Por lo que, dentro del ensamble de insectos de un determinado lugar, la oferta de polinizadores para la alfalfa es más limitada que en otros cultivos.

Megachile rotundata, una abeja solitaria originaria de Asia se considera uno de los polinizadores más efectivos de la alfalfa (Pitts-Singer y Cane, 2011). En EE. UU. y Canadá, se registraron rendimientos de 1300 kg. ha⁻¹ después de que el cultivo fuera polinizado por *M. rotundata*, mientras que los rendimientos se redujeron a 50 kg. ha⁻¹ cuando esta abeja estaba ausente (Pitts-Singer, 2008). Sin embargo, *M. rotundata* es irrelevante para la polinización de alfalfa en su área de origen, y está ausente en otros países donde la producción de semillas de alfalfa es importante (por ejemplo, España y Francia) (Pitts-Singer y Cane, 2011). En Argentina, *M. rotundata* se introdujo en los años 70, pero desde 2011, su importación ha sido prohibida por la Secretaría Nacional de Ambiente y Desarrollo

² Este capítulo ha sido publicado en:

Haedo, J.P., Martínez, L.C., Graffigna, S., Marrero, H.J., Torretta, J.P. 2022. Managed and wild bees contribute to alfalfa (*Medicago sativa*) pollination. *Agric. Ecosyst. Environ.* 324, 107711.

Sostenible debido a los riesgos de transmisión de enfermedades y parásitos a abejas silvestres (Renzi et al., 2018). En la región de estudio (VIRC) solo el 5% de la producción de alfalfa se complementa con manejo de *M. rotundata* (Renzi et al., 2018). En VIRC, los rendimientos de alfalfa han alcanzado de 700 a 1000 kg.ha⁻¹ cuando los cultivos fueron polinizados con la densidad recomendada de *M. rotundata* (o sea, más de 45,000 hembras ha⁻¹, Renzi et al., 2018, Bosch y Kemp 2005, aunque Pitts-Singer y Bosch, 2010 y Pitts-Singer, 2013 recomendaron usar números más modestos).

Por otro lado, *A. mellifera* se utiliza para polinizar alfalfa en todo el mundo, a pesar de que su eficiencia de polinización es variable entre regiones (Reinhardt, 1952; Johansen, 1966). Por ejemplo, en el suroeste de EE. UU., *A. mellifera* contribuye entre el 20 y el 100% del servicio de polinización de alfalfa, aunque en el noroeste de EE. UU. y Canadá estas cifras se reducen a 0-1% (Delaplane y Mayer, 2000). Esta variación puede estar relacionada con diferentes eficiencias en la recolección de polen y/o néctar por las abejas obreras, junto con las condiciones climáticas y el manejo del riego (Reinhardt, 1952, Rincker et al., 1988, Pesenko y Radchenko, 1993). Más aun, se ha registrado que, en ciertos ambientes, las abejas melíferas logran, luego de un proceso de aprendizaje de aproximadamente 7 días, coleccionar néctar sin disparar la flor (Reinhardt, 1952). En Argentina y en particular en el VIRC, las colmenas pertenecen mayormente a apicultores dedicados a la producción de miel, por lo que la polinización es un servicio no remunerado, proporcionado indirectamente por estas colmenas en los cultivos donde se encuentran ubicadas. No obstante, la falta de un manejo específico en la estructura, cantidad y distribución de las colmenas podría limitar la contribución de *A. mellifera* a la polinización de la alfalfa, incluso pudiendo ser contraproducente debido al robo de néctar y la competencia con otros polinizadores. Aunque existen recomendaciones sobre el manejo de *A. mellifera*, estas suelen basarse en prácticas de otras regiones (Sheesley y Poduska, 1969; Martinez, 1988; Somerville, 2002). La eficacia de un polinizador en campos de alfalfa puede variar según condiciones climáticas y de riego, como también las variedades de la alfalfa y la flora acompañante, factores que pueden influir tanto en la tasa de visita como en la de disparo de las flores.

Por último, hay muchas especies de abejas silvestres en EE. UU., Europa, Australia, Sudáfrica y China que son polinizadores efectivos de la alfalfa (Linsley, 1946; Bohart, 1958; Batra, 1976; Tasei et al., 1978; Watmough, 1999; Cane, 2008; Wang et al., 2012). Por ejemplo, en EE. UU., se estudió la efectividad de *Nomia melanderi* como polinizadora de alfalfa con buenos resultados, demostrando que esta especie es tan efectiva como *M. rotundata* disparando las flores (Cane, 2002). Sin embargo, en Argentina, los estudios sobre polinizadores silvestres de alfalfa son escasos (Ochoa, 1980; Fernández, 2004; Basigalup, 2007) y ninguno ha medido la contribución de los polinizadores silvestres al servicio de polinización. La diversidad de polinizadores silvestres mejora significativamente la cantidad y calidad de la polinización en una gran variedad de cultivos (Dainese et al., 2019). Esto resulta en un mayor éxito de polinización, es decir, mejores rendimientos en cultivos visitados por ensambles de polinizadores ricos y variados, en comparación con aquellos con menor diversidad y abundancia de especies (Garibaldi et al., 2013; Hoehn et al., 2008; Greenleaf y Kremen, 2006; Blüthgen y Klein, 2011). En Argentina, la producción de semillas de alfalfa no logra satisfacer la demanda agrícola y ganadera, y entre 1300 a 2500 toneladas por año fueron importadas entre 2018 y 2023 (INDEC, Argentina 2024). La importación de semillas trae riesgos asociados, como aumentos en la probabilidad de introducción de malezas exóticas (Gerlach, 1997) y semillas transgénicas (Greene et al., 2015; Renzi et al., 2018). El estado actual de la producción de semillas de alfalfa requiere un cambio en el manejo del servicio de polinización, estimular la abundancia de polinizadores silvestres junto con

una buena gestión de los polinizadores manejados podría ser una buena estrategia para mejorar el éxito de polinización del cultivo (Rader et al., 2009; Garibaldi et al., 2013; 2017). Por lo tanto, se necesita un estudio preciso para conocer los principales visitantes florales de la alfalfa en el VIRC y evaluar el servicio de polinización proporcionado por estos para comenzar a planificar una producción sostenible de semillas de alfalfa en Argentina.

2.2. Objetivos e hipótesis

El objetivo del presente capítulo fue evaluar la contribución de las abejas manejadas y silvestres al servicio de polinización de la alfalfa en el VIRC. Para sitios con diferente manejo del servicio de polinización (con *M. rotundata* o sin *M. rotundata*), se hipotetizó que:

Hipótesis 1. El manejo de *M. rotundata* mejora el servicio de polinización de los cultivos de alfalfa en el VIRC.

Predicción 1. El déficit de polinización del cultivo de alfalfa es menor en campos que cuentan con manejo de *M. rotundata*.

Predicción 2. Un aumento en la tasa de visita de *M. rotundata*, a nivel de lote, disminuirá el déficit de polinización de los cultivos de alfalfa.

Hipótesis 2. Otras abejas presentes en los lotes (*A. mellifera* y las abejas silvestres) contribuyen positivamente al servicio de polinización de alfalfa, siendo esta contribución más importante en los sitios que no cuentan con manejo de *M. rotundata*.

Predicción 1. Un aumento en la tasa de visita tanto de *A. mellifera* como de las abejas silvestres, disminuirá el déficit de polinización de los cultivos de alfalfa.

Predicción 2. El efecto de la tasa de visita de *A. mellifera* y de las abejas silvestres sobre el déficit de polinización será más pronunciado (con una pendiente más negativa) en los sitios donde no se maneja *M. rotundata*.

Predicción 3. El déficit de polinización de los campos de alfalfa disminuye con el aumento de la riqueza de abejas silvestres.

Para poner a prueba estas hipótesis, se registraron las visitas de abejas a números estimados de flores y con esos valores se calcularon las tasas de visita de todas las especies de abejas silvestres y manejadas que visitaron legítimamente las flores de alfalfa. Posteriormente se estimó el déficit de polinización mediante la limitación polínica de las plantas de alfalfa en los lotes estudiados, y se evaluó la contribución al servicio de polinización proporcionado por abejas manejadas y silvestres.

2.3. Metodología

2.3.1. Sitios de estudio

Los datos fueron tomados durante dos temporadas consecutivas de floración de la alfalfa (de diciembre de 2018 a febrero de 2019 y de diciembre de 2019 a febrero de 2020) en ocho (temporada 1) y once campos en el VIRC y en una parcela experimental urbana (temporada 2) perteneciente a la

semillera Guasch SRL, en Bahía Blanca (los mismos campos que el capítulo 1, Fig. 1.1). En cada uno de los lotes se midió el déficit de polinización a través de la medición de la limitación polínica (ver Capítulo 1). En este capítulo se evaluaron las diferencias en el déficit de polinización entre campos con distinto manejo (con y sin *M. rotundata*) y con diferente tasa de visita de polinizadores manejados (*M. rotundata* y *A. mellifera*) y silvestres.

2.3.2. Censos de polinizadores

En cada lote (ver Capítulo 1), se realizaron censos de polinizadores en dos transectas de 50 x 2 m (100 m²), una en el borde y otra dentro del cultivo (75 m). Durante la floración de la alfalfa, desde finales de diciembre hasta principios de febrero, se realizaron censos quincenales, caminando en cada transecta durante 20 minutos (40 minutos por lote muestreado), lo que resultó en aproximadamente 160 minutos de observaciones por lote por año. Los censos consistieron en el registro de todas las visitas de visitantes florales sobre las flores de alfalfa que se encontraban dentro de la transecta. Además, en cada censo se estimó la abundancia floral de la alfalfa, contando el número de inflorescencias presentes en cuatro parcelas de 0,25 m² distribuidas cada 25 m desde el borde y hacia el interior del cultivo (es decir, a 0 m, 25m, 50 m y 75 m). Una inflorescencia de alfalfa contiene botones florales, flores en antesis (sin disparar y disparadas) y flores marchitas al mismo tiempo; aquí se consideró a la inflorescencia como una unidad de atracción cuando había flores en antesis disponibles para los polinizadores. Para estimar la abundancia floral en 100 m², se promediaron los valores de las cuatro parcelas de 0,25 m² y se extrapolaron a 100 m². Esta metodología permitió la cuantificación del número de visitas por inflorescencia y por minuto (para un enfoque comparable, ver Memmott, 1999). Se estimaron las tasas de visita de los polinizadores para cada lote, definida como la suma del número de visitas de cada especie/ (tiempo total de observaciones * abundancia floral total de alfalfa en 100 m²). Los polinizadores fueron capturados, sacrificados y llevados al laboratorio, donde fueron montados en alfileres entomológicos y determinados al menor nivel taxonómico posible. Los especímenes se depositaron en la Colección Entomológica de LIBA (CERZOS) y en la Colección Entomológica de la Cátedra de Botánica General (FAUBA), Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Argentina.

2.3.3. Análisis estadístico

Para poner a prueba tanto las H1 y H2, se construyeron modelos lineales mixtos generalizados (GLMMs), mediante la función *glmmTMB* del paquete *glmmTMB* (R Development Core Team, 2023). En todos los modelos, el índice de limitación de polen (L, ver capítulo 1) fue la variable respuesta que utilizamos como medida del déficit de polinización. Con los distintos GLMMs se evaluó la existencia de una disminución en el déficit de polinización con diferente manejo de polinizadores (P1 de la H1), una mayor tasa de visita de los polinizadores (P2 de la H1, y P1 y P2 de la H2) y una mayor riqueza de polinizadores (P3 de la H2). Debido a que el índice L varía entre cero y uno, los modelos se corrieron con una distribución beta. El campo y el lote se utilizaron como factores aleatorios anidados para todos los modelos. Por otro lado, la distancia (borde y dentro del cultivo) se incorporó como factor fijo junto con las demás variables explicativas. Además, se incorporó una fórmula de dispersión donde se incluyeron el lote y el año de muestreo, debido a que se observó una falta de homogeneidad de varianzas para la variable respuesta en algunos lotes y entre años de muestreo. Para todos los modelos, utilizamos el paquete DHARMA (Hartig, 2020) para verificar los supuestos de los modelos. Para evaluar la significancia de las variables, utilizamos Pruebas de Razón de Verosimilitud (LRT) mediante la función Anova en el paquete car (Fox y Weisberg, 2018).

Se realizó un primer modelo (GLMM_{2.1}) para evaluar las diferencias en la limitación de polen (L) en lotes con y sin manejo de *M. rotundata* (denominados a continuación MR+ y MR-). El tipo de manejo fue el factor fijo en el modelo, junto con la distancia (ver GLMMs en Anexo 2).

En los otros modelos (GLMM_{2.2}-GLMM_{2.3}), las tasas de visita (número de visitas/(tiempo*abundancia floral)) de los diferentes grupos de polinizadores y la riqueza de polinizadores silvestres fueron los factores fijos. En los sitios con manejo de *M. rotundata* (MR+), se contó con datos sobre las tasas de visita de *M. rotundata*, además de las tasas de visitas de las otras especies de abejas (*A. mellifera* y abejas silvestres). Sin embargo, en los sitios sin manejo de *M. rotundata* (MR-), obviamente solo se dispone de datos sobre *A. mellifera* y abejas silvestres, lo que resulta en valores nulos para *M. rotundata* en estos sitios. Dada esta estructura de datos, se ha optado por analizar los efectos de los tres grupos de polinizadores sobre la limitación polínica mediante dos modelos lineales separados. El primer modelo (GLMM_{2.2}) se centró en los sitios MR+, incorporando las tasas de visita de *M. rotundata*, *A. mellifera* y abejas silvestres como variables predictoras, junto con la riqueza de abejas silvestres y la distancia. Este modelo permite evaluar el impacto combinado y relativo de estos tres tipos de polinizadores en la limitación polínica en un contexto donde *M. rotundata* está presente. Por otro lado, el otro modelo (GLMM_{2.3}) aborda los sitios MR-, utilizando solo *A. mellifera* y abejas silvestres como variables predictoras junto con la riqueza de abejas silvestres y la distancia. Con este enfoque evitamos la complejidad y posibles sesgos que podrían surgir al tratar de imputar con ceros los valores faltantes de *M. rotundata*. En ambos modelos (GLMM_{2.2}-GLMM_{2.3}), las tasas de visita de las abejas silvestres corresponden a la suma de las tasas de visitas de las distintas especies de abejas silvestres en cada lote. Además, las tasas de visita de los polinizadores se reescalaron con la función *rescale* del paquete *scale* (R Development Core Team, 2023), para evitar problemas de convergencia en los GLMM. Además, se realizó el chequeo de multicolinealidad para evitar la correlación entre las variables explicativas, para ello se midieron los factores de inflación de varianza (VIFs) de cada variable con el paquete *performance* de R (Lüdtke et al., 2021). Por otro lado, en ambos modelos se incorporaron las interacciones entre las tasas de visitas de los distintos grupos y se realizó la selección de modelos considerando las diferentes combinaciones entre las tres variables (tasas de visita). Los modelos generados se compararon mediante el criterio de información de Akaike (AIC) (Burnham y Anderson, 2002; Zuur et al., 2009). En cada caso, se seleccionó el modelo con el AIC más bajo, un $\Delta AIC \leq 2$ (Burnham y Anderson, 2002, ver modelos en Anexo 2).

2.4. Resultados

2.4.1. Censos de polinizadores

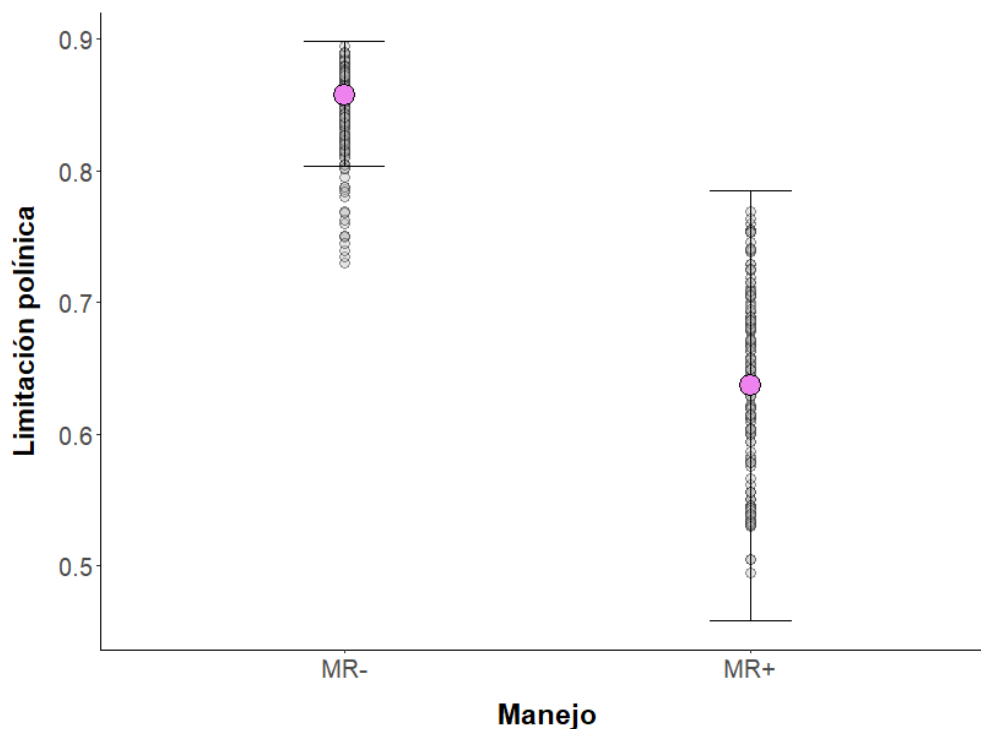
Se realizaron un total de 1100 minutos de censo de polinizadores en la primera temporada y 1500 en la segunda. En total, se registraron 6719 *A. mellifera*, 228 *M. rotundata* y 91 abejas silvestres distribuidas en 5 especies/morfoespecies. En ambas temporadas, las visitas de *A. mellifera* fueron predominantes, ya que esta especie estuvo presente en todos los sitios, sin embargo, *M. rotundata* fue la abeja más abundante encontradas en lotes MR+. En el primer año, en todos los campos, la tasa promedio de visitas de *A. mellifera* (número de visitas/(tiempo*inflorescencias)) fue de 0,011, mientras que en el segundo año fue de 0,030. La tasa promedio de visitas de *M. rotundata* en lotes MR+ fue de 0,083 en el primer año y 0,055 en el segundo. Además, en un lote MR-, se observó un

individuo de *M. rotundata* (lote S14, Tabla A2.1). Finalmente, cinco especies/morfoespecies de abejas silvestres fueron encontradas visitando flores de alfalfa en la primera temporada, y nueve la segunda (4 compartidas en ambas temporadas; Tabla A2.1). La tasa promedio de visitas de abejas silvestres fue de 0,002 en la primera temporada y 0,007 en la segunda. Las especies de abejas silvestres más abundantes en la primera temporada fueron *Colletes* sp. y *Melissodes rufithorax* Brèthes. En la segunda temporada, *Exomalopsis* sp. fue la especie de abejas silvestres más abundante, seguida por dos especies de *Xylocopa* (*Xylocopa atamisquensis* Lucia & Abrahamovich y *X. mendozana* Enderlein) que, debido a la dificultad de reconocerlas a campo, fueron agrupadas y tratadas como *Xylocopa* spp., y *Colletes* sp. En cuanto a la riqueza de especies de abejas silvestres, los lotes que tuvieron mayor riqueza fueron aquellos que no contaban con manejo de *M. rotundata*. La riqueza máxima de abejas (5 especies) fue encontrada en el lote 7 en la segunda temporada de muestreo. Hubo 10 lotes (ocho en la primera temporada y dos en la segunda) donde no se encontraron especies de abejas silvestres visitando flores de alfalfa (Tabla A2.1).

2.4.2. Déficit de polinización y polinizadores

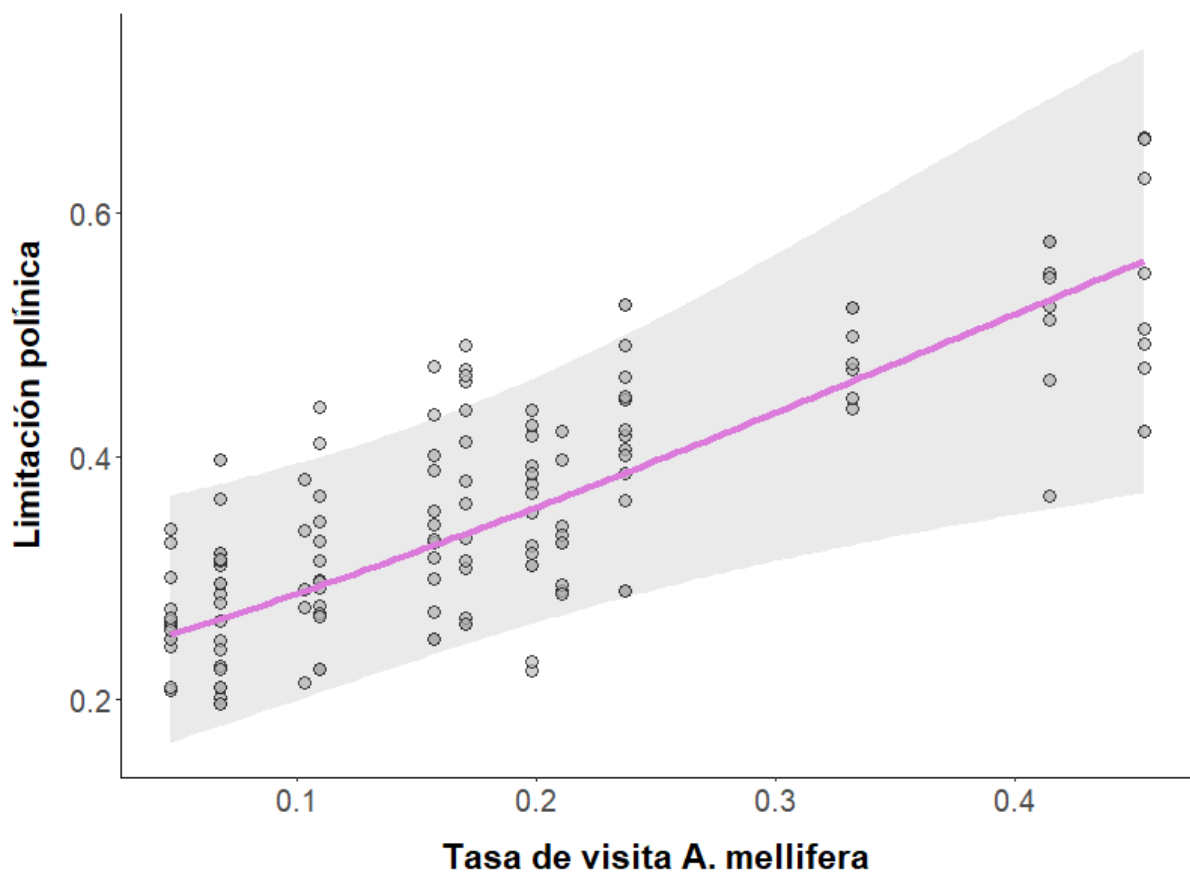
La presencia de *M. rotundata* redujo la limitación de polen en casi un 40% en el cultivo de alfalfa, ya que la limitación polínica (L) promedio fue de 0,488 en lotes MR+ y de 0,812 para lotes MR-. El resultado del GLMM_{2.1} mostró que la reducción en la limitación de polen en lotes MR+ fue significativamente mayor que en lotes MR- (Chisq=14,26, p=0,0001) (Fig. 2.2).

Figura 2.2. Limitación polínica y manejo de polinizadores. Comparación del déficit polínico (limitación polínica) en lotes con diferente manejo de la polinización, es decir, con nidos de *M. rotundata* (MR+) y sin nidos de *M. rotundata* (MR-) predicha mediante el GLMM_{2.1}. Cada punto violeta representa los predichos del modelo para cada uno de los tipos de manejo, mientras que las barras de error asociadas indican los intervalos de confianza al 95%. Además, se muestran mediante puntos grises los residuos parciales del modelo.



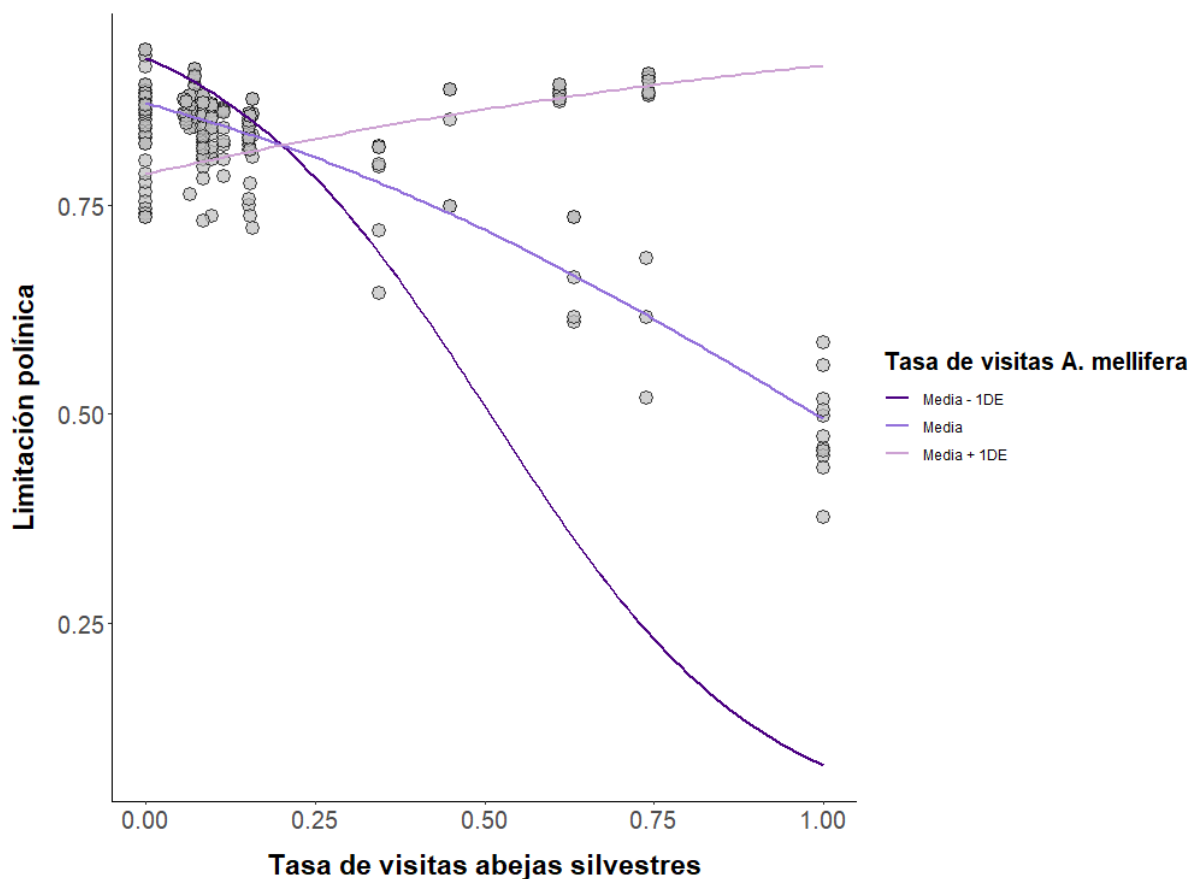
El modelo GLMM_{2,2} seleccionado (m1, Anexo 2), quedó definido como $L \sim AM + MR + AS + distancia$, donde AM es la tasa de visitas de *A. mellifera*, MR la tasa de visita de *M. rotundata* y AS la de las abejas silvestres. La riqueza de especies y AS tuvieron una alta correlación (VIF=16,30 y 16,85 respectivamente), por lo que durante la selección de modelos se pusieron a prueba modelos solo con riqueza y solo con AS, no con ambas variables. El GLMM_{2,2} mostró que no hubo relación entre la tasa de visitas de *M. rotundata* y de abejas silvestres y la limitación de polen (Chisq=0,17, p=0,66 y Chisq=2,12, p=0,14), aunque el aumento en la tasa de visitas de *A. mellifera* en lotes MR+ causó un aumento en la limitación de polen en las flores de alfalfa (Chisq=6,91, p=0,009, Fig. 2.3).

Figura 2.3. Tasa de visitas de *A. mellifera* y déficit de polinización. Relación entre la limitación polínica y la tasa de visitas de *A. mellifera*. La línea violeta muestra la relación entre ambas variables estimada por el GLMM_{2,2} y el área gris es el intervalo de confianza al 95% estimado por el modelo. Los puntos corresponden a los residuos parciales del modelo.



El modelo GLMM_{2.3} seleccionado (m7, Anexo 2), quedó definido como $L \sim AM * AS$, y mostró una interacción significativa entre ambas variables ($Chisq=8,26$, $p=0,004$). Según el modelo, tanto el aumento en las tasas de visitas de abejas silvestres y como de *A. mellifera* reduce la limitación de polen en la alfalfa siendo mucho mayor la pendiente de la recta estimada por el modelo para abejas silvestres (-4,08) que para *A. mellifera* (-0,97). La interacción entre ambas variables mostró que, la pendiente de la recta que predice la relación entre la tasa de visitas de abejas silvestres y el déficit polínico es más negativa a niveles medios y bajos de tasas de visitas de *A. mellifera*, mientras que se vuelve positiva cuando la tasa de *A. mellifera* es alta (Fig. 2.4). Esto podría estar indicando competencia entre estos dos grupos de polinizadores. La distancia (borde y dentro del cultivo) no tuvo efecto sobre la limitación polínica en ninguno de los tres modelos (GLMM_{2.1}, GLMM_{2.2} y GLMM_{2.3}, ver test Chi-cuadrado en el Anexo 2).

Figura 2.4. Tasa de visitas de abejas y déficit de polinización en sitios MR-. Relación entre la limitación polínica y la tasa de visitas de abejas silvestres en interacción con *A. mellifera*. El gráfico representa las predicciones del modelo y los residuos parciales teniendo en cuenta la interacción entre ambas variables. Para ello, una de las variables, en este caso tasa de visitas de *A. mellifera*, se transforma en tres categorías (-1 desvío estándar, media y +1 desvío estándar) y la otra variable explicativa (tasa de visitas de abejas silvestres) se representa en tres rectas mostrando el cambio en la pendiente de cada recta a medida que la otra variable crece (desde -1 desvío estándar, pasando por la media y +1 desvío estándar).



2.5. Discusión

Un manejo específico y efectivo de los polinizadores es esencial para mejorar el servicio de polinización para la producción de semillas de alfalfa, ya que no todos los polinizadores son igualmente eficientes en el disparo de las flores y el transporte de polen (Bohart, 1957; Cane, 2002). Los resultados de este capítulo reafirman que *M. rotundata* es un buen polinizador de alfalfa en la región principal de producción de semillas en Argentina, ya que como se predijo, la limitación de polen en las flores de este cultivo se reduce considerablemente en campos donde se añaden nidos de esta abeja en cantidades adecuadas (P1 de la H1). Sin embargo, un aumento en la tasa de visitas de *M. rotundata* no disminuyó la limitación de polen (P2 de la H1), por lo que la hipótesis uno es parcialmente plausible. En los sitios MR+, las abejas silvestres parecen no tener ningún efecto sobre el servicio de polinización. Esto puede deberse en parte a que los sitios MR+ tienen muy baja tasa de visitas de polinizadores silvestres, y de 6 sitios solo 3 tuvieron visitas de 1 o 2 especies de abejas silvestres (Tabla A2.1, Anexo 2). Por último, contrariamente a lo que se predijo, en lotes MR+ una alta tasa de visitas de *A. mellifera* influyó negativamente en el servicio de polinización al aumentar la limitación polínica.

Por otro lado, en los lotes sin manejo de *M. rotundata*, el aumento en de las visitas de abejas silvestres y de *A. mellifera* disminuyó la limitación de polen. Además, en los sitios MR- se observó una posible competencia entre las abejas silvestres y *A. mellifera*, ya que cuando la abeja melífera se encuentra en altas abundancias, la contribución de los polinizadores silvestres es menor y viceversa (Fig. 2.4). En conclusión, los resultados obtenidos en este capítulo sugieren que habría una contribución diferencial al servicio de polinización por parte de *A. mellifera* y abejas silvestres dependiendo del tipo de manejo que tenga el lote analizado. Los resultados otorgan cierta plausibilidad a la segunda hipótesis presentada en el capítulo que sostiene que las abejas presentes en los lotes, tanto *A. mellifera* como las abejas silvestres, contribuyen positivamente al servicio de polinización de la alfalfa. Sin embargo, se observa que esta contribución no se manifiesta en los lotes MR+ pero si en los MR-. Los resultados obtenidos sugieren que es posible tener un servicio de polinización adecuado en cultivos de alfalfa en el VIRIC sin la adición de *M. rotundata*. Esto último es interesante ya que la mayoría de los campos de producción de alfalfa en esta región no tienen manejo de este polinizador, debido a altos costos para reproducirlo y mantenerlos, y a la imposibilidad de importar nidos nuevos. Un manejo adecuado tanto de *A. mellifera*, como de las abejas nativas puede ser una alternativa rentable para mejorar el servicio de polinización de alfalfa en esta área de producción.

2.5.1. Déficit de polinización y *M. rotundata*

De acuerdo con lo esperado, la limitación de polen se reduce en casi un 50% en lotes con manejo de *M. rotundata*. La abeja cortadora de hojas de la alfalfa es reconocida como uno de los polinizadores más eficientes de este cultivo, con abejas hembra disparando cerca del 80% de las flores visitadas (Cane, 2002). Sin embargo, en el sitio de estudio, la variación en la tasa de visitas de *M. rotundata* no se relacionó con la limitación de polen. Estos resultados fueron diferentes a lo esperado, ya que se predijo que un aumento en la tasa de visitas mejoraría la polinización de la alfalfa. Sin embargo, dado que el manejo de *M. rotundata* en todos los lotes MR+ estudiados fue realizado por el mismo agricultor, es probable que el gradiente de abundancia de *M. rotundata* a través de los sitios no fuera lo suficientemente amplio como para revelar cambios en el servicio de polinización.

Por otro lado, podría haber ocurrido competencia entre *M. rotundata* y *A. mellifera*. En los lotes MR+, la tasa de visitas de *M. rotundata* y *A. mellifera* fueron ambas muy altas. La presencia de dos especies

de abejas muy abundantes en un campo de cultivo puede llevar a la competencia por recursos (es decir, polen y néctar), alterando el comportamiento de forrajeo de las abejas (Balfour et al., 2015). Además, se ha encontrado que *A. mellifera* desplaza de las flores a especies más pequeñas mediante disturbios físicos (Gross y Mackay, 1998) y *M. rotundata* es más pequeña que *A. mellifera*. Por lo tanto, ya sea a través de la competencia por recursos o por interferencia directa, las altas tasas de visitas de *A. mellifera* podrían afectar el tiempo de forrajeo y/o la eficacia en el disparo de flores de *M. rotundata*, lo que afectaría al servicio de polinización que este último brinda. Esto último no se puede comprobar con los datos obtenidos aquí, pero podría ser una línea de investigación para evaluar en el futuro.

2.5.2. Déficit de polinización y *A. mellifera*

En los sitios de estudio de este capítulo, *A. mellifera* parece tener un efecto perjudicial en el servicio de polinización de la alfalfa en lotes MR+ y un efecto positivo en lotes MR- siempre y cuando la tasa de visitas de abejas silvestres sea baja, volviéndose en detrimento del servicio de polinización cuando la tasa de visitas de abejas silvestres es alta. Como mencionamos anteriormente, es posible la potencial competencia interespecífica (por recursos y/o interferencia) entre *A. mellifera* y *M. rotundata*. Además, también podría haber competencia entre *A. mellifera* y algunas especies de abejas silvestres (Goulson, 2003; Paini, 2004), aunque esto podría depender del comportamiento y tamaño de las especies de abejas silvestres (Gross y Mackay, 1998). Probablemente, las abejas melíferas no desplazan de las flores de alfalfa a abejas más grandes, como las especies del género *Xylocopa*, pero sí podrían estar compitiendo por recursos (Paini, 2004; Balfour et al., 2015). Además, el comportamiento de forrajeo y por ende la eficiencia de polinización de *A. mellifera* puede cambiar dependiendo de la presencia de otras abejas en el campo (Greenleaf y Kremen, 2006; Brittain et al., 2013). Por ello, la contribución diferencial al servicio de polinización por parte de *A. mellifera* en lotes con diferente manejo puede ser explicada por la intensidad de las interacciones que tiene *A. mellifera* con las demás especies de abejas. Esta intensidad podría estar modelada por la abundancia y la identidad de las especies que interactúan. Sin embargo, se debería realizar un estudio específico para probar esta hipótesis.

Independientemente de las interacciones con otras especies, el efecto limitado de *A. mellifera* en la polinización de la alfalfa está relacionado con su comportamiento de forrajeo. Cuando las obreras disparan las flores, reciben un golpe en la cabeza que no es de su agrado, y rápidamente aprenden a evitarlo (Delaplane y Mayer, 2000). Además, algunas *A. mellifera* pueden insertar la probóscide en la base de la corola y beber néctar sin disparar la flor (Reinhardt, 1952). Aunque no hay un daño obvio en la corola o el estigma (Johansen, 1966), este comportamiento puede considerarse como un ejemplo de robo de néctar (Irwin et al., 2010). El robo de néctar tiene efectos negativos en el éxito reproductivo masculino y femenino de la planta, modificando los costos y la reasignación de recursos (Navarro, 2001), disminuyendo la longevidad floral (Zhang et al., 2007), o afectando la tasa de visitas de polinizadores legítimos (Irwin et al., 2010). Aunque no se registró la frecuencia de robo, se observaron individuos de *A. mellifera* robando néctar en flores de alfalfa durante el trabajo de campo. El robo de néctar por parte de *A. mellifera* podría afectar directamente el éxito de la polinización de la alfalfa, y modificar indirectamente las frecuencias de visitas de *M. rotundata* y/o abejas silvestres en respuesta a una disminución de recursos. Además, la frecuencia del robo podría ser diferente entre lotes MR+ y MR-, debido a posibles cambios en el comportamiento de forrajeo de *A. mellifera*. Hasta ahora, los efectos potenciales del robo de néctar en la alfalfa por *A. mellifera* no han sido estudiados.

Comprender este fenómeno es fundamental para el desarrollo de estrategias más efectivas en la producción de semillas de alfalfa.

2.5.3. Déficit de polinización y abejas silvestres

Aunque la limitación de polen en los campos MR- es mayor que en los campos MR+, un aumento en las tasas de visitas de las abejas silvestres en los sitios MR- reduce sustancialmente la limitación de polen. En los lotes de estudio, la abundancia de abejas silvestres es mucho menor que la de las abejas manejadas, y la composición de especies varía entre sitios y años (Tabla A2.1), lo que dificulta comparar la efectividad de las abejas silvestres frente a las abejas manejadas. A pesar de su baja abundancia y en concordancia con otros estudios, los resultados aquí presentados sugieren que las abejas silvestres podrían contribuir positivamente al servicio de polinización de la alfalfa (Rader et al., 2012; Garibaldi et al., 2013). Es importante tener en cuenta que, en los análisis se han agrupado las tasas de visitas de todas las especies de abejas silvestres presentes en la región de estudio. Además, se registró el número de visitas de cada abeja en una inflorescencia, pero no se estimó el número de flores disparadas por cada abeja en estas visitas, lo cual está directamente relacionado con la efectividad de la polinización de cada especie de abeja (Bohart, 1957). Por lo tanto, dentro del ensamble de abejas silvestres pueden existir abejas más eficientes que otras y unificar todo a una variable puede llevar a estimaciones menos precisas sobre el efecto de éstas sobre el déficit de polinización.

Dentro del ensamble de polinizadores de alfalfa en el VIRCA, las especies del género *Xylocopa* parecen ser buenos candidatos para la polinización de la alfalfa debido a su capacidad de estar activas bajo una amplia gama de condiciones de temperatura y luz (Keasar, 2010), su comportamiento dócil y su fácil aceptación de nidos trampa (Lucia et al., 2020). Además, el mayor tamaño de *Xylocopa* en comparación con otras abejas silvestres puede beneficiar su efectividad como polinizador de alfalfa (Földesi et al., 2020); sin embargo, se requiere realizar un experimento específico para probar esta hipótesis. En Santiago del Estero, Argentina, se han observado hembras de *X. splendidula* Lepeletier y *X. atamisquensis* (citadas como *X. ordinaria* Smith, Lucia et al., 2014) disparando entre 20 y 30 flores de alfalfa por minuto (Ochoa, 1980). Además, Watmough (1999) encontró que tres especies de *Xylocopa* (*X. caffra* L., *X. scioensis* Gribodo y *X. sicheli* Vachal) son los polinizadores más efectivos de alfalfa en Sudáfrica, disparando entre el 30% al 90% de las flores visitadas; y en California, se observó a *X. sonorina* Smith (citada como *X. varipuncta* Patton) disparando un promedio de 23 flores por minuto (Linsley, 1946). En los sitios de estudio de la presente tesis, hay otras especies de abejas, de las que no hay información sobre su efectividad como polinizadores de alfalfa, que podrían estar proporcionando servicio de polinización de alfalfa en VR, como *Colletes* sp., *Exomalopsis* sp., y algunas especies nativas del género *Megachile*. Son necesarios nuevos estudios para evaluar la efectividad específica de estas abejas, como, por ejemplo, la tasa de disparo floral, la cantidad de polen que transportan y la deposición de polen en los estigmas. Además de ser efectivas en la entrega de polen, el polinizador también debe estar presente en alta densidad y ser fácilmente manejable, sin el efecto limitante de parásitos y enfermedades (Watmough, 1999). También es importante identificar los recursos florales y de nidos que las abejas silvestres necesitan para persistir en un cultivo de alfalfa en diferentes regiones. Esta información ayudará a planificar posibles prácticas de campo para mejorar la polinización del cultivo de alfalfa.

2.6. Conclusión

Este capítulo resalta la importancia crítica de la diversidad y el manejo de polinizadores para la producción de semillas de alfalfa. Según los resultados obtenidos, diferentes especies de polinizadores, incluyendo abejas manejadas y silvestres, juegan roles distintos pero complementarios en el servicio de polinización de alfalfa. A pesar de que *M. rotundata* es un buen polinizador del cultivo de alfalfa, la tecnología para mantener sus poblaciones locales es muy costosa, y no todos los agricultores regionales tienen la capacidad económica para soportar este gasto (Renzi et al., 2018). Sumado a esto, la importación de especies exóticas de abejas está prohibida en Argentina, lo que resalta la importancia de las abejas silvestres en el servicio de polinización (Goulson, 2003). También, los resultados muestran que las abejas silvestres son capaces de polinizar con éxito las flores de alfalfa, pero sus abundancias son muy bajas en los campos. Además, un manejo inadecuado de *A. mellifera* podría ser perjudicial para la polinización de la alfalfa. Por lo tanto, como resultado de este capítulo se recomienda enfocar las prácticas de manejo hacia el incremento y enriquecimiento de la abundancia y diversidad de las abejas silvestres (por ejemplo, mediante el manejo de recursos florales, provisión de sitios de anidación, entre otros) (Garibaldi et al., 2014). Al mismo tiempo, se sugiere la utilización de abejas manejadas en la abundancia necesaria para que el efecto no sea el contrario al esperado. Este enfoque balanceado es esencial para un servicio de polinización eficiente y sostenible, que maximice los rendimientos de la alfalfa sin comprometer las comunidades locales de polinizadores.

3. Efectividad de las especies de abejas en la polinización de alfalfa³

3.1. Introducción

La demanda global de servicios de polinización ha aumentado sustancialmente en los últimos años, sin embargo, la actual crisis de polinización limita la capacidad de satisfacerla, por lo que la mayoría de los cultivos se enfrentan a un déficit de polinización (Biesmeijer et al., 2006; Carvalheiro et al., 2013; Potts et al., 2010; Zattara y Aizen, 2021; Garratt et al., 2021; Aizen et al., 2022). Para mitigar los déficits de polinización se siguen diferentes estrategias de manejo, como aumentar la abundancia de especies de abejas domesticadas o gestionar el hábitat para preservar los polinizadores silvestres (Garibaldi et al., 2017). Sin embargo, muy a menudo las estrategias de manejo dirigidas a cerrar las brechas de rendimiento de los cultivos se aplican a ciegas (Garibaldi et al., 2016), ya que la efectividad de la polinización de cada especie individual para un determinado cultivo suele ser desconocida (Page et al., 2021). Por ejemplo, una de las prácticas más comunes en la polinización de cultivos es aumentar el número de colmenas de abejas, sin embargo, la abeja melífera no siempre es un polinizador eficaz (Garibaldi et al., 2013; Page et al., 2021; Sáez et al., 2022). De hecho, las altas abundancias (Sáez et al., 2014) y/o el manejo ineficiente de abejas melíferas podrían ser perjudiciales para ciertos cultivos (ver Capítulo 2 de esta tesis). Aunque hay evidencia de que una alta diversidad de polinizadores silvestres puede mejorar los rendimientos de los cultivos (Dainese et al., 2019), se ha demostrado que la identidad de las especies, al menos en algunos casos, es más importante que la diversidad *per se* (Blüthgen y Klein, 2011; Gagic et al., 2015; Hoehn et al., 2008; Senapathi et al., 2021). Por lo tanto, la identificación de especies de polinizadores clave en términos de efectividad de la polinización de cultivos es esencial para diseñar estrategias adecuadas de gestión del servicio de polinización (Eraerts et al., 2020; Garratt et al., 2014).

Para estudiar la efectividad de las especies en las interacciones mutualistas, Schupp et al. (2017) propusieron un marco teórico general llamado *Landscape effectiveness framework* (de aquí en adelante *paisaje de efectividad*). De acuerdo a este marco teórico, la efectividad del agente que participa en la interacción, en este caso una especie de polinizador, es el producto de un componente cuantitativo (QNC por sus siglas en inglés), que es una medida de los resultados inmediatos de la interacción (por ejemplo, la frecuencia de visitas de una especie) y un componente cualitativo (QLC), una medida de los resultados retardados de la interacción (por ejemplo, el *seed set*) (Para una explicación más detallada de *Landscape effectiveness framework*, ver Schupp et al., 2017). Las especies polinizadoras podrían ser muy diferentes o igualmente efectivas dependiendo de las contribuciones de cada uno de estos componentes: QNC y QLC. Podría considerarse que el uso de este enfoque sería muy útil para mejorar los servicios de polinización de cultivos, ya que permite evaluar el papel de cada especie individual como polinizador e identificar especies clave en las que enfocar las estrategias de manejo para cerrar las brechas de rendimiento para determinado cultivo. Sin embargo,

³ Haedo, J.P., Graffigna, S., Martínez, L.C., Pérez-Méndez, N., Torretta, J.P., Marrero, H.J. 2023. Effectiveness landscape of crop pollinator assemblages: Implications to pollination service management. *Agric. Ecosyst. Environ.* 348.

la aplicación del *paisaje de efectividad* aún no se ha llevado a cabo para la evaluación de la efectividad del ensamble de polinizadores en cultivos.

En esta tesis, se ha demostrado que en el VIRC existe un déficit de polinización en los cultivos de alfalfa que, aunque es mitigado en algunos casos con el manejo de *M. rotundata*, en los lotes donde esta abeja está ausente el déficit polínico promedia el 80%. Como se concluyó en el Capítulo 2, los distintos grupos de polinizadores (manejados: *M. rotundata* y *A. mellifera*; y silvestres: especies de *Xylocopa*, *Colletes*, entre otras) juegan roles distintos en el servicio de polinización de alfalfa. Estas diferencias, podrían estar relacionadas a la diferente contribución en la tasa de visitas, la tasa de disparo de flores, o de la cantidad de vainas que se forman luego de la visita de cada una de las especies involucradas. Una alta tasa de visita de *M. rotundata* y de abejas silvestres pueden reducir sustancialmente la limitación del polen de alfalfa. Por el contrario, a pesar de ser muy abundante en los campos, *A. mellifera* contribuye menos de lo esperado al servicio de polinización de la alfalfa y se cree esto podría ocurrir principalmente debido a su comportamiento de forrajeo que evita el disparo de las flores (Cane, 2002; Reinhardt, 1952, capítulo 2 de esta tesis). La probabilidad de que una flor visitada se dispare está muy relacionada con la formación de vainas, siendo un paso clave en la polinización de la alfalfa (Capítulo 1). Según la bibliografía, los polinizadores manejados no son igualmente efectivos para disparar las flores de alfalfa; por ejemplo, Cane (2002) documentó un 80% de disparo para *M. rotundata* y *Nomia melanderi* en los Estados Unidos, mientras que *A. mellifera* solo disparó el 22% de las flores visitadas. Por otro lado, estudios previos han encontrado que *A. mellifera* a menudo tiene solo un 5% de éxito de disparo (Bohart, 1957). Como se ha mencionado en capítulos previos de esta tesis, la estrategia más común para mejorar la polinización de los cultivos es aumentar la abundancia de abejas manejadas, cuando no está claro que este incremento tenga consecuencias positivas para el servicio de polinización. Por otro lado, hay registros de las tasas de disparo de varias especies de abejas silvestres de los géneros *Bombus* (revisado en Holm, 1966), *Xylocopa* y *Megachile* (Watmough, 1999), disparando entre el 50% y el 95% de las flores que visitaron en cultivos de alfalfa europeos y sudafricanos, lo que demuestra que distintas especies de abejas silvestres podrían ser tan efectivas como las manejadas en la polinización de la alfalfa.

En este sentido, en este Capítulo se considera que la efectividad en la polinización de la alfalfa (en adelante, EP) de cada una de las especies polinizadoras es el producto del componente cuantitativo (compuesto por dos subcomponentes: la tasa de visita y la tasa de disparo de flores) y un componente cualitativo: la probabilidad de formación de vainas, de acuerdo con el *paisaje de efectividad* definido por Schupp et al. (2017).

3.2. Objetivos e hipótesis

El objetivo de este Capítulo fue evaluar la efectividad de cada una de las especies de abejas manejadas y las abejas silvestres más abundantes que visitan los cultivos de alfalfa en el VIRC a través de la aplicación del marco teórico de *paisaje de efectividad*. Para ello se estimó la efectividad en la polinización de ambas abejas manejadas (*M. rotundata* y *A. mellifera*) y de 4 especies/morfoespecies de abejas silvestres (*Augochloropsis* sp., *Colletes* sp., *Xylocopa atamisquensis/mendozaana* y *Xylocopa splendidula*). Se hipotetizó que:

Hipótesis 1. La efectividad de la polinización (EP) de las especies de abejas que visitan los cultivos de alfalfa está determinada por una contribución diferencial de los componentes cuantitativos y cualitativos tanto para los polinizadores manejados como para los silvestres.

Se predijo que:

Predicción 1- La tasa de visitas será mayor para las abejas manejadas que para las silvestres como resultado de la introducción de poblaciones manejadas de *A. mellifera* y *M. rotundata*;

Predicción 2- La tasa de disparo de flores de *A. mellifera* será menor que la de *M. rotundata* y las abejas silvestres, debido a su comportamiento de forrajeo;

Predicción 3 - El número de vainas formadas variará entre las especies polinizadoras de acuerdo con su tasa de disparo de flores.

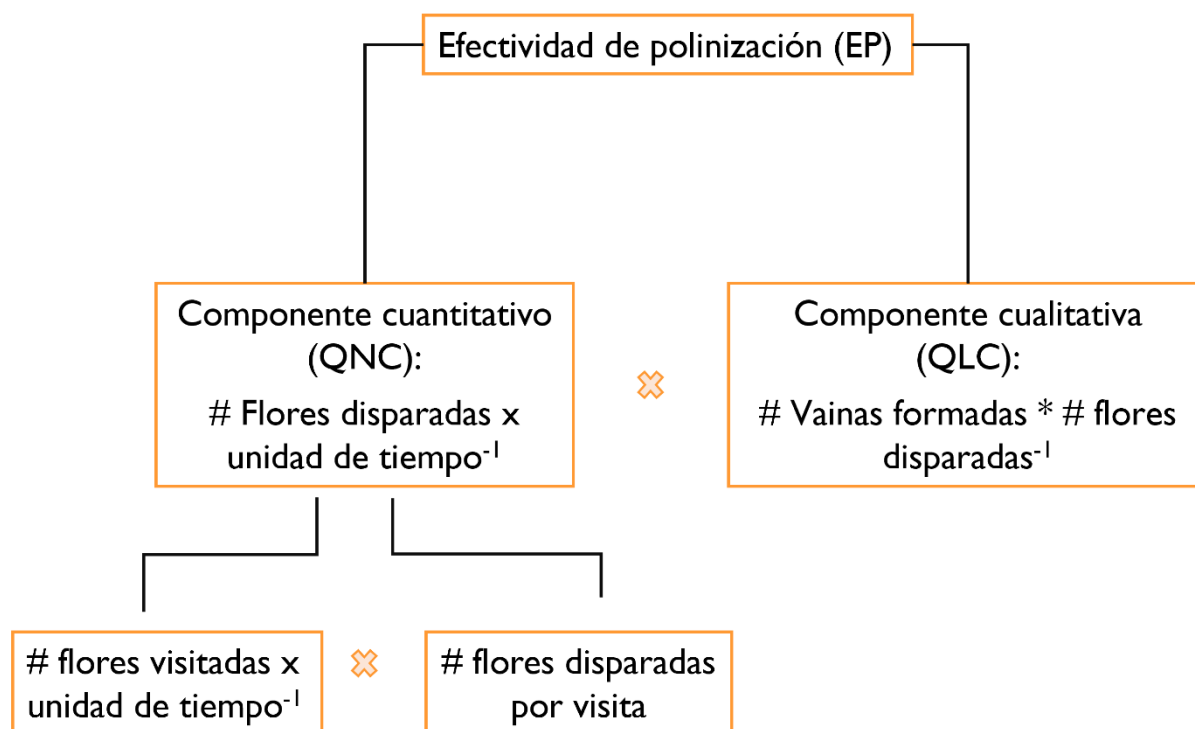
3.3. Materiales y métodos

Para construir el paisaje de efectividad, se utilizaron los datos de tasas de visitas de los diferentes grupos de polinizadores recolectados durante las temporadas de diciembre de 2018 a febrero de 2019 (temporada 1) y diciembre de 2019 a febrero de 2020 (temporada 2) en ocho y once campos respectivamente. Además, para aumentar el número de observaciones se agregó una tercera temporada (enero 2021) en el campo experimental de Bahía Blanca, debido que fue uno de los sitios con mayor riqueza de abejas silvestres.

3.3.1. Definición del paisaje de efectividad

El paisaje de efectividad es una representación gráfica de la efectividad de la polinización (EP), siendo ésta el producto de $QNC * QLC$ de cada especie de polinizador. A su vez, ambos componentes QNC y QLC podrían ser producto de distintos subcomponentes. Para una mejor visualización de la contribución de cada componente a la efectividad de una especie como polinizador, al paisaje de efectividad se lo puede graficar compuesto por dos ejes: el eje x representa la variación en el QNC y el eje y la del QLC. Además, en el gráfico se pueden trazar isoclinas que representan todas las combinaciones de QNC y QLC que dan como resultado la misma EP (Schupp et al., 2017). Las especies polinizadoras individuales se trazan en el paisaje en función de sus componentes QNC y QLC, y sus ubicaciones en el gráfico con respecto a las isoclinas informan sus respectivas EPs. En este Capítulo, para evaluar la efectividad de las distintas especies de abejas como polinizadores de alfalfa, el QNC se definió como el producto de dos subcomponentes: 1) la tasa de visitas (medida como n° visitas \cdot minuto $^{-1}$), y 2) la tasa de disparo de flores (medida como n° flores disparadas \cdot n° flores visitadas $^{-1}$). En este estudio, definimos la tasa de disparo de las flores como la proporción del total de flores visitadas que son disparadas, por lo que es una tasa en el sentido estadístico, ya que se mide la frecuencia relativa de un evento (el disparo de las flores) dentro de un conjunto específico de eventos (las visitas a las flores). Este producto ($QNC = \text{tasa de visitas} \cdot \text{tasa de disparo de flores}$) representa los resultados inmediatos de la interacción polinizador-flor, indicando el número de flores disparadas por inflorescencia y por unidad de tiempo. Por otro lado, el QLC se definió como la probabilidad de que una flor disparada produzca una vaina (medido como n° vainas formadas \cdot n° flores disparadas $^{-1}$), lo que representa el resultado retardado de la interacción polinizador-flor (Fig. 3.1).

Figura 3.1. Paisaje de efectividad para las especies polinizadoras de alfalfa.



3.3.2. Estimación de los componentes y subcomponentes

Para calcular la EP de cada una de las especies estudiadas, por un lado, se estimó el subcomponente de “tasa de visitas” con los datos obtenidos en los censos de visitas en las primeras dos temporadas de muestreo (ver Capítulo 2). Por otro lado, se estimaron los subcomponentes de “tasa de disparo de flores” y el componente de “probabilidad de formación de vainas” en el campo experimental durante la tercera temporada. Se seleccionó esta parcela debido a que tiene una alta diversidad y abundancia de polinizadores silvestres, y además es la única parcela sin manejo de *M. rotundata* donde se registraron visitas de esa especie de abeja. Esta parcela fue visitada dos veces por semana durante el pico de floración de la alfalfa (8 visitas en total) y, en cada visita, se recorrió el lote durante dos horas en busca de visitas de polinizadores entre las 10:00 y las 14:00 horas. Cuando se observó una abeja sobrevolando cerca de una inflorescencia de alfalfa, se hizo un seguimiento minucioso de su interacción con las flores, en el cual se registró: 1) la especie de abeja, 2) el número de flores vírgenes visitadas (es decir, no disparadas previamente) y 3) el número de flores disparadas producto de su visita. Luego, se marcaron las flores disparadas con un hilo de color para luego comprobar la formación o no de la vaina. Esta información permitió estimar la tasa de disparo de flores y posteriormente la probabilidad de formación de vainas de cada una de las especies de abejas. Por otro lado, para tener una medida de polinización óptima a nivel de inflorescencia en una flor virgen adyacente (es decir, no disparada) en la misma inflorescencia, se realizó un tratamiento manual de polinización cruzada (Vaissière et al., 2011). Para ello, se colectó polen obtenido en flores de otro individuo con un microcepillo dental (Microbrush®) y se disparó la flor con el cepillo depositando el polen sobre el estigma (ver capítulo 1, para un abordaje comparable). Luego, la flor manualmente polinizada fue marcada con un hilo de diferente color. Una vez realizadas las polinizaciones, la inflorescencia se cubrió con una bolsa de red para evitar otras visitas de insectos y se etiquetó con el nombre del polinizador que disparó las flores. Este procedimiento se realizó para todas las visitas registradas en

cada caminata. Finalizada la floración, se recolectaron las vainas producidas y se estimó la probabilidad de formación de vainas para todas las flores disparadas por las diferentes especies de abejas. Estas estimaciones se utilizaron posteriormente para representar el paisaje de efectividad y para evaluar la importancia relativa de cada subcomponente para cada especie de polinizador (para un enfoque similar ver Rodríguez-Rodríguez et al., 2013). Para ver los tamaños de muestra, las medias y el error estándar de cada subcomponente, ver el cuadro A3.1, Anexo 3.

3.3.3. Análisis estadístico

En primer lugar, se evaluaron las diferencias en los distintos subcomponentes y componentes entre las especies de polinizadores (predicciones P1, P2, P3). Para ello se aplicaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) y modelos lineales generalizados (GLM), con el software R (R Development Core Team, 2023). En todos los modelos, la variable “especie” fue un factor fijo que incluía la identidad de las diferentes especies de abejas. El primer modelo, se construyó para estimar diferencias en la tasa de visitas (P1). En este modelo (GLMM_{3.1}), que se ejecutó con distribución binomial negativa, el n° de visitas fue la variable respuesta, mientras que el lote fue el factor aleatorio. Además de la variable “especie”, se incluyó las temporadas de muestreo (1 y 2) como factor fijo y un *offset* que escalaba el n° de visitas por el tiempo de muestreo en cada censo de visita. Para estimar las diferencias en la tasa de disparo de flores (P2) se utilizó un GLM (GLM_{3.2}) con distribución binomial, donde la variable respuesta fue construida como un vector de tipo n° éxito / n° fallos (n° de flores disparadas / n° flores no disparadas). Por último, para estimar las diferencias en la probabilidad de formación de vainas (P3) se utilizó un GLMM (GLMM_{3.3}) con distribución binomial, donde la variable respuesta también fue construida como n° de vainas formadas / n° vainas no formadas, para cada una de las flores disparadas. Además, para el modelo GLMM_{3.3}, el tratamiento manual de polinización cruzada (polinización óptima) se incluyó como un nivel adicional en la variable “especie”. En este modelo se agregó una variable aleatoria correspondiente a la inflorescencia donde la abeja disparo la flor y donde se hizo el tratamiento de polinización cruzada. Para los tres modelos, se realizaron comparaciones múltiples de Tukey mediante la función *glht* del paquete *multcomp* para estimar diferencias entre las especies de abejas (Bretz et al., 2016).

Para construir el paisaje de efectividad, se generaron 100 muestras formadas por vectores de 1000 remuestreos *bootstrap* de los datos empíricos y se estimaron 100 valores medios para cada subcomponente (tasa de visitas, tasa de disparo de flores y probabilidad de formación de vainas). Luego, los valores medios de tasa de visitas y de tasa de disparo de flores se multiplicaron para estimar 100 valores de QNC. Por otro lado, los 100 valores de QNC fueron igual a los 100 valores medios de formación de vainas. Finalmente se multiplicaron QNC y QLC para obtener 100 valores de EP. Más tarde, se estimó un único valor medio para cada subcomponente y componente, promediando sus 100 valores correspondientes. Con estos valores únicos, se trazó el paisaje de efectividad con el paquete *effect.Indscp* en R (Jordano y Rodríguez-Sánchez, 2017).

Finalmente, se evaluó la importancia relativa en la EP de cada subcomponente para cada especie de abeja. Se realizaron modelos lineales (LM) (uno para cada especie de abeja) donde la variable respuesta fue EP y las variables explicativas fueron cada uno de los subcomponentes. Se calculó la importancia relativa de cada subcomponente utilizando la métrica *lmg* del paquete *relaimpo* en R (Groemping, 2006). La métrica *lmg* mide la importancia relativa de los regresores en un modelo de regresión lineal promediando sus contribuciones al R² total del modelo a través de todos los posibles órdenes en los que los regresores pueden ser introducidos.

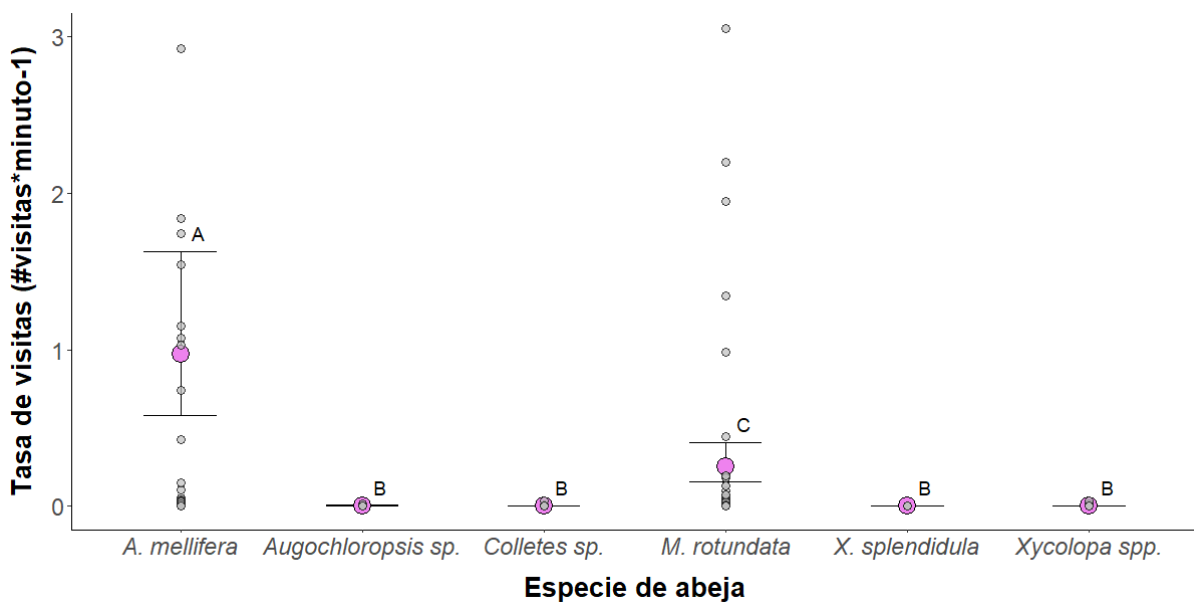
3.4. Resultados

3.4.1. Diferencias entre componentes y subcomponentes

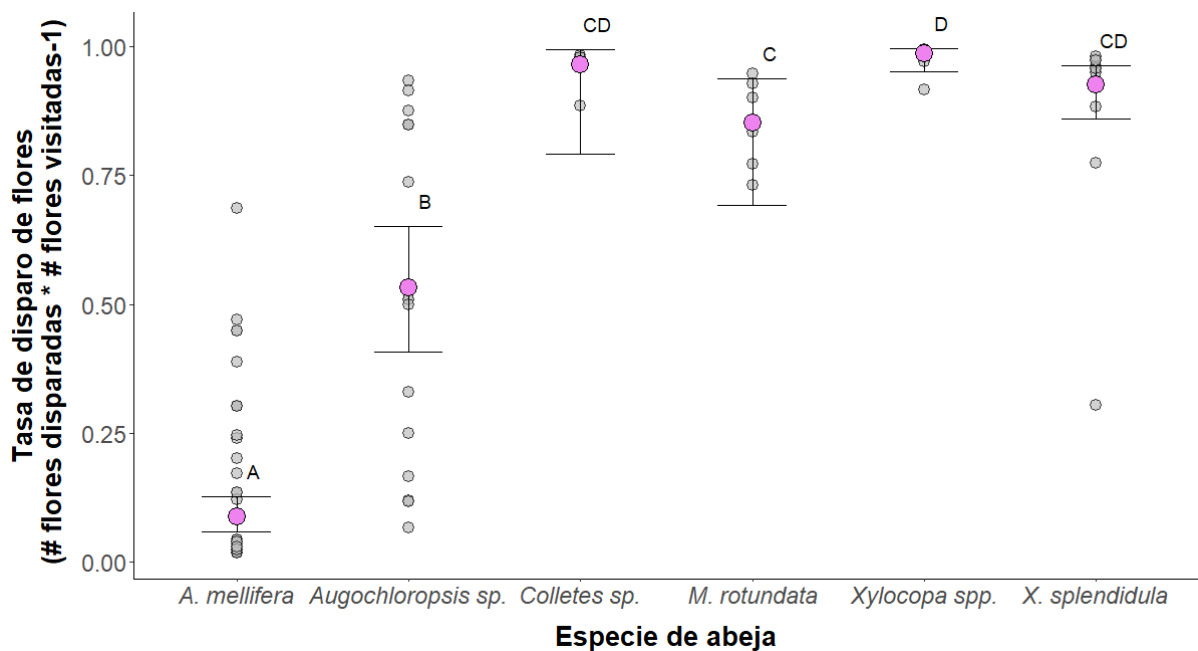
El GLMM_{3,1} mostró diferencias significativas en la tasa de visitas entre temporadas de muestreo (Chisq= 12,26, p=0,0004), siendo mayor en la segunda temporada que en la primera. El factor “especie” también resultó significativo (Chisq=802,88, p< 2,2e-16, Test de Chi-cuadrado de Wald tipo II). Entre las abejas manejadas, *A. mellifera* exhibió la tasa de visitas más alta ($1,27 \pm 0,15$ visitas por minuto promedio \pm EE en la temporada 1, y $3,76 \pm 0,36$ en la temporada 2) superando a *M. rotundata* que visitó flores con una tasa de $0,48 \pm 0,128$ visitas por minuto en la temporada 1 y $0,203 \pm 0,069$ visitas por minuto en la temporada 2. En ambas temporadas, todas las abejas silvestres mostraron tasas de visitas muy bajas (rango 0,008 – 0,001 visitas por minuto, Fig. 3.2a), por lo que fueron significativamente más bajas que las de *A. mellifera* y *M. rotundata*, pero no estadísticamente diferentes entre sí (ver valores medios desagregados de tasa de visitas por temporada en la Tabla A3.2 y los estadísticos y valores p ajustados de la prueba de contrastes en la Tabla A3.3, Anexo 3). En el modelo GLM_{3,2}, también resultaron significativas las diferencias entre especies (Chisq= 551,27, p<2,2e-16), pero contrariamente a las tasas de visitas, las tasas más altas de disparo de flores se encontraron para las especies de abejas silvestres *Colletes* sp. ($0,97 \pm 0,06$), *Xylocopa* spp. ($0,96 \pm 0,02$) *X. splendidula* ($0,91 \pm 0,05$) y una de las abejas manejadas *M. rotundata* ($0,87 \pm 0,05$). *Augochloropsis* sp. ($0,54 \pm 0,10$) mostró un valor intermedio, mientras que *A. mellifera* tuvo la tasa de disparo floral más baja ($0,14 \pm 0,03$) (Fig. 3.2b, ver estadísticos y p ajustados en la Tabla A3.4, Anexo 3). Finalmente, el modelo GLMM_{3,3} no mostró diferencias en la probabilidad de formación de vainas entre especies de abejas (Chisq= 9,92, p=0,1279), Fig. 3.2c y Tabla A3.5, Anexo 3) que, a su vez, no fueron estadísticamente diferentes a las obtenidas de la polinización cruzada manual (Fig. 3.2c).

Fig. 3.2. Subcomponentes para cada especie de abeja. Subcomponentes de los componentes de cantidad (QNC) y calidad (QLC) utilizados para estimar la efectividad de la polinización (EP) para cada especie de polinizador: a) tasa de visitas (QNC) b) tasa de disparo de flores (QNC), c) probabilidad de formación de vainas (QLC). Los puntos violetas corresponden a los valores medios estimados por los modelos, las barras de error corresponden a los intervalos de confianza al 95% y los puntos grises a los residuos parciales de los modelos. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas (ver Apéndice 3). Para el gráfico a) los residuos parciales reflejan la tasa de visitas por minuto, basada en las estimaciones del modelo para un período estándar de observación, en este caso 10 minutos.

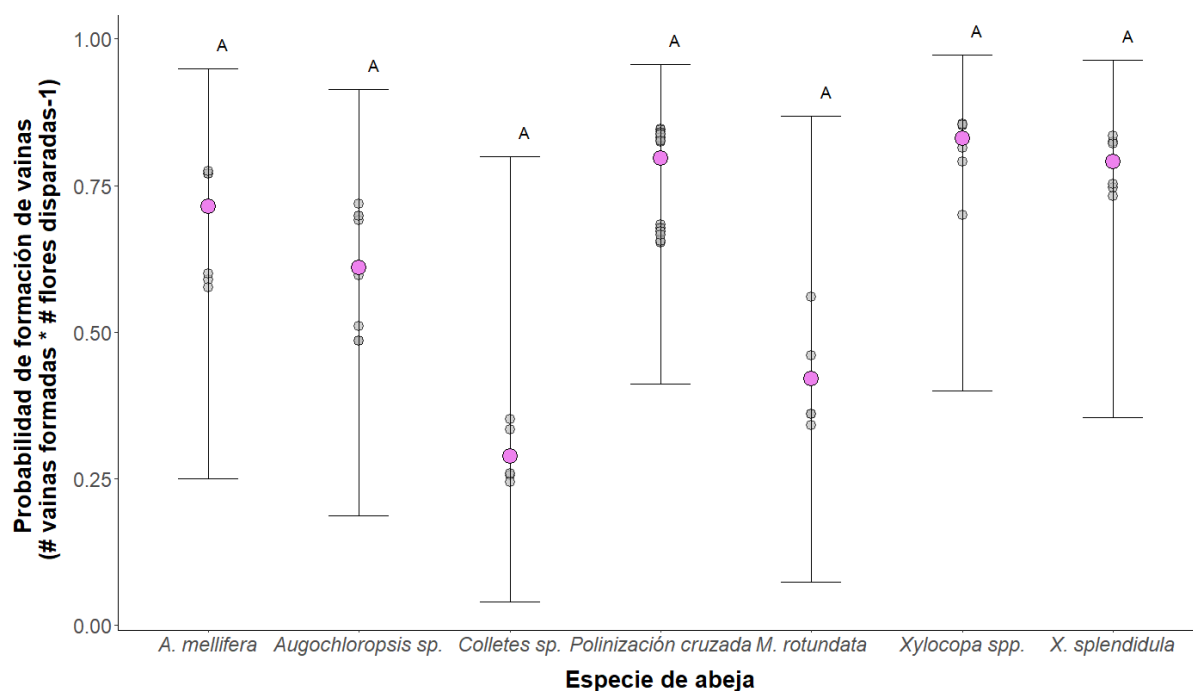
a)



b)



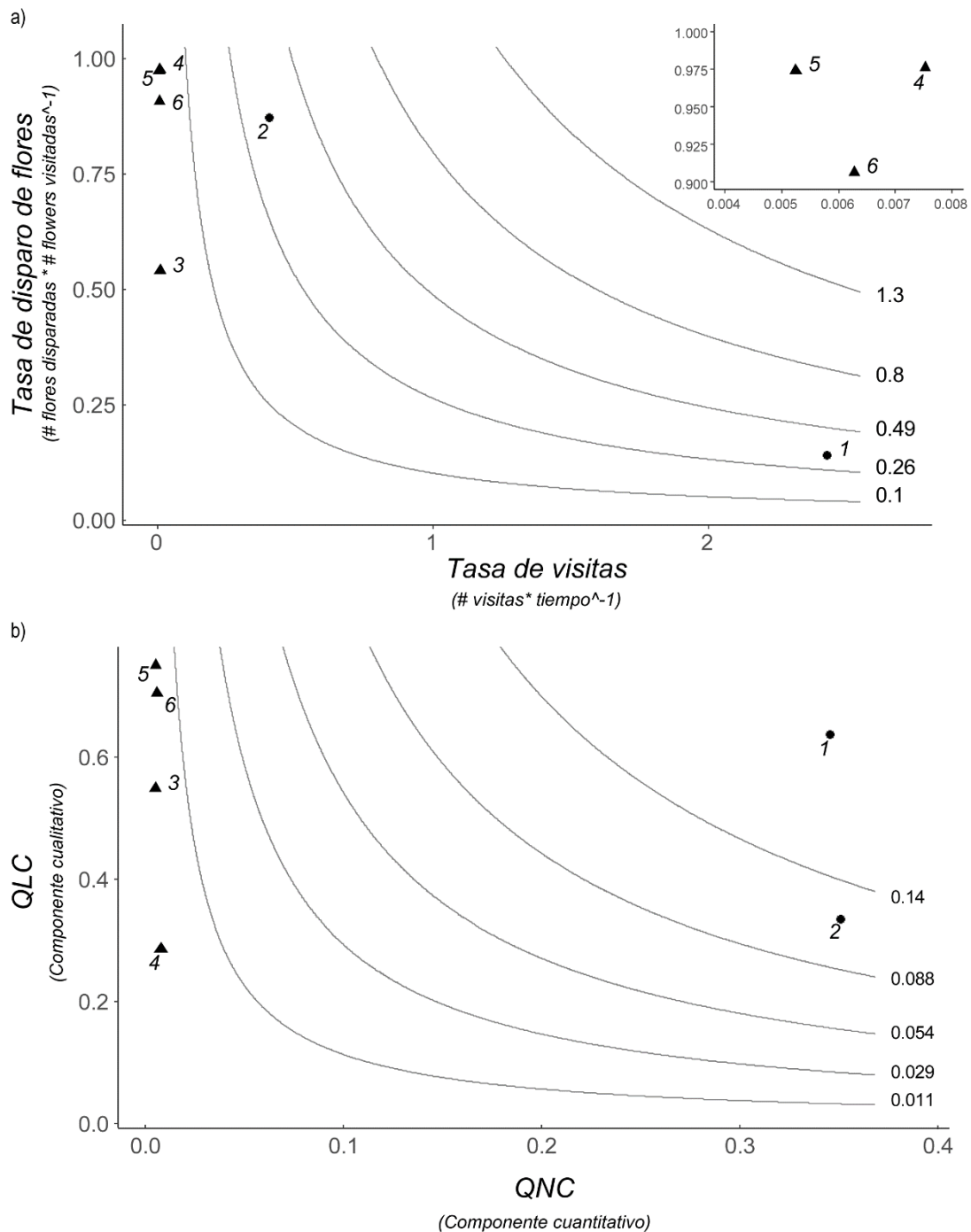
c)



3.4.2. Paisaje de efectividad de la polinización

El producto de los valores medios *bootstrap* de los subcomponentes cuantitativos (tasa de visitas y tasa de disparo de flores) resultó en un mayor QNC para las abejas manejadas ($0,34 \pm 6,61^{e-4}$ para *A. mellifera* y $0,35 \pm 6,65^{e-4}$ para *M. rotundata*) que para las abejas silvestres (rango: $0,005 \pm 2,83^{e-5}$ - $0,007 \pm 3,14^{e-5}$) (Fig. 3. 3a, Tabla A3.6, Anexo 3). Los valores de QLC (es decir, la probabilidad de formación de vainas) no fueron estadísticamente diferentes entre las especies de abejas. Además, la EP (es decir, el producto de QNC y QLC) también fue mayor para las especies manejadas ($0,22 \pm 4,30^{e-4}$ para *A. mellifera* y $0,12 \pm 2,50^{e-4}$ para *M. rotundata*) que para las especies de abejas silvestres (rango: $0,003$ $1,00^{e-5}$ y $0,004 \pm 2,00^{e-5}$) (Fig. 3.3b, Tabla A3.6, Anexo 3).

Fig. 3.3. a) Descomposición del componente cuantitativo (QNC) de los polinizadores de alfalfa. En la esquina derecha hay un detalle ampliado de una sección del gráfico para una observación más detallada de las posiciones de las especies, b) paisaje de efectividad de los polinizadores de alfalfa. Los puntos representan las especies polinizadoras siendo los círculos los manejados y los triángulos las abejas silvestres. Las isoclinas representan todas las combinaciones de subcomponentes de cantidad y calidad con los mismos valores de EP. La descomposición del componente de calidad (QLC) no se representa gráficamente, ya que se compone de un solo subcomponente.

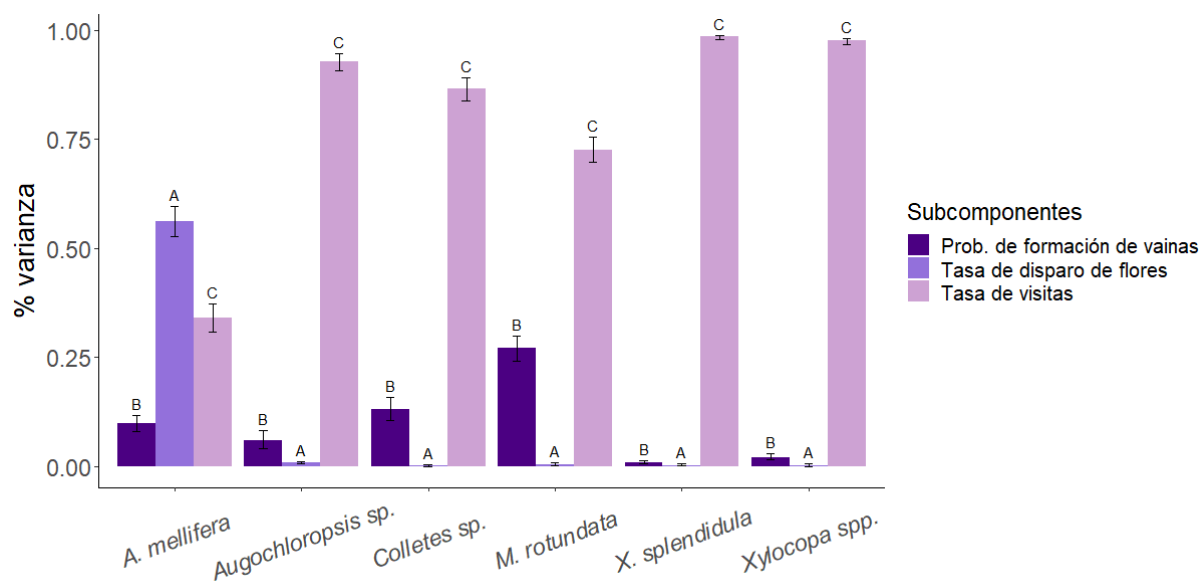


1- *A. mellifera*, 2- *M. rotundata*, 3- *Augochloropsis sp.*, 4- *Colletes sp.*,
5- *Xylocopa spp.*, 6- *X. splendidula*

3.4.3. Importancia relativa de los subcomponentes y componentes

La partición de la varianza mostró diferencias significativas entre los subcomponentes en su importancia relativa para explicar la EP. Para la mayoría de las especies polinizadoras, la tasa de visitas explicó la mayor varianza de EP, excepto para *A. mellifera*, que tuvo la mayor variabilidad en la tasa de disparo de flores (56%), mientras que la tasa de visitas explicó el 34% de la varianza y la probabilidad de formación de vainas el 10% (Fig. 3.4). Con respecto a *M. rotundata*, la variabilidad de la EP se explicó principalmente por la tasa de visitas (73%) seguida de la formación de vainas (27%), mientras que no hubo variabilidad explicada por la tasa de disparo de flores (Fig. 3.4). Finalmente, para los polinizadores silvestres, la tasa de visitas explicó entre el 86% y el 99% de la varianza, seguida por la formación de vainas (1-13%) y la tasa de disparo de flores, que solo explicaron el 0-1% de la varianza (Fig. 3.4). Las contribuciones relativas de cada subcomponente fueron significativamente diferentes para todas las especies polinizadoras (ver Tabla A3.7, Anexo 3).

Fig. 3.4. Contribución relativa de los subcomponentes de los componentes de cantidad (QNC) y calidad (QLC) a la varianza total de la EP por especie polinizadora. Los valores corresponden a la importancia relativa de cada subcomponente (métrica lmg) \pm los intervalos de confianza al 95 %. Diferentes letras indican diferencias estadísticamente significativas.



3.5. Discusión

La construcción del paisaje de efectividad del conjunto de polinizadores del cultivo de alfalfa permitió demostrar que las abejas son diferencialmente efectivas en la polinización de este cultivo. El componente cuantitativo (QNC) explicó la mayor variación en la efectividad de la polinización de las especies, mientras que los valores del componente cualitativo (QLC, en este caso, la producción de vainas) variaron muy poco entre las especies. Por lo tanto, en los cultivos de alfalfa, las interacciones previas a la fertilización, como la tasa de visitas y/o el número de flores que las abejas disparan por visita, son las determinantes principales de la efectividad de los polinizadores. Ambas abejas manejadas exhibieron los valores más altos de EP, pero *M. rotundata* tuvo una alta tasa de visitas y una alta tasa de disparo de flores, mientras que *A. mellifera* tuvo una tasa de disparo de flores muy baja (disparando solo el 14% de las flores que visitó) y una tasa de visitas muy alta. En este sentido, la tasa de visitas desproporcionadamente alta de *A. mellifera* compensó la baja tasa de disparo de flores, mostrando así un valor de EP similar al de *M. rotundata*. Esto último puede sonar extraño ya que, como se vió en el Capítulo 2 los rendimientos de los campos polinizados con *A. mellifera* rara vez alcanzan los de *M. rotundata*, incluso con altas abundancias de *A. mellifera*. Se ha demostrado que la tasa de disparo de flores de una abeja melífera que nunca visitó un lote de alfalfa puede ser alta al principio, pero disminuye en un lapso de pocos días, porque las abejas aprenden a beber néctar sin disparar la flor (Reinhardt, 1952). Es por ello que, se debe hacer un manejo especial de las colmenas para lograr un mayor nivel de producción de semillas de alfalfa (Basigalup, 2007). Para un manejo eficiente de colmenas en campos de alfalfa, es crucial garantizar la disponibilidad de reinas jóvenes y al menos ocho a diez cuadros en una colmena de dos pisos (Martinez, 1988). Estas colonias con abundante cría joven incitan a las obreras a buscar polen, mejorando la polinización de la alfalfa. Sin embargo, los grandes nidos de cría requieren polen de alta calidad, que no se encuentra en los cultivos de alfalfa, por lo que la proporción de fuentes de alimentación complementarias puede ser de ayuda (Somerville, 2002). Además, se recomienda introducir las colmenas en dos etapas durante la floración de la alfalfa, empezando cuando un 10-20% de las flores están en floración y completando la introducción en plena floración (Basigalup, 2007). Finalmente, se aconseja evitar las colmenas en filas largas, optando por patrones de disposición irregular con colmenas separadas y orientadas en diversas direcciones (Somerville, 2002). Este tipo de manejo no se suele hacer en Argentina, y la efectividad de la abeja melífera como polinizador de alfalfa puede ser diferente en cada lote dependiendo de las decisiones de manejo que hayan tomado los apicultores. Por lo tanto, aunque los resultados aquí obtenidos parecen mostrar que, a altas tasas de visita, la EP de *A. mellifera* puede ser tan alta como la de *M. rotundata*, esto rara vez se ve en los lotes. De hecho, los sitios con manejo de *M. rotundata* presentaron menos déficit de polinización comparado con los que no lo tenían, mientras que las altas tasas de *A. mellifera* parecen perjudicar el servicio de polinización al aumentar la limitación polínica en sitios con *M. rotundata* y competir con las abejas silvestres en sitios sin ella. Independientemente de lo referido al manejo de las colmenas, es importante destacar que evaluar la efectividad a través de este enfoque de componentes no permite evidenciar las posibles interferencias entre especies, como podría ser la competencia entre *A. mellifera* y otras abejas (ver Capítulo 2). Finalmente, a pesar de que las abejas silvestres fueron altamente eficientes en la tasa de disparo de las flores (por ejemplo, mucho más eficientes que *A. mellifera*) exhibieron la EP más baja, como resultado de sus tasas de visitas muy bajas en los lotes de estudio.

Como era de esperarse, *A. mellifera* fue la especie más abundante, ya que es una de las especies de abejas más abundantes y ubicuas del mundo, principalmente como resultado de una introducción

masiva de individuos a través de colmenas manejadas o la naturalización de colmenas salvajes (Delaplane y Mayer, 2000). En este sentido, Argentina se encuentra entre los principales países del mundo que experimentan los mayores aumentos de las poblaciones de abejas melíferas (Aizen et al., 2022), muy probablemente como respuesta compensatoria a la crisis de polinización agrícola (Aizen y Harder, 2009). (Aizen and Harder, 2009)(Aizen and Harder, 2009)(Aizen and Harder, 2009) Por otro lado, *M. rotundata* (una especie solitaria) fue la segunda especie más abundante, especialmente en lotes donde se manejaban sus nidos, ya que implicó la introducción de aproximadamente 45.000 hembras por hectárea (Capítulo 2). Sin embargo, contrariamente a lo que se piensa, esta especie está ampliamente naturalizada en Argentina (Roig-Alsina, 2006), y aunque puede encontrarse en menor abundancia, está presente en ambientes donde no hay nidos colocados por los agricultores (por ejemplo, el campo experimental Guasch en Bahía Blanca). Además, registramos una alta cantidad de nidos de *M. rotundata* en hoteles de abejas ubicados en paisajes urbanos, naturales y agrícolas en diferentes localidades de la provincia de Buenos Aires (Haedo, Marrero pers. obs.). Finalmente, la baja abundancia de especies de abejas silvestres era esperable, ya que la abundancia de organismos silvestres depende de la disponibilidad de alimentos y recursos de nidos en el paisaje (Carrié et al., 2018; Roulston y Goodell, 2011). En el escenario agrícola actual, con la expansión de las tierras agrícolas y la adopción de la intensificación convencional (que depende de fertilizantes y pesticidas) estos recursos se vuelven escasos, lo que implica una degradación ambiental generalizada y la pérdida de biodiversidad (Garibaldi et al., 2017; Potts et al., 2016). Por lo tanto, las poblaciones de abejas nativas y silvestres dentro de agroecosistemas altamente modificados están en riesgo.

Dentro del paisaje de efectividad, hubo tres grupos de polinizadores en términos de efectividad en el disparo floral. Primero, las especies altamente efectivas (*Xylocopa* spp., *X. splendidula*, *Colletes* sp. y *M. rotundata*) con una tasa de disparo floral igual o superior al 87%, *Augochloropsis* sp. con una efectividad intermedia (tasa de disparo floral de 53%) y finalmente *A. mellifera* con muy baja efectividad de disparo (solo 14%). En el capítulo anterior, se ha reportado una menor limitación de polen en los campos de alfalfa donde se maneja *M. rotundata* lo que es resultado no solo del mayor número de individuos, sino también de las altas tasas de disparo floral mediadas por esta especie (Cane, 2002). Con respecto a las abejas silvestres, aunque existen pocos estudios, ha habido registros de especies de *Xylocopa* que son efectivas para disparar las flores de alfalfa (Watmough, 1999). Más aún, en el Capítulo 2, se ha demostrado que la limitación del polen de la alfalfa disminuye con una creciente tasa de visitas de abejas silvestres. La alta efectividad de las especies de abejas carpinteras (*Xylocopa* spp.) en términos de tasa de disparo de flores probablemente se relacione con sus grandes tamaños corporales, ya que les permite manejar las flores de alfalfa de manera más eficiente y hacerlas disparar de inmediato cuando visitan las inflorescencias (Földesi et al., 2021). Por otro lado, no hay registros previos de efectividad de disparo de las especies *Colletes* y *Augochloropsis* en cultivos de alfalfa. La tasa diferencial de disparo floral de cada especie podría estar relacionada también con el tipo de recurso que la abeja está recolectando en la alfalfa (Reinhardt, 1952). Si la abeja está recolectando polen, la flor debe dispararse, pero si la abeja está recolectando néctar, la ocurrencia del disparo depende de la capacidad de la abeja para beber néctar sin disparar la flor. Por lo tanto, ciertas especies podrían estar recolectando néctar, pero aun así disparan la flor, tal vez accidentalmente, y otras especies pueden robar néctar. Este último es el caso de *A. mellifera*, para el cual hay registros de una tasa de disparo inferior al 5% (Bohart, 1957; Cane, 2002) debido a su capacidad para tomar néctar sin disparar la flor (Reinhardt, 1952).

Aunque no se encontraron diferencias estadísticas en la probabilidad de formación de vainas entre las especies de abejas (tal vez debido a un valor bajo de observaciones para ciertas especies, ver Tabla A3.1, Anexo 3), *Colletes* sp. y *M. rotundata* mostraron la tasa de producción de vainas más bajas en comparación con otras especies a pesar de que tienen una alta tasa de disparo (0,97 y 0,87, respectivamente). El desarrollo de la vaina de alfalfa no solo depende del disparo de la flor, sino también de la calidad del polen depositado. Aunque la autopolinización es posible, es menos probable que la polinización cruzada, ya que la alfalfa es una especie parcialmente autoincompatible y autoestéril (Cooper y Brink, 1940; Viands et al., 1988). En el Capítulo 1 se reportó que la tasa de formación de vainas por autopolinización fue de solo el 11%, lo que contrastaba marcadamente con el 70% de las flores de polinización cruzada. Esto último sugiere que las diferencias menores encontradas podrían deberse a la calidad del polen depositado en los estigmas. Las especies de abejas difieren en su comportamiento de búsqueda de alimento y distancias de forrajeo, y algunas especies podrían ser más propensas a visitar flores del mismo racimo o individuo, aumentando la probabilidad de autogamia o geitonogamia (Strickler y Vinson, 2000). Sin embargo, estas afirmaciones podrían ser especulativas, ya que las diferencias encontradas no están respaldadas estadísticamente.

3.5.1. Contribución relativa de subcomponentes y componentes

La tasa de visitas fue el subcomponente que agregó más variabilidad a los valores de EP para la mayoría de las especies de abejas (excepto *A. mellifera*). Esto podría deberse a que la tasa de visitas fue la única variable que fue medida en más de un lote y en diferentes años. Además, la contribución a la tasa de visitas fue más importante para las abejas silvestres que para las manejadas (Fig. 3.4). Esto podría ser un efecto de la variabilidad entre lotes, porque había especies de abejas silvestres que estaban ausentes en algunos lotes y presentes en otros (Tabla A3.2, Anexo 3), lo que generó una mayor variación cuando todos los datos fueron unificados para estimar el subcomponente de tasa de visitas para las especies de abejas silvestres. La tasa de disparo de flores fue bastante consistente para todas las especies, excepto para *A. mellifera*, para la cual este subcomponente contribuyó con la mayor varianza a la EP (Fig. 3.4). La alta variación en la tasa de disparo de las flores de *A. mellifera* podría deberse a que, como se mencionó anteriormente, el robo de néctar es un comportamiento aprendido (Reinhardt, 1952). Por lo tanto, en un campo al mismo tiempo, se podrían encontrar abejas melíferas inexpertas y experimentadas con diferentes efectividades de disparo, lo que podría explicar la mayor variabilidad de la tasa de disparo de flores para esta especie. Finalmente, la probabilidad de formación de vainas contribuyó muy poco a la variabilidad de la EP para todas las especies. Como se mencionó anteriormente, estos resultados sugieren que las interacciones pre-polinización estarían determinando la EP de cada especie polinizadora, siendo la tasa de visitas una variable decisiva que determina la EP final. La tasa de disparo de flores es el proceso clave en la polinización de la alfalfa, ya que se ha demostrado que una vez que se dispara una flor, existe una alta probabilidad de que se convierta en una vaina (Capítulo 1). Por lo tanto, si la variabilidad interespecífica en la tasa de disparo de las flores es muy baja para la mayoría de las especies, no es raro que la variabilidad interespecífica en la producción de vainas también sea baja. Sin embargo, se ha estimado una mayor variabilidad en los valores de probabilidad de formación de vainas para *Colletes* sp. y *M. rotundata*; sin embargo, se obtuvieron pocas observaciones para estas dos especies, por lo que esta podría ser la razón de la mayor variabilidad.

3.5.2. Implicaciones del paisaje de efectividad para la gestión de la polinización de cultivos

La aplicación de este enfoque en cultivos dependientes de la polinización sería útil para desarrollar estrategias para mejorar el servicio de polinización de estos. La estimación del paisaje de efectividad de la polinización de los cultivos permite evaluar qué componentes y subcomponentes (por lo tanto, que partes del proceso de la interacción biótica) hacen que las especies polinizadoras sean más o menos efectivas, proporcionando así información valiosa para identificar las especies clave y para evaluar qué aspectos del manejo deben mejorarse para ayudar a cerrar las brechas de rendimiento. En este caso de estudio, por ejemplo, se podría mejorar el servicio de polinización de la alfalfa aumentando el número de abejas manejadas. Sin embargo, los resultados obtenidos, especialmente el componente QNC, sugieren que *A. mellifera* alcanzó su máxima efectividad. Incluso si la tasa de visitas de *A. mellifera* aumentara sustancialmente, nunca alcanzaría la isoclina 0,49 de QNC (Fig. 3.3a) debido a su muy baja efectividad de disparo de flores. Sin embargo, podría ser posible aumentar la tasa de disparo de flores de *A. mellifera* a través de un adecuado manejo de las colmenas, que las incentive a coleccionar polen. Por otro lado, el QNC de *M. rotundata* podría aumentarse, promoviendo el aumento de su tasa de visitas. Sin embargo, el componente cualitativo de *M. rotundata* se redujo debido a la menor producción de vainas en comparación con *A. mellifera* y algunas abejas silvestres (aunque este valor debe tomarse con cuidado, como se mencionó anteriormente). Por lo tanto, de acuerdo con los resultados, la EP global de *M. rotundata* alcanzó un máximo de 0,14. Además, si se quisiera aumentar la EP de *M. rotundata* incrementando la densidad de nidos, podría no ser posible. Se ha demostrado que las altas densidades de *M. rotundata* en campos abiertos de alfalfa (100,000 - 150,000 abejas x ha⁻¹) afectan negativamente el establecimiento de los nidos y el éxito reproductivo de estas especies de abejas (Pitts-Singer y Bosch, 2010). (Pitts-Singer and Bosch, 2010)(Pitts-Singer and Bosch, 2010)(Pitts-Singer and Bosch, 2010) Esto último se explica por la limitada disponibilidad de recursos florales con respecto al número de abejas liberadas en el campo. Por lo tanto, intentar mejorar los valores de efectividad de la polinización aumentando la tasa de visitas de las abejas podría tener limitaciones y debe hacerse con precaución, no solo para *M. rotundata* sino para cualquier especie de abeja.

Por otro lado, las especies de abejas silvestres podrían mejorar su efectividad general al aumentar su abundancia, especialmente especies como el género *Xylocopa*, que tienen una alta tasa de disparo de flores y una alta productividad de vainas. Por lo tanto, la implementación de estrategias que incrementen la abundancia de especies de *Xylocopa* (por ejemplo, aumentar la disponibilidad de sitios de anidación) sería más útil para mejorar el servicio de polinización de la alfalfa que el incremento de colmenas de abejas melíferas o nidos de *M. rotundata*. No obstante, es difícil para las abejas silvestres alcanzar los valores de EP de las especies manejadas, ya que su tasa de visitas debe ser tan alta como la de *M. rotundata*, y es muy difícil lograr estos valores de tasa de visita con polinizadores no manejados. Sin embargo, aunque las abejas silvestres no tienen una efectividad tan alta, el paisaje de efectividad mostró que una mayor tasa de visitas de especies de abejas silvestres será beneficiosa para la polinización de la alfalfa. En general, los resultados obtenidos apoyan la idea de que un manejo integrado de la polinización, compuesto por abejas manejadas y silvestres, podría ser apropiado para los cultivos de alfalfa. La aplicación del paisaje de efectividad permitió hacer este tipo de razonamiento

para esta especie de cultivo y es perfectamente aplicable a cualquier sistema de cultivo dependiente de polinizadores.

3.6. Conclusión

El paisaje de efectividad de la polinización proporciona información valiosa para identificar especies clave para mejorar la polinización de los cultivos y cerrar las brechas de rendimiento. Este enfoque permite evaluar las diferencias en la efectividad entre las especies de polinizadores, sabiendo qué subcomponentes de efectividad hacen que las especies sean más o menos efectivas. Los resultados de este capítulo mostraron que las especies de polinizadores de un determinado cultivo pueden diferir en su efectividad o ser igualmente efectivas debido a diversas características, como su tasa de visita o su comportamiento de forrajeo. La aplicación del paisaje de efectividad sería útil para desarrollar estrategias para mejorar el servicio de polinización de cultivos en sistemas de cultivos dependientes de polinizadores.

4. Reservorios de biodiversidad en agroecosistemas: el papel de los bordes de cultivo

4.1. Introducción

La intensificación agrícola y la simplificación de los agroecosistemas han sido catalogados como amenazas significativas para la biodiversidad y, por ende, para las contribuciones que esta aporta a los seres humanos (Foley et al. 2005). El servicio de polinización no es la excepción, y el mundo está enfrentándose a un declive global de la biodiversidad de polinizadores (Potts et al. 2010). Esto se atribuye en gran medida a los cambios en el uso del suelo que llevan a la homogeneización de los paisajes y la reducción de la diversidad floral, afectando los hábitats y recursos necesarios para los polinizadores, como polen, néctar y sitios de nidificación (Holzschuh et al., 2007; Kremen et al., 2007). La reducción de la disponibilidad de recursos no solo causa un declive en la diversidad y abundancia de polinizadores, sino también puede influir en el comportamiento de éstos, por ejemplo, aumentando las distancias de forrajeo en búsqueda de recursos (Birkenbach et al., 2023).

En los ambientes agrícolas altamente simplificados (como los agroecosistemas bajo producción dependiente de insumos), los ambientes seminaturales actúan como reservorios de biodiversidad (Hendrickx et al. 2007; Billeter et al. 2008). Los bordes de cultivo, definidos como franjas no cultivadas de vegetación arbustiva o herbácea ubicadas en la interfaz entre un campo y otra característica del paisaje (como otro campo, un camino o una senda), son de particular importancia ya que no solo actúan como refugios para la biodiversidad (Marshall y Moonen, 2002) sino también son puntos de enlace para la conectividad entre los cultivos y el paisaje (Guiller et al. 2016). Es así como, en varias partes del mundo se están implementado esquemas agroambientales a nivel local, como el cultivo de franjas florales, destinadas a mejorar la biodiversidad y los servicios ecosistémicos (Scheper et al., 2015; Tschumi et al., 2015; Williams et al., 2015; Sidhu y Joshi, 2016; Dainese et al., 2017; Kremen et al., 2019). Los bordes de cultivo ya sean seminaturales o implantados, son la fuente más cercana de recursos florales complementarios al cultivo para la comunidad de polinizadores que habitan los agroecosistemas.

La diversidad de flores determina la disponibilidad de recursos alimenticios y, por ende, afecta la composición de las comunidades de polinizadores (Ghazoul, 2006; Fründ et al., 2010). Una mayor riqueza de plantas a nivel local conduce a una mayor diversidad de insectos polinizadores a través de un aumento en la complementariedad de recursos en la comunidad de plantas (M'Gonigle et al. 2015; Sutter et al. 2017). La diversidad floral no solo influye en la cantidad y riqueza de polinizadores, sino que también afecta las interacciones entre ellos y las plantas. Una mayor diversidad floral puede proporcionar recursos complementarios para los polinizadores, lo que fomenta la segregación de nichos, permitiendo una mayor eficiencia en la alimentación y/o la reducción de la competencia (Blüthgen y Klein, 2011; Fründ et al., 2013; Venjakob et al., 2016). Esto, a su vez, conduce a redes de interacción más especializadas y modulares (Ebeling et al., 2011; Gómez-Martínez et al., 2022). Sin

embargo, un incremento en la diversidad también podría ofrecer recursos redundantes para los polinizadores, resultando en redes más interconectadas (Fortuna et al., 2010). Estas características estructurales de las redes de interacción tienen consecuencias directas en el funcionamiento del ecosistema, como la reproducción de plantas y polinizadores, y en la resistencia y resiliencia de las comunidades ante posibles disturbios (Ponisio, 2020). Por ejemplo, se ha demostrado que la complementariedad de nichos entre polinizadores está positivamente relacionada con el éxito reproductivo de las plantas (Magrath et al., 2019). Por lo tanto, la estructura de la red de interacciones planta-polinizador en el sistema borde-cultivo podría tener implicaciones significativas para el servicio de polinización.

Otra consecuencia del aumento en la diversidad de plantas es el incremento en la proporción de interacciones seleccionadas activamente, es decir, un mayor número de plantas son elegidas por los polinizadores con más frecuencia de lo que se esperaría al azar o simplemente debido a su abundancia relativa (Gómez-Martínez et al., 2022). Estas especies son denominadas especies clave y juegan un papel crucial en la estructuración de las interacciones ecológicas dentro de la comunidad de polinizadores (Russo et al., 2013; Sutter et al., 2017). Estas últimas podrían tener un importante rol en el manejo de los bordes de cultivo de los agroecosistemas para aumentar la abundancia de un grupo particular de polinizadores, ya que se ha sugerido que el éxito del uso de los bordes de cultivo como medidas de conservación y de mejoramiento del servicio de polinización se determina por la combinación entre una alta complementariedad funcional y una alta riqueza de especies clave (Sutter et al., 2017).

No obstante, aunque la mayoría de los estudios revelan que un aumento en la diversidad floral en los bordes de cultivo tiene un efecto sobre la diversidad de polinizadores en el mismo borde, aún es inconsistente la información acerca de cómo esto se traduce en mejores servicios de polinización en los cultivos adyacentes (Venturini et al., 2017; Albrecht et al., 2020; Zamorano et al., 2020). Por un lado, podría haber un efecto facilitador a través del desbordamiento funcional que mejore los servicios de polinización en el cultivo (i.e. hipótesis del exportador, Morandin y Kremen 2013; Kremen et al., 2019). Por otro lado, las plantaciones florales ricas en recursos podrían competir con los cultivos y concentrar a los polinizadores (i.e. hipótesis del concentrador, Kremen et al., 2019). Es por ello por lo que en este capítulo se evaluó el efecto de la diversidad floral de los bordes de cultivo sobre la comunidad de abejas silvestres y manejadas que visitan los cultivos de alfalfa del VIRIC.

4.2. Objetivos e hipótesis

En el presente capítulo, se evaluó como la diversidad floral afecta a la abundancia y la diversidad de polinizadores y a la complejidad de las redes de interacciones planta-polinizador. Para ello, se estimó la disponibilidad de recursos florales en los bordes de cultivo de los lotes de alfalfa, se construyeron las redes de interacción planta-polinizador de los bordes de cultivo y se estimaron los diferentes índices de complejidad de las redes. Luego se evaluó el efecto de la diversidad y abundancia de polinizadores en los bordes sobre la diversidad y abundancia de polinizadores en el cultivo. Se hipotetizó que:

Hipótesis 1. Los bordes de cultivo son reservorios de biodiversidad atrayendo una mayor cantidad de polinizadores que el cultivo y complejizando las interacciones entre los polinizadores y las plantas.

Predicción 1. La tasa de visitas y riqueza de polinizadores es mayor en el borde de cultivo que en el cultivo adyacente.

Predicción 2. El aumento de la riqueza de plantas en el borde de cultivo incrementa la riqueza de polinizadores silvestres en el borde.

Predicción 3. El aumento de la riqueza de plantas en el borde de cultivo aumenta el anidamiento, la modularidad, la complementariedad funcional y la proporción de especies “clave” en las redes de interacción planta-polinizador.

Hipótesis 2. Los bordes de cultivo tienen un efecto sobre la tasa de visitas y la riqueza de polinizadores en el cultivo adyacente, que puede ser facilitador o concentrador.

Predicción 1. Si el efecto es facilitador, una mayor tasa de visitas y riqueza de abejas en el borde de cultivo aumentará la tasa de visitas y riqueza de polinizadores en el cultivo adyacente.

Predicción 2. Si el efecto es concentrador, una mayor tasa de visitas y riqueza de abejas en el borde de cultivo disminuirá la tasa de visitas y riqueza de polinizadores en el cultivo adyacente.

4.3. Metodología

4.3.1. Sitios de estudio

Los datos fueron tomados durante una temporada de floración de la alfalfa (de diciembre de 2018 a febrero de 2019) en ocho (temporada 1) campos en el VIRC (mismos campos que el capítulo 1 y 2, Fig. 1.1). Como se mencionó en los capítulos anteriores, en cada campo se seleccionaron dos lotes separados por más de 200 metros entre sí. En cada uno de los lotes se seleccionó un borde de cultivo (16 bordes de cultivo en total) y se realizaron censos de polinizadores sobre todas las especies de plantas entomófilas presentes, además se estimó la abundancia relativa de las mismas.

4.3.2. Censos de polinizadores

En cada borde, se realizaron censos de polinizadores en una transecta de 50 x 2 m (100 m²). Los censos fueron quincenales, el mismo día que los censos dentro del cultivo (ver Capítulo 2), y consistieron en una caminata lenta de 20 minutos sobre la transecta, donde se observaron todos los visitantes florales que estaban sobre las flores. Esto resultó en 80 minutos por lote muestreado (aparte de los censos realizados dentro del cultivo). Los visitantes florales (polinizadores *sensu lato*) fueron capturados, sacrificados y llevados al laboratorio, donde fueron montados en alfileres entomológicos y determinados al nivel taxonómico más bajo posible. Los especímenes se depositaron en la Colección Entomológica de LIBA (CERZOS) y en la Colección Entomológica de la Cátedra de Botánica General (FAUBA), Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Argentina. Por otro lado, los datos de frecuencias de visitas y diversidad de polinizadores dentro del cultivo se obtuvieron mediante los censos que ya se han detallado en el Capítulo 2. Estos censos se realizaron sobre alfalfa y otras especies que se encontraban sobre la transecta dentro del cultivo (i.e., especies espontáneas o malezas).

4.3.3. Abundancia relativa de las especies de plantas

El mismo día del censo, se estimó la abundancia floral de las distintas especies de plantas contando el número de flores (o inflorescencias para las Asteráceas) presentes a lo largo de toda la transecta (100 m²). Al finalizar la temporada de muestreo, las abundancias florales de cada especie en cada borde se

sumaron (abundancia acumulada por borde). Luego, se estimó la abundancia relativa calculada como la proporción de flores de cada especie con respecto al total de flores que había en cada borde.

4.3.4. Índices de diversidad

Para cada lote se calculó el número efectivo de especies, en particular, la riqueza de especies ($q=0$, Hill, 1973). Se estimó la riqueza de plantas del borde, la riqueza de polinizadores del borde y la riqueza de polinizadores del cultivo. La riqueza se estimó a partir de estimaciones basadas en la cobertura de la muestra (Chao y Jost, 2012) utilizando el paquete iNext con 1000 remuestreos (Hsieh et al., 2016). La cobertura de la muestra es una métrica que refleja cuantos individuos (en porcentaje) de una comunidad están incluidos en la muestra. Para el cálculo del índice, se estableció un criterio de parada que consistía en alcanzar una cobertura de muestra predeterminada, tomando como referencia la cobertura más baja observada para cada estimación. Esto permitió estimar la riqueza de especies de cada borde a un nivel de cobertura uniforme, lo que permitió hacer comparaciones entre los lotes (Chao y Jost, 2012). Para el cálculo de la riqueza de polinizadores, se excluyeron a las especies de abejas manejadas *A. mellifera* y *M. rotundata*, ya que ambas se encontraban en grandes abundancias en los sitios donde había colmenas y/o domicilios con nidos de *M. rotundata* independientemente de la abundancia y/o riqueza de flores (ver Capítulo 2).

4.3.5. Construcción de las redes de interacción planta-polinizador

Para cada lote, se construyó una red cuantitativa de interacciones planta-polinizador, para ello se construyeron matrices (una para cada lote) en donde cada columna representó a una especie de polinizador y cada fila una especie de planta entomófila. Para construir las redes, se incluyeron todas las especies de visitantes florales que se registraron en los censos. Dentro de la matriz, las intersecciones entre cada columna y fila representaron las interacciones entre las especies, que para estas matrices fueron la sumatoria de las visitas de todos los censos que se realizaron sobre cada borde. Se estandarizó por el esfuerzo de muestreo teniendo en cuenta el tiempo de muestreo de cada borde (entre 60 y 80 minutos) y se llevaron todas las visitas a visitas/hora (Garibaldi et al., 2020).

Con el paquete bipartite del software R se calcularon tres índices a nivel de red: el anidamiento cuantitativo, la modularidad y la complementariedad funcional. El anidamiento en redes mutualistas se refiere a un patrón estructural donde las especies con pocas interacciones (especialistas) tienden a interactuar con un subconjunto de las especies que interactúan con aquellas que tienen muchas interacciones (generalistas), formando un patrón anidado (Fortuna et al., 2010). La modularidad es la división de las especies en compartimentos o módulos, donde las especies dentro de los módulos comparten más interacciones entre sí de lo que lo hacen con especies de otros módulos (Carstensen et al., 2016). La complementariedad funcional es una medida de la diferenciación de nichos de las abejas de acuerdo con las especies de plantas que estas visitan (Devoto et al., 2012). Las redes de interacciones de los diferentes lotes fueron variables en tamaño, por ello para poder compararlas, se calcularon los z scores para cada uno de los índices a nivel de red. Para cada una de las 16 redes, se construyeron 1000 modelos nulos mediante la función vaznull (Vázquez et al., 2007). Estos modelos nulos mantienen la conectividad, el número de interacciones y la riqueza de plantas y polinizadores, mientras que aleatorizan las interacciones individuales dentro de la red. Se calcularon los z scores como $[x - \mu]/\sigma$, donde x es el valor observado del índice, μ es la media y σ la desviación estándar del valor del índice para los 1000 modelos nulos. Los valores z negativos significan que el índice observado es menor que el esperado si las interacciones estuvieran distribuidas al azar, mientras que los valores z positivos significan que los valores observados son mayores que los esperados por azar. Además,

para cada red se calculó la proporción de especies clave, definida como el número de interacciones fuertes en relación con el número total de interacciones de la red. Las interacciones fuertes son aquellas interacciones observadas que ocurren con mayor frecuencia de lo esperado, en este caso, por la abundancia relativa de las especies (para un abordaje similar, ver Gómez-Martínez et al., 2022). Por otro lado, esas especies de plantas que son visitadas más frecuentemente de lo esperado se consideran “especies clave” para la especie de polinizador en particular (Russo et al., 2013, Sutter et al., 2017).

Para estimar la fuerza de cada interacción polinizador-planta en relación con la abundancia relativa de las especies de plantas, se construyeron 100 modelos nulos a partir de las 16 redes de interacciones y las abundancias relativas de cada una de las especies de plantas que las componen utilizando el paquete `econullnet` (R). Mediante la función `test.interactions`, se determinó qué interacciones son estadísticamente más fuertes de lo esperado por los modelos nulos. En la función `test.interactions` la significancia estadística está determinada para cada interacción planta–polinizador de acuerdo con cuanto se aleja la cantidad de interacciones observadas con respecto a los intervalos de confianza calculados para los modelos nulos. Para cada lote, se estimó la proporción de interacciones activamente seleccionadas (n° visitas significativamente mayores que el azar / n° visitas totales).

4.3.6. Análisis estadístico

Para poner a prueba las hipótesis, se realizaron modelos lineales y generalizados (LM, LMM, GLM y GLMM). Los modelos fueron construidos con las funciones `lm` y `glm` del paquete `lmer4` y `glmmTMB` del paquete `glmmTMB` del software R. Para todos los modelos, utilizamos el paquete `DHARMA` (Hartig, 2020) para verificar los supuestos de los modelos. Para evaluar la significancia de las variables, utilizamos Pruebas de Razón de Verosimilitud (LRT) mediante la función `Anova` del paquete `car` (Fox y Weisberg, 2018).

En primer lugar, para evaluar si la frecuencia de visitas y la riqueza de polinizadores en el borde son mayores que dentro del cultivo (predicción 1 de H1), se realizaron dos modelos: uno para estimar las diferencias en la tasa de visitas de polinizadores (GLMM_{4.1}) y otro para la riqueza de polinizadores (LM_{4.2}). El LMM_{4.1}, tuvo como variable respuesta el promedio de visitas por hora de las distintas especies de polinizadores para cada lote. Las variables explicativas fijas para el LMM_{4.1} fueron la distancia (borde o cultivo) en interacción con el grupo de polinizador (abejas manejadas, abejas silvestres, coleópteros, dípteros, lepidópteros y otros himenópteros (i.e. véspidos, pompilidos, etc)). El sitio, el lote anidado al sitio y la especie de polinizador fueron variables aleatorias en el LMM_{4.1}. Por otro lado, en el LM_{4.2} la variable respuesta fue la riqueza de polinizadores y la variable explicativa la distancia (borde o cultivo).

Para estimar el efecto de la riqueza de las plantas del borde sobre tasa de visitas y riqueza de polinizadores (predicción 2, H1) se realizaron otros dos modelos, un para la tasa de visitas de polinizadores (LMM_{4.3}) y un LM para la riqueza de polinizadores (LM_{4.4}). El LMM_{4.3} tuvo como variable respuesta el promedio de visitas por hora de las distintas especies de abejas del borde. El sitio, el lote anidado al sitio y la especie de polinizador fueron las variables aleatorias. Las variables fijas fueron la riqueza de plantas en interacción con el grupo polinizador. El LM_{4.4} tuvo como variable respuesta la riqueza de polinizadores en el borde y como fija la riqueza de plantas.

También se estimó el efecto de la riqueza de plantas del borde sobre las variables de complejidad de las redes de interacción (predicción 3, H1): modularidad (LM_{4.5}), complementariedad funcional (LM_{4.6}), el anidamiento (LM_{4.7}), la proporción de interacciones seleccionadas activamente (GLMM_{4.8}, con distribución binomial). En todos estos modelos, la variable explicativa fue la riqueza estimada de plantas en los bordes de cultivo. En los modelos LM_{4.5}, LM_{4.6} y LM_{4.7} las variables respuestas correspondieron a los z scores estimados para cada índice. Se utilizaron los datos correspondientes a los lotes donde el z score resultó positivo, es decir, donde se observaron diferencias significativas en comparación con los índices de los modelos nulos. La variable respuesta del GLMM_{4.8}, fue construida como un vector de éxitos y fracasos, en este caso (n° interacciones fuertes, n° de interacciones “no fuertes”), las interacciones “no fuertes” son el resultado de la suma de las interacciones débiles (interacciones que ocurrieron con menor frecuencia de lo esperado) y las interacciones cuya fuerza resultó no significativa en la comparación con los modelos nulos mediante la función test interactions.

Para poner a prueba la H2, se realizaron dos modelos, uno para la tasa de visitas de polinizadores en el cultivo (LMM_{4.9}, distribución binomial negativa) y otro para la riqueza de polinizadores en el cultivo (LM_{4.10}). El LMM_{4.9}, tuvo como variable respuesta el promedio de visitas por hora de polinizadores en el cultivo. El sitio, el lote anidado al sitio y la especie de polinizador fueron variables aleatorias. El LM_{4.10}, tuvo como variable respuesta la riqueza de abejas en el cultivo y como variable fija la riqueza de abejas en el borde.

4.4. Resultados

4.5. Censos de polinizadores

En los 16 bordes de cultivo, en un total de 1100 minutos de censos (entre 60 y 80 minutos por borde) se registraron un total de 2420 visitas de 82 especies de visitantes florales. En el caso particular de las abejas, se registraron altas tasas de visitas de ambas abejas manejadas *A. mellifera* (1171,83 visitas/hora) y *M. rotundata* (158,50 visitas/hora). Además, se registraron 265,14 visitas/hora de abejas silvestres: correspondientes a 14 especies de Apidae, 4 especies de Halictidae y Andrenidae, 3 especies de Megachilidae y 2 especies de Colletidae (Tabla A4.1, Anexo 4). Por otro lado, aunque no se utilizaron los datos para este capítulo, se registraron en menor abundancia visitas de otras familias de Himenópteros, como los Vespidae, Sphecidae y Crabronidae. El segundo grupo más importante fueron los Dípteros (198 visitas/hora), destacándose los de la familia Bombyliidae (7 especies/morfoespecies), Syrphidae (6 especies) y Sarcophagidae (4 especies/morfoespecies) (Tabla A4.1). Además, se registraron visitas de Coleópteros (231 visitas/hora, 5 especies) y Lepidópteros (44 visitas/hora, 11 especies) (Tabla A4.1).

Por otro lado, dentro del cultivo en un total de 870 minutos de muestreo, se registraron 1952,46 visitas/hora de 39 especies de visitantes florales. El 82% de las visitas registradas correspondieron a ambas abejas manejadas (1436,20 visitas/hora para *A. mellifera* y 173,40/hora para *M. rotundata*). Además, se registraron 67,49 visitas/hora de abejas silvestres, distribuidas entre las familias Apidae (6 especies), Halictidae (3 especies), Andrenidae (2 especies) y Colletidae (1 especie). Dentro de los Himenópteros también se registraron unas pocas visitas de especies de las familias Crabronidae, Pompilidae y Vespidae (Tabla A4.1). El segundo grupo más importante fueron los Dípteros (139,14 visitas/hora), entre los cuales se destacaron las familias Syrphidae (6 especies) y Sarcophagidae (4 especies/morfoespecies) (Tabla A4.1). Por último, se registraron 105 visitas/hora de una única especie

de Coleóptero (*Chauliognathus scriptus*) y 21,71 visitas/hora de 5 especies de Lepidópteros (Tabla A4.1). Dentro del cultivo, el 68 % de las visitas registrados fueron hacia el cultivo propiamente dicho, mientras que el resto se registraron sobre especies espontaneas o malezas que se encontraban en muy baja abundancia dentro de los lotes.

4.5.1. Abundancia relativa de las especies de plantas

En los 16 bordes, se registraron un total de 41 especies de plantas, las especies *Centaurea solstitialis* L., *Diplotaxis tenuifolia* (L.) DC., *Hirschfeldia incana* (L.) Lagr.-Foss. y *Tessaria absinthioides* (Hook. & Arn.) DC fueron las más abundantes con una abundancia acumulada promedio que rondó entre las 1000 y 2000 flores o inflorescencias en 100 m² y una abundancia relativa promedio entre 0,20 y 0,27 (Tabla A4.2, Anexo 4). Además, *Diplotaxis tenuifolia* y *Centaurea solstitialis* estuvieron presentes en todos, o la mayoría de los bordes (16 y 14 bordes respectivamente), mientras que *Carduus nutans* L. estuvo presente en 15 bordes, pero en abundancias mucho más bajas (abundancia relativa de 0,04 inflorescencias). En 14 de los 16 bordes encontramos individuos del cultivo en estudio, *Medicago sativa* L., en abundancias relativamente altas con respecto a las demás especies de plantas (0,13). El 63% de las especies de plantas fueron adventicias o introducidas y el 36% fueron plantas nativas. Por otro lado, el 46% fueron herbáceas anuales o bianuales, mientras que el 54% fueron herbáceas o arbustivas perennes (Tabla A4.2, Anexo 4).

4.5.2. Índices de diversidad

En la estimación de la diversidad de plantas en los bordes de cultivo, todos los lotes tuvieron más del 99,73% de cobertura de la muestra por lo que se utilizó este porcentaje como criterio de parada (Tabla A4.3, Anexo 4). La riqueza estimada de plantas fue en promedio de $7,37 \pm 0,44$ por borde (Tabla 4.1). Por otro lado, la estimación de diversidad de polinizadores silvestres se realizó con un criterio de parada del 66,57% de cobertura (Tabla A4.3, Anexo 4). La riqueza estimada promedio de especies de polinizadores silvestres por borde fue de $3,22 \pm 0,57$ (Tabla 4.1). Por último, la diversidad de polinizadores silvestres dentro del fue en promedio $1,28 \pm 0,24$.

Tabla 4.1. Riqueza de especies. Riqueza estimada de plantas de los bordes de cultivo, de abejas en los bordes de cultivo y de abejas dentro del cultivo.

Lote	Plantas en los bordes de cultivo			Polinizadores silvestres en los bordes de cultivo			Polinizadores silvestres en el cultivo		
	Riqueza estimada	95% IC inferior	95% IC superior	Riqueza estimada	95% IC inferior	95% IC superior	Riqueza estimada	95% IC inferior	95% IC superior
L1	5,24	4,93	5,55	12,84	5,19	20,48	3,16	0,24	6,09
L2	8,70	8,20	9,20	31,38	0,00	78,54	1,24	1,01	1,46
L3	9,87	9,33	10,40	28,08	0,00	77,95	5,89	1,40	10,37
L4	9,15	8,31	9,99	12,73	0,00	28,98	1,21	0,68	1,74
L5	5,60	5,39	5,81	5,94	2,53	9,34	1,45	0,93	1,97
L6	4,71	4,53	4,89	7,68	3,78	11,58	5,56	4,26	6,87
L7	6,56	6,41	6,72	2,16	1,20	3,12	5,08	2,45	7,71
L8	9,20	8,78	9,62	16,76	0,00	40,47	9,19	0,70	17,69
L9	6,45	6,23	6,67	3,19	2,13	4,25	4,56	1,66	7,47
L10	8,63	8,50	8,76	2,37	1,45	3,29	2,47	1,75	3,18
L11	6,90	6,38	7,42	17,92	11,91	23,93	7,60	4,86	10,34
L12	8,32	7,89	8,75	4,61	3,50	5,72	3,11	2,22	3,99

L13	4,71	4,28	5,15	6,67	3,60	9,73	14,01	1,19	26,82
L14	7,06	6,80	7,33	3,66	1,81	5,50	2,78	1,87	3,70
L15	6,97	6,75	7,19	10,23	3,88	16,58	8,67	2,02	15,31
L16	9,89	9,69	10,09	13,32	8,20	18,45	11,13	0,00	33,79

4.5.3. Abundancia y diversidad de abejas en el borde y el cultivo

El modelo LMM_{4,1}, correspondiente a la predicción 1 de la Hipótesis 1, reveló una interacción estadísticamente significativa entre la distancia y el grupo de polinizador, con un valor de Chi cuadrado de 19,69 y un p-valor de 0,001. En el caso de las abejas silvestres y el grupo “otros himenópteros”, se observó una tasa de visitas significativamente mayor en los bordes de los cultivos comparada con los cultivos adyacentes (p=0,001 y 0,0009 respectivamente Fig.4.1). Sin embargo, para las abejas manejadas, los lepidópteros, dípteros y coleópteros, la tasa de visitas no presentó diferencias significativas entre los bordes y los cultivos adyacentes (Fig. 4.1). Por otro lado, el modelo LM_{4,2}, también enfocado en la predicción 1-H1, indicó que la riqueza de polinizadores silvestres fue mayor en los bordes de cultivo en comparación con los cultivos adyacentes (Chisq=6,30 y p= 0,012, Fig. 4.2),

Fig. 4.1. Tasa de visitas de polinizadores. Diferencia en la tasa de visitas (n° visitas x hora⁻¹) promedio por grupo entre el borde y el cultivo. Los puntos reflejan los residuos parciales estimados por el modelo LMM_{4,1}, además se presenta el valor medio estimado con sus respectivos intervalos de confianza al 95%. La variable ha sido transformada para mejorar el ajuste del modelo.

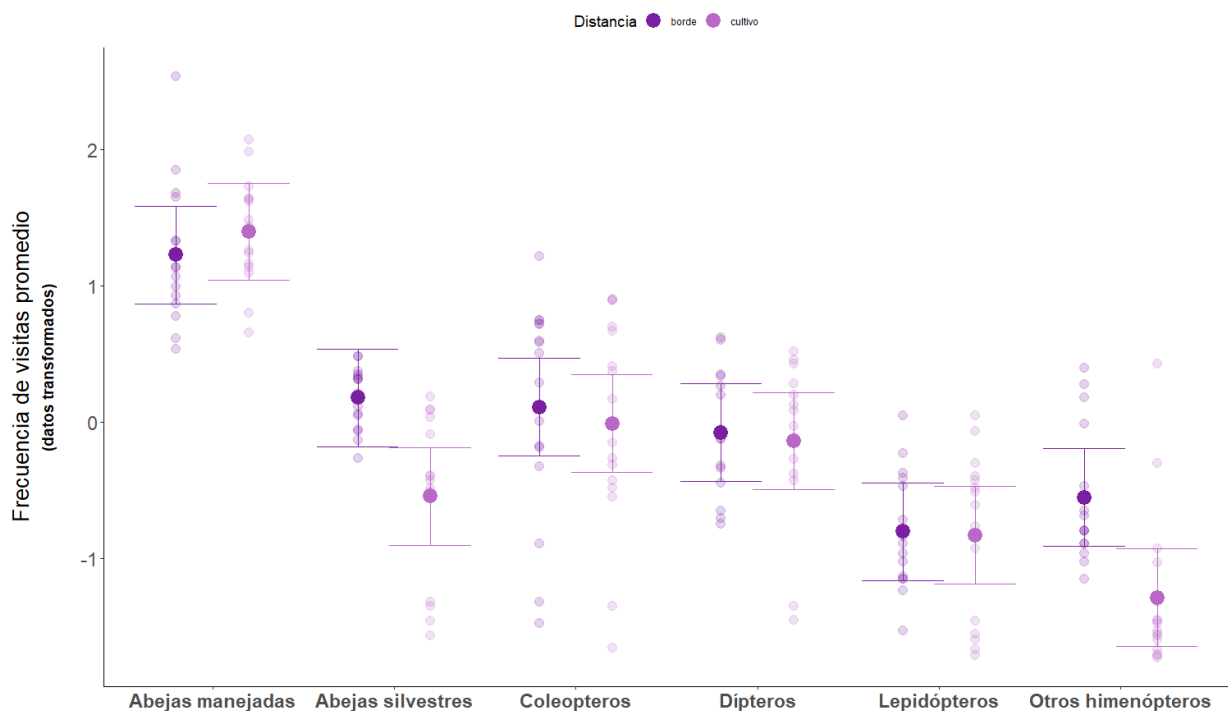
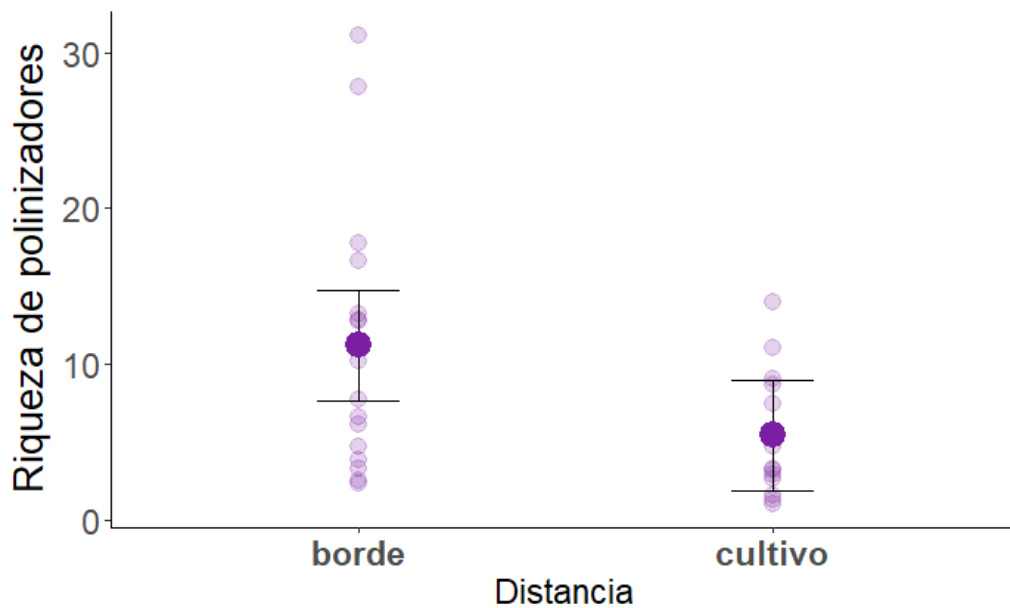
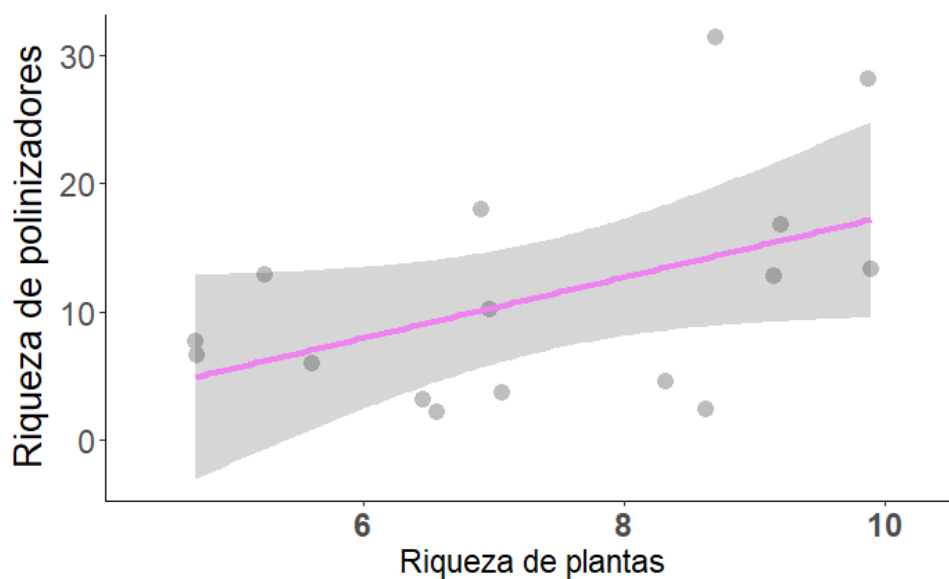


Fig. 4.2. Riqueza de polinizadores silvestres. Diferencia riqueza de polinizadores entre el borde y el cultivo. Los puntos reflejan los residuos parciales estimados por el modelo LMM_{4.2}, además se presenta el valor medio estimado con sus respectivos intervalos de confianza al 95%.



Por otro lado, el LMM_{4.3} (predicción 2 H1) no mostró ninguna relación entre la riqueza de plantas en los bordes de cultivo y la tasa de visitas de los polinizadores ($\text{Chisq}=0,78$, $p=0,38$). En cuanto a la riqueza de polinizadores en el borde, el modelo LM_{4.4} (predicción 2 H1) mostró una relación marginalmente significativa con la riqueza de plantas ($F=4,09$, $p=0,06$), siendo la tendencia positiva (Estimador= 2,36, Fig. 4.3).

Fig. 4.3. Riqueza de plantas y polinizadores en los bordes de cultivo. Relación estimada por el modelo lineal entre la riqueza de plantas en el borde y la riqueza de polinizadores silvestres en los bordes de cultivo. La línea violeta corresponde a la relación estimada por el modelo con sus respectivos intervalos de confianza al 95%. Los puntos grises corresponden a los residuos parciales del modelo.



4.5.4. Redes de interacción planta – polinizador

Los z scores de la modularidad de la red fueron todas positivas y significativas (Anexo 4, tabla A4.4), lo que indica valores más altos de lo esperado al azar. Por otro lado, los z scores de la complementariedad funcional resultaron todos significativas excepto para un lote (L14, Anexo 4, tabla A4.4). Por último, con respecto al anidamiento sólo el 50% de los lotes tuvieron redes con z scores positivos, indicando que la mitad de las redes tuvieron valores mas altos que los esperados por azar (Anexo 4, tabla 4.4). Las abejas silvestres y los himenópteros agrupados en “otros himenópteros” tuvieron la mayor proporción de interacciones seleccionadas activamente (0,77 y 0,87 respectivamente), mientras los lepidópteros tuvieron la menor proporción (0,44) (Anexo 4, Tabla A4.5). Sin embargo, ninguno de los índices de complejidad de las redes mostró una relación significativa con la riqueza de plantas del borde (Tabla 4.2).

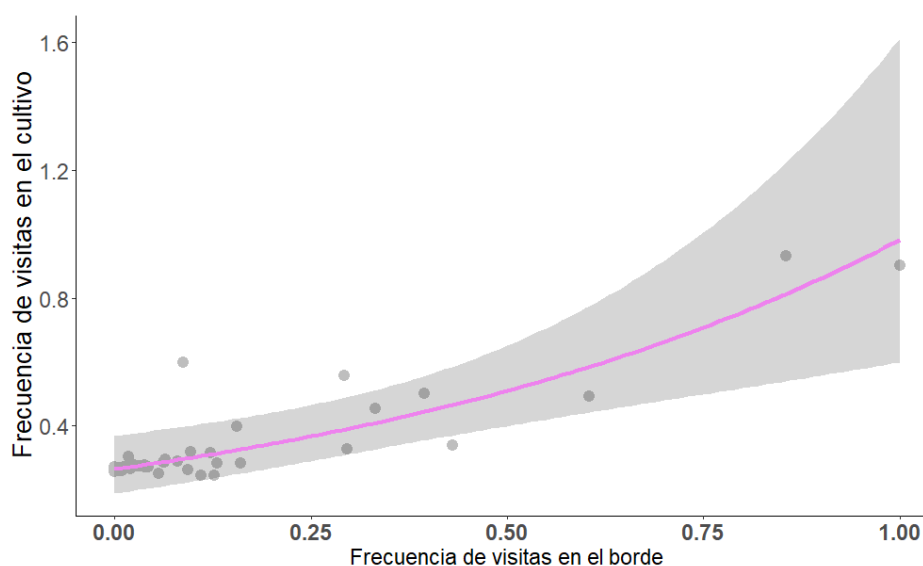
Tabla 4.2. Resultados de los modelos lineales (LM) y modelos lineales generalizados (GLMM) donde se evaluó la relación entre los distintos índices de complejidad de las redes y la riqueza de plantas.

Modelo	Variable respuesta	F value (LM) / Chisq (GLMM)	p value
LM _{4.5}	Modularidad (z scores)	0,011	0,92
LM _{4.6}	Complementariedad funcional (z scores)	0,043	0,84
LM _{4.7}	Anidamiento (z scores)	2,27	0,18
GLMM _{4.8}	Prop. de interacciones seleccionadas activamente	0,46	0,50

4.5.5. Efectos del borde sobre las visitas del cultivo

En el caso de los modelos construidos para poner a prueba la H2, se encontró una relación positiva y significativa entre la tasa de visitas de polinizadores en el borde y en el cultivo (LMM_{4.9}, Chisq=13,87, p=0,0002, Fig. 4.4). Sin embargo, no se registró ninguna relación entre la riqueza de polinizadores del borde y del cultivo (LM_{4.10}, Chisq=0,009, p=0,92).

Fig. 4.4. Frecuencia de visitas del borde y del cultivo. Relación estimada por el modelo lineal entre la frecuencia de visitas de polinizadores en el borde y en el cultivo. La línea violeta corresponde a la relación estimada por el modelo con sus respectivos intervalos de confianza al 95%. Los puntos grises corresponden a los residuos parciales del modelo.



4.6. Discusión

Los resultados del presente capítulo permiten reafirmar la idea de que los bordes de cultivo son reservorios de biodiversidad al albergar una mayor cantidad de especies de polinizadores que el cultivo. Sin embargo, la complejidad de las interacciones parece no depender de la diversidad de plantas. Los resultados de los modelos estadísticos mostraron que la primera hipótesis es parcialmente plausible ya que: los bordes de cultivo tuvieron una mayor tasa de visitas de Himenopteros silvestres y una mayor riqueza de polinizadores silvestres que el cultivo adyacente (predicción 1, H1). Por otro lado, una mayor disponibilidad de recursos (en términos de riqueza de plantas) en los bordes de cultivo no se relacionó con una mayor tasa de visitas de polinizadores silvestres, pero si hubo una tendencia positiva al aumento de la riqueza de estos (predicción 2, H1). Por último, la segunda hipótesis de estudio también fue parcialmente plausible, ya que el aumento de la la tasa de visitas de polinizadores en el cultivo se relacionó positivamente con la tasa de visitas del cultivo, sin embargo, una mayor diversidad de polinizadores en el borde no condujo a un aumento de la diversidad de polinizadores en los cultivos adyacentes.

Una mayor diversidad floral en los bordes de cultivo ofrece una mayor variedad de recursos alimenticios lo que atrae a una mayor cantidad y diversidad de polinizadores. Distintas especies de plantas pueden proporcionar alimento en diferentes momentos (complementariedad temporal) o proporcionar diferentes nutrientes (complementariedad de recursos) (Blüthgen y Klein, 2011). Esto permite una mayor diferenciación de nicho de los polinizadores para reducir la competencia lo que mejora significativamente el servicio de polinización (Inouye, 1978; Fründ et al., 2013). Por otro lado, en sitios donde la diversidad de plantas es alta, la probabilidad de que en el conjunto de plantas existan aquellas que son preferidas por los polinizadores es mayor. En este capítulo, la diferencia en la tasa de visitas entre el borde y el cultivo esta marcada principalmente para las abejas silvestres y otros Hymenopteros, como ciertas especies de avispas. Sin embargo, grupos como los dípteros y los coleópteros no mostraron diferencias en sus tasas de visitas entre el borde y el cultivo. Esto puede estar relacionado con los diferentes hábitos alimenticios y por la selectividad de recursos (néctar y polen) por parte de los distintos grupos de polinizadores, y también con la baja atractividad que tiene el cultivo de alfalfa para ciertas especies. Conocer cuáles son las especies preferidas para los polinizadores particulares de un cultivo (i.e., especies clave), es un aspecto fundamental para asegurar el éxito de una medida de manejo enfocada no solo en aumentar la biodiversidad sino también el servicio de polinización (Sutter et al, 2017).

En los lotes de estudio, todas las redes fueron modulares, pero sólo la mitad estuvieron anidadas. Ambas características son cruciales para la supervivencia de las comunidades: el anidamiento las hace más resistentes a extinciones y pérdidas de hábitat, mientras que la modularidad aísla los impactos de una perturbación a un solo módulo (Olesen et al., 2007; Song et al., 2017; Cartensen et al. 2016; Guzman et al. 2021). La coexistencia de ambas características depende del nivel de conectividad que tengan las redes. Se ha demostrado que, para comunidades con baja conectancia, cuanto mayor es el anidamiento, mayor es la modularidad (Olesen et al., 2007; Fortuna et al., 2010). Mientras que las redes que están muy conectadas suelen ser altamente anidadas pero muy poco modulares (Olesen et al., 2007; Fortuna et al., 2010). En los bordes de cultivo que se evaluaron en este capítulo, donde la mitad de las redes son modulares pero no son anidadas, indica que estas podrían estar muy poco conectadas. Esto coincide también con un alto grado de complementariedad funcional de las redes (Ponisio et al., 2020). Este patron puede estar relacionado con el contexto del hábitat donde se están

desarrollando estas interacciones, es decir, agroecosistemas con alto grado de intervención antrópica. Los bordes de cultivo que se han estudiado en este capítulo corresponden a lotes que están expuestos continuamente a disturbios, como cortes, desmalezado y aplicación de agroquímicos, por lo que, la estabilidad de las interacciones planta-polinizador en estos ecosistemas puede verse afectada (Goulson et al., 2015; Xiao et al. 2016). Sin embargo, ninguno de los patrones estructurales mencionados se vió afectado por un aumento en la riqueza de plantas en los bordes de cultivo. Una mayor diversidad de plantas está relacionada positivamente con una mayor diversidad de polinizadores, sin embargo. Al agregarse nuevas especies de plantas a la comunidad, también se agregan nuevos polinizadores, naciendo nuevas interacciones en la red. Estas nuevas interacciones parecerían no aumentar la conectividad de la red en los agroecosistemas que evaluamos en este capítulo. En este sentido, sería interesante evaluar como se estructuran estas redes en relación con el grado de generalización de las especies y cómo esto cambia a medida que se agregan nuevas especies a la comunidad (Fründ et al., 2013). Por otro lado, sería interesante evaluar el efecto que tiene el manejo de los bordes de cultivo sobre las interacciones planta-polinizador que ocurren en los agroecosistemas. Por ejemplo, si se hace un desmalezado, habría que evaluar en que momentos de la floración se hacen, que plantas se remueven (i.e., las consideradas “malezas” para el cultivo) y cómo esto cambia la estructura de las interacciones que ocurren en el borde de cultivo (Guzman et al., 2021). Por último, sería interesante evaluar cual es el rol del cultivo y de las especies de polinizadores manejados como conectores de las interacciones entre el borde y el cultivo.

En el presente capítulo, se pudo comprobar parcialmente que existe un efecto facilitador del borde hacia el cultivo (hipótesis 2). En primer lugar, los bordes de cultivo que tuvieron una mayor tasa de visitas de polinizadores derivó en cultivos adyacentes con una mayor tasa de visitas. Sin embargo, la diversidad no se trasladó de la misma forma al cultivo. Esto puede deberse a que, ciertas especies de polinizadores, las más abundantes y probablemente generalistas, sean las que están haciendo la diferencia al trasladarse hacia el cultivo. Un aumento en la diversidad en el borde, debido, por ejemplo, a la presencia de otras especies más especialistas probablemente no se refleje en un aumento de la diversidad en el cultivo adyacente. Por otro lado, aunque el cultivo es mucho más abundante que cualquiera de las plantas del borde, y por ende es una oferta de una gran cantidad de recursos alimenticios para las abejas, la calidad de estos recursos puede no ser la preferida por ciertas especies de polinizadores. Para la alfalfa en particular, se ha observado que la calidad del polen no es la preferida para la abeja de la miel y se han propuesto estrategias de suplementación de la alimentación para mejorar el servicio de polinización del cultivo (Somerville, 2002). Para abejas silvestres y otros grupos de insectos, no se tiene información acerca de las preferencias por el cultivo de alfalfa. Esto último puede ser una de las causas de que, a pesar de que el borde de cultivo atrae a una gran diversidad de polinizadores, estos no migran hacia el cultivo adyacente. De todas formas, existen registros de especies silvestres de abejas que utilizan polen de alfalfa para alimentar a su progenia, como *Megachile (Chrysosarus) jenseni* Friese (Torretta et al., 2024). Por último, hay que tener en cuenta un posible efecto de las abejas manejadas, principalmente *A. mellifera* que, como se mostró en capítulos anteriores de la tesis (Capítulo 2), podrían estar compitiendo por los recursos ofrecidos por las flores del cultivo con los polinizadores silvestres. Las abejas manejadas se encuentran en altas abundancias dentro del cultivo, por lo que los polinizadores silvestres podrían verse desplazadas hacia los bordes ya que allí encuentran no solo mayor diversidad de recursos sino también menos competencia con las silvestres. El manejo integrado de polinizadores silvestres y manejados, debería contemplar no solo la disponibilidad de recursos para las abejas silvestres en el borde de

cultivo sino también la abundancia y disposición de las colmenas de abejas manejadas para evitar un efecto inesperado sobre las visitas de las abejas al cultivo.

Es importante destacar las limitaciones del presente capítulo, ya que los análisis se han realizado sobre 16 conjuntos de redes de interacción planta-polinizador, provenientes de una sola temporada de muestreo. La cantidad limitada de datos puede llevar a conclusiones apresuradas sobre los resultados. Para tener conclusiones más sólidas es necesario aumentar no solo la cantidad de lotes donde se toman los datos, sino también disponer de datos pertenecientes a diferentes temporadas.

4.7. Conclusión

En este capítulo se sugiere la importancia crítica de los bordes de cultivo como reservorios de biodiversidad para polinizadores en agroecosistemas (Torretta y Poggio, 2013). A través del análisis de redes de interacción planta-polinizador, se ha establecido que los bordes de cultivo albergan una mayor abundancia y diversidad de polinizadores comparados con áreas de cultivo adyacentes. Esto subraya el valor de los bordes de cultivo no solo en la conservación de la biodiversidad, sino también en el mantenimiento de servicios ecosistémicos como la polinización.

En este capítulo también se ha demostrado que el efecto facilitador de los bordes de cultivo sobre la abundancia y diversidad de polinizadores en cultivos adyacentes no es tan directo como se esperaba, lo que sugiere la necesidad de estrategias de manejo que optimicen la atracción y el movimiento de polinizadores hacia los cultivos.

Por último, se resalta la importancia de adoptar un enfoque integrado en el manejo de paisajes agrícolas, donde se considere tanto la conservación de la biodiversidad como la optimización de los servicios ecosistémicos. Futuras investigaciones deberían enfocarse en expandir la escala espacial y temporal de los estudios de redes de interacción planta-polinizador y en explorar los efectos de diferentes prácticas de manejo en la funcionalidad de estas redes. Además, es crucial investigar más a fondo las preferencias alimenticias y los patrones de movimiento de los polinizadores entre bordes de cultivo y cultivos adyacentes para desarrollar estrategias que maximicen los beneficios de los bordes de cultivo. Finalmente, este capítulo contribuye a nuestra comprensión de la complejidad de las interacciones entre polinizadores y plantas en agroecosistemas, lo que es de vital importancia para la promoción de prácticas agrícolas que sostengan tanto la producción agrícola como la conservación de la biodiversidad.

Conclusión

A lo largo de cuatro capítulos, la presente tesis ha explorado diversas facetas de la ecología de la polinización en el cultivo de alfalfa en el Valle Inferior del Río Colorado, proporcionando información valiosa para la producción de semillas.

En el primer capítulo, se evaluó la dependencia de los cultivos de alfalfa en el servicio de polinización, demostrando que la alfalfa necesita de los polinizadores no sólo para el disparo de las flores sino también para el transporte de polen alógamo, lo que incrementa significativamente la producción de vainas y semillas con respecto a la autopolinización. Por otro lado, se determinó que el servicio de polinización de los cultivos de alfalfa en el Valle Inferior del Río Colorado es deficiente, reflejado en el alto déficit polínico de la mayoría de los lotes de estudio. Estos resultados subrayan la importancia crítica de los polinizadores para la producción de semillas de alfalfa y la necesidad de adoptar prácticas agrícolas que apoyen y fomenten su abundancia y diversidad.

El segundo capítulo se centró en identificar los polinizadores principales de la alfalfa en el área de estudio y evaluar su contribución al servicio de polinización. Este análisis reveló que tanto las abejas manejadas como las silvestres juegan roles complementarios en la polinización de la alfalfa. Por un lado, los sitios donde se hace un manejo mediante la incorporación de nidos de *Megachile rotundata* tuvieron un déficit polínico mucho menor que los lotes donde este manejo no se realiza. Por otro lado, un incremento en la tasa de visitas de abejas silvestres mejoró significativamente el servicio de polinización a través de una disminución del déficit de polinización de los lotes. Sin embargo, el rol de *Apis mellifera* para la polinización del cultivo de alfalfa parece no ser del todo positivo, debido por un lado a su comportamiento de forrajeo que le permite tomar néctar sin disparar las flores y por otro a una posible competencia con los demás polinizadores. Los resultados de este capítulo sugieren que la conservación de la diversidad de polinizadores y el manejo adecuado de las especies manejadas a través de un enfoque integral, son esenciales para optimizar la polinización del cultivo de alfalfa.

En el tercer capítulo, se investigó la efectividad de diferentes especies de abejas como polinizadores de la alfalfa. Para ello, se construyó el paisaje de efectividad de polinización de las dos especies manejadas (*Apis mellifera* y *Megachile rotundata*) y cuatro especies/morpho-especies de abejas silvestres (*Augochloropsis* sp., *Colletes* sp., *Xylocopa* spp. y *Xylocopa splendidula*). Mediante este enfoque, se pudo determinar la contribución diferencial de los componentes cuantitativos (i.e., la tasa de visitas) y cualitativos (i.e., tasa de disparo de flores y tasa de formación de vainas) a la efectividad de la polinización de las distintas especies. Los resultados indicaron que la tasa de disparo de flores es el aspecto clave en la efectividad de la polinización y tanto *M. rotundata* como las abejas silvestres tienen una alta contribución este componente. Sin embargo, debido a la baja abundancia de abejas silvestres en los lotes, la efectividad total exhibida por estas es menor que para las abejas manejadas. Este resultado indica que si se aplican ciertas estrategias de manejo para aumentar la abundancia de las abejas silvestres se podría aumentar significativamente la efectividad de polinización de estas. Por otro lado, *A. mellifera* exhibió una muy baja tasa de disparo de flores, pero su alta abundancia actuó como compensador y su efectividad fue tan alta como las demás especies. Sin embargo, el estudio del paisaje de efectividad permitió concluir que *A. mellifera* se encuentra en su “tope” de efectividad y

que la única forma de poder ser más efectiva es mediante un aumento en su tasa de disparo de flores y no mediante un aumento en su abundancia. Este capítulo refuerza los conceptos del capítulo dos y destaca nuevamente la importancia de un manejo integrado de la polinización mediante la introducción de abejas manejadas y el manejo de abejas silvestres, teniendo en cuenta los aspectos que afectan su efectividad como también las posibles interacciones entre las diferentes especies.

Finalmente, el cuarto capítulo examinó el papel de los bordes de cultivo como reservorios de biodiversidad y su influencia en el servicio de polinización. Se demostró que los bordes de cultivo con mayor riqueza de plantas pueden aumentar la diversidad de polinizadores y tener un efecto sobre la tasa de visitas del cultivo. Sin embargo, no se pudo demostrar que la presencia de bordes de cultivo diversos tenga un efecto sobre las características de las redes de interacciones. Esto subraya la relevancia seguir estudiando los aspectos tanto de composición de especies, estructura de las redes de interacciones, y del manejo espacial y temporal de los ambientes seminaturales en los sistemas agrícolas para mejorar los servicios ecosistémicos.

Esta tesis pretende ser una contribución significativa al entendimiento de cómo mejorar los servicios de polinización en cultivos de alfalfa mediante el manejo de los polinizadores y del hábitat para estos. La tesis en su conjunto proporciona una base para el desarrollo de estrategias de manejo que mejoren la polinización en cultivos de alfalfa, contribuyendo así a la sostenibilidad agrícola y la conservación de la biodiversidad. Se espera, en el futuro, poder explorar la implementación práctica de las estrategias de manejo integrado de polinizadores silvestres y manejados. Además, sería beneficioso investigar los efectos a largo plazo de estas prácticas en la producción agrícola y la biodiversidad de polinizadores, así como identificar y abordar posibles barreras para su adopción por parte de los agricultores.

Bibliografía

- Aizen, M.A., Garibaldi, L.A., Harder, L.D., 2022. Myth and reality of a global crisis for agricultural pollination. *Ecol. Austral* 32, 599–820. <https://doi.org/https://doi.org/10.25260/EA.22.32.2.1.1875>
- Aizen, M.A., Harder, L.D., 2009. The global stock of domesticated honey bees is growing slower than agricultural demand for pollination. *Curr. Biol.* 19, 915–918. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.03.071>
- Albrecht, M., Kleijn, D., Williams, N.M., Tschumi, M., Blaauw, B.R., Bommarco, R., Campbell, A.J., Dainese, M., Drummond, F.A., Entling, M.H., Ganser, D., Arjen de Groot, G., Goulson, D., Grab, H., Hamilton, H., Herzog, F., Isaacs, R., Jacot, K., Jeanneret, P., Jonsson, M., Knop, E., Kremen, C., Landis, D.A., Loeb, G.M., Marini, L., Mckerchar, M., Morandin, L., Pfister, S.C., Potts, S.G., Rundlöf, M., Sardiñas, H., Sciligo, A., Thies, C., Tschantke, T., Venturini, E., Veromann, E., Vollhardt, I.M.G., Wäckers, F., Ward, K., Wilby, A., Woltz, M., Wratten, S., Sutter, L., 2020. The effectiveness of flower strips and hedgerows on pest control, pollination services and crop yield: a quantitative synthesis. *Ecol. Lett.* 23, 1488–1498. <https://doi.org/10.1111/ele.13576>
- Alemán, M., Figueroa-Fleming, T., Etcheverry, Á., Sühling, S., Ortega-Baes, P., 2014. The explosive pollination mechanism in Papilionoideae (Leguminosae): An analysis with three *Desmodium* species. *Plant Syst. Evol.* 300, 177–186. <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0869-8>
- Aluri, R.J.S., Reddi, C.S., 1995. Explosive Pollen Release and Pollination in Flowering Plants. *Proc. Indian Natl. Sci. Acad.* 61, 323–332.
- Arroyo, M.T.K., 1981. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae, in: Polhill, R.M., Raven, P.H. (Eds.), *Advances in Legume Systematics*. Royal Botanic Gardens, Kew, UK, pp. 723–769.
- Balfour, N.J., Gandy, S., Ratnieks, F.L.W., 2015. Exploitative competition alters bee foraging and flower choice. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 69, 1731–1738. <https://doi.org/10.1007/s00265-015-1985-y>
- Basigalup, D.H., 2007. El cultivo de alfalfa en Argentina, Ediciones. ed, *El Cultivo de la Alfalfa en la Argentina*. Buenos Aires.
- Batra, S.W.T., 1976. Comparative Efficiency of Alfalfa Pollination by *Nomia melanderi*, *Megachile rotundata*, *Anthidium florentinum* and *Pithitis smaragdula* (Hymenoptera: Apoidea). *Source J. Kansas Entomol. Soc.* 49, 18–22.
- Biesmeijer, J.C., Roberts, S.P.M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A.P., Potts, S.G., Kleukers, R., Thomas, C.D., Settele, J., Kunin, W.E., 2006. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science* (80-.). 313, 351–354. <https://doi.org/10.1126/science.1127863>
- Billeter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Baudry, J., Bukacek, R., Burel, F., Cerny, M., De Blust, G., De Cock, R., Diekötter, T., Dietz, H., Dirksen, J., Dormann, C., Durka, W., Frenzel, M., Hamersky, R., Hendrickx, F., Herzog, F., Klotz, S., Koolstra, B., Lausch, A., Le Coeur, D., Malfait, J.P., Opdam, P., Roubalova, M., Schermann, A., Schermann, N., Schmidt, T., Schweiger, O., Smulders, M.J.M., Speelmans, M., Simova, P., Verboom, J., Van Wingerden, W.K.R.E., Zobel, M., Edwards, P.J., 2008. Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: A pan-European study. *J. Appl. Ecol.* 45, 141–150. <https://doi.org/10.1111/j.1365->

2664.2007.01393.x

- Birkenbach, M., Straub, F., Kiesel, A., Ayasse, M., Wilfert, L., Kuppler, J., 2024. Land-use affects pollinator-specific resource availability and pollinator foraging behaviour. *Ecol. Evol.* 14, 1–27. <https://doi.org/10.1002/ece3.11061>
- Blaauw, B.R., Isaacs, R., 2014. Flower plantings increase wild bee abundance and the pollination services provided to a pollination-dependent crop. *J. Appl. Ecol.* 51, 890–898. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12257>
- Blüthgen, N., Klein, A.M., 2011. Functional complementarity and specialization: The role of biodiversity in plant-pollinator interactions. *Basic Appl. Ecol.* 12, 282–291. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.11.001>
- Bohart, G.E., 1958. Alfalfa Pollinators with Special Reference to Species Other than Honey Bees. *Proc. 10th Int. Congr. Entomol.* 4, 929–937.
- Bohart, G.E., 1957. Pollination of Alfalfa and Red Clover. *Annu. Rev. Entomol.* 2, 355–380. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.02.010157.002035>
- Boreux, V., Kushalappa, C.G., Vaast, P., Ghazoul, J., 2013. Interactive effects among ecosystem services and management practices on crop production: Pollination in coffee agroforestry systems. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 110, 8387–8392. <https://doi.org/10.1073/pnas.1210590110>
- Bouton, J.H., 2012. Breeding lucerne for persistence. *Crop Pasture Sci.* 63, 95–106. <https://doi.org/10.1071/CP12009>
- Breeze, T.D., Bailey, A.P., Balcombe, K.G., Brereton, T., Comont, R., Edwards, M., Garratt, M.P., Harvey, M., Hawes, C., Isaac, N., Jitlal, M., Jones, C.M., Kunin, W.E., Lee, P., Morris, R.K.A., Musgrove, A., O'Connor, R.S., Peyton, J., Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Roy, D.B., Roy, H.E., Tang, C.Q., Vanbergen, A.J., Carvell, C., 2021. Pollinator monitoring more than pays for itself. *J. Appl. Ecol.* 58, 44–57. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13755>
- Bretz, F., Hothorn, T., Westfall, P., 2016. Multiple comparisons using R. Chapman and Hall/CRC.
- Brink, R.A., Cooper, D.C., 1936. The Mechanism of Pollination in Alfalfa (*Medicago Sativa*). *Am. J. Bot.* 23, 678. <https://doi.org/10.2307/2436349>
- Brittain, C., Bommarco, R., Vighi, M., Barmaz, S., Settele, J., Potts, S.G., 2010. The impact of an insecticide on insect flower visitation and pollination in an agricultural landscape. *Agric. For. Entomol.* 12, 259–266. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2010.00485.x>
- Brittain, C., Williams, N., Kremen, C., Klein, A.M., 2013. Synergistic effects of non-*Apis* bees and honey bees for pollination services. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2767>
- Brunet, J., Ziobro, R., Osvatic, J., Clayton, M.K., 2019. The effects of time, temperature and plant variety on pollen viability and its implications for gene flow risk. *Plant Biol.* 21, 715–722. <https://doi.org/10.1111/plb.12959>
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer.
- Cane, J.H., 2008. A native ground-nesting bee (*Nomia melanderi*) sustainably managed to pollinate alfalfa across an intensively agricultural landscape. *Apidologie* 39, 315–323. <https://doi.org/10.1051/apido:2008013>

- Cane, J.H., 2002. Pollinating bees (Hymenoptera: Apiformes) of U.S. alfalfa compared for rates of pod and seed set. *J. Econ. Entomol.* 95, 22–27. <https://doi.org/10.1603/0022-0493-95.1.22>
- Carrié, R., Lopes, M., Ouin, A., Andrieu, E., 2018. Bee diversity in crop fields is influenced by remotely-sensed nesting resources in surrounding permanent grasslands. *Ecol. Indic.* 90, 606–614. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.03.054>
- Carstensen, D.W.C., Sabatino, M.S., Morellato, L.C.M., 2016. Modularity, pollination systems, and interaction turnover. *Ecology* 97, 1298–1306.
- Carvalho, L.G., Kunin, W.E., Keil, P., Aguirre-Gutiérrez, J., Ellis, W.N., Fox, R., Groom, Q., Hennekens, S., Van Landuyt, W., Maes, D., Van de Meutter, F., Michez, D., Rasmont, P., Ode, B., Potts, S.G., Reemer, M., Roberts, S.P.M., Schaminée, J., Wallisdevries, M.F., Biesmeijer, J.C., 2013. Species richness declines and biotic homogenisation have slowed down for NW-European pollinators and plants. *Ecol. Lett.* 16, 870–878. <https://doi.org/10.1111/ele.12121>
- Chao, A., Jost, L., 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93, 2533–2547. <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>
- Chen, M., Zhao, X.Y., Zuo, X.A., 2018. Pollinator activity and pollination success of *Medicago sativa* L. in a natural and a managed population. *Ecol. Evol.* 8, 9007–9016. <https://doi.org/10.1002/ece3.4256>
- Chen, M., Zuo, X.A., 2018. Pollen limitation and resource limitation affect the reproductive success of *Medicago sativa* L. *BMC Ecol.* 18, 1–10. <https://doi.org/10.1186/s12898-018-0184-x>
- Cooper, D.C., Brink, R.A., 1940. Partial self-incompatibility and the collapse of fertile ovules as factors affecting seed formation in alfalfa. *J. Agric. Res.* 60, 453–472.
- Dainese, M., Martin, E.A., Aizen, M.A., Albrecht, M., Bartomeus, I., Bommarco, R., Carvalho, L.G., Chaplin-kramer, R., Gagic, V., Garibaldi, L.A., Ghazoul, J., Grab, H., Jonsson, M., Karp, D.S., Letourneau, D.K., Marini, L., Poveda, K., Rader, R., Smith, H.G., Takada, M.B., Taki, H., Tamburini, G., Tschumi, M., 2019. A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production 1–14.
- Dainese, M., Montecchiari, S., Sitzia, T., Sigura, M., Marini, L., 2017. High cover of hedgerows in the landscape supports multiple ecosystem services in Mediterranean cereal fields. *J. Appl. Ecol.* 54, 380–388. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12747>
- Delaplane, K.S., Mayer, D.F., 2000. *Crop pollination by bees*. CABI Publishing.
- Devoto, M., Bailey, S., Craze, P., Memmott, J., 2012. Understanding and planning ecological restoration of plant-pollinator networks. *Ecol. Lett.* 15, 319–328. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01740.x>
- Dieterich Mabin, M.E., Brunet, J., Riday, H., Lehmann, L., 2021. Self-Fertilization, Inbreeding, and Yield in Alfalfa Seed Production. *Front. Plant Sci.* 12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.700708>
- Dupont, Y.L., Olesen, J.M., 2012. Stability of modular structure in temporal cumulative plant–flower-visitor networks. *Ecol. Complex.* 11, 84–90. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2012.03.004>
- Ebeling, A., Klein, A.M., Tschardt, T., 2011. Plant–flower visitor interaction webs: Temporal stability and pollinator specialization increases along an experimental plant diversity gradient. *Basic Appl. Ecol.* 12, 300–309. <https://doi.org/10.1016/J.BAAE.2011.04.005>
- Eeraerts, M., Vanderhaegen, R., Smagghe, G., Meeus, I., 2020. Pollination efficiency and foraging behaviour of honey bees and non-Apis bees to sweet cherry. *Agric. For. Entomol.* 22, 75–82.

<https://doi.org/10.1111/afe.12363>

- Fernández, M., Ves Losada, J., Naab, O., Baudino, E.M., Dreussi, L.W., 2004. Himenópteros Polinizadores Asociados al Cultivo de Alfalfa en el Area del Caldenal de la Provincia de La Pampa, Argentina.
- Figueroa Fleming, T., Etcheverry, Á.V., 2017. Comparing the efficiency of pollination mechanisms in Papilionoideae. *Arthropod. Plant. Interact.* 11, 273–283. <https://doi.org/10.1007/s11829-017-9515-7>
- Földesi, R., Howlett, B.G., Grass, I., Batáry, P., 2021. Larger pollinators deposit more pollen on stigmas across multiple plant species—A meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* 58, 699–707. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13798>
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N., Snyder, P.K., 2005. Global Consequences of Land Use. *Science* (80-.). 309, 570–574. <https://doi.org/10.1126/science.1111772>
- Fortuna, M.A., Stouffer, D.B., Olesen, J.M., Jordano, P., Mouillot, D., Krasnov, B.R., Poulin, R., Bascompte, J., 2010. Nestedness versus modularity in ecological networks: Two sides of the same coin? *J. Anim. Ecol.* 79, 811–817. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01688.x>
- Fox, J., Weisberg, S., 2018. Visualizing Fit and Lack of Fit in Complex Regression Models with Predictor Effect Plots and Partial Residuals. *J. Stat. Softw.* 87, 1–27. <https://doi.org/10.18637/jss.v087.i09>
- Frund, J., Dormann, C.F., Holzschuh, A., Tschardt, T., 2013. Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. *Ecology* 94, 2042–2054. <https://doi.org/10.1890/12-1620.1>
- Fründ, J., Linsenmair, K.E., Blüthgen, N., 2010. Pollinator diversity and specialization in relation to flower diversity. *Oikos* 119, 1581–1590. <https://doi.org/10.1111/J.1600-0706.2010.18450.X>
- Fürst, M.A., McMahon, D.P., Osborne, J.L., Paxton, R.J., Brown, M.J.F., 2014. Disease associations between honeybees and bumblebees as a threat to wild pollinators. *Nat.* 2014 5067488 506, 364–366. <https://doi.org/10.1038/nature12977>
- Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C., Slade, E.M., Steffan-Dewenter, I., Emmerson, M., Potts, S.G., Tschardt, T., Weisser, W., Bommarco, R., 2015. Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 282. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2620>
- Gallai, N., Salles, J.M., Settele, J., Vaissière, B.E., 2009. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecol. Econ.* 68, 810–821. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2008.06.014>
- Galloni, M., Cristofolini, G., 2003. Floral rewards and pollination in Cytiseae (Fabaceae). *Plant Syst. Evol.* 238, 127–137. <https://doi.org/10.1007/s00606-002-0270-5>
- Garibaldi, L.A., Carvalheiro, L.G., Vaissière, B.E., Gemmill-Herren, B., Hipólito, J., Freitas, B.M., Ngo, H.T., Azzu, N., Sáez, A., Åström, J., An, J., Blochtein, B., Buchori, D., Chamorro García, F.J., Da Silva, F.O., Devkota, K., De Fátima Ribeiro, M., Freitas, L., Gaglianone, M.C., Goss, M., Irshad, M., Kasina, M., Pacheco Filho, A.J.S., Piedade Kiill, L.H., Kwapong, P., Parra, G.N., Pires, C., Pires, V., Rawal, R.S., Rizali, A., Saraiva, A.M., Veldtman, R., Viana, B.F., Witter, S., Zhang, H., 2016. Mutually beneficial pollinator diversity and crop yield outcomes in small and large farms. *Science* (80-.). 351, 388–391. <https://doi.org/10.1126/science.aac7287>

- Garibaldi, L.A., Gemmill-Herren, B., D'Annolfo, R., Graeb, B.E., Cunningham, S.A., Breeze, T.D., 2017. Farming Approaches for Greater Biodiversity, Livelihoods, and Food Security. *Trends Ecol. Evol.* 32, 68–80. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.10.001>
- Garibaldi, L.A., Sáez, A., Aizen, M.A., Fijen, T., Bartomeus, I., 2020. Crop pollination management needs flower-visitor monitoring and target values. *J. Appl. Ecol.* 57, 664–670. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13574>
- Garibaldi, L.A., Steffan-dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M.A., Bommarco, R., Cunningham, S.A., Kremen, C., Carvalheiro, L.G., 2014. Honey Bee Abundance. *Science* (80-.). 339, 1608–1611.
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M.A., Bommarco, R., Cunningham, S.A., Kremen, C., Carvalheiro, L.G., Harder, L.D., Afik, O., Bartomeus, I., Benjamin, F., Boreux, V., Cariveau, D., Chacoff, N.P., Dudenhöffer, J.H., Freitas, B.M., Ghazoul, J., Greenleaf, S., Hipólito, J., Holzschuh, A., Howlett, B., Isaacs, R., Javorek, S.K., Kennedy, C.M., Krewenka, K.M., Krishnan, S., Mandelik, Y., Mayfield, M.M., Motzke, I., Munyuli, T., Nault, B.A., Otieno, M., Petersen, J., Pisanty, G., Potts, S.G., Rader, R., Ricketts, T.H., Rundlöf, M., Seymour, C.L., Schüepp, C., Szentgyörgyi, H., Taki, H., Tscharrntke, T., Vergara, C.H., Viana, B.F., Wanger, T.C., Westphal, C., Williams, N., Klein, A.M., 2013. Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science* (80-.). 340, 1608–1611. <https://doi.org/10.1126/science.1230200>
- Garratt, M.P.D., Coston, D.J., Truslove, C.L., Lappage, M.G., Polce, C., Dean, R., Biesmeijer, J.C., Potts, S.G., 2014. The identity of crop pollinators helps target conservation for improved ecosystem services. *Biol. Conserv.* 169, 128–135. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.11.001>
- Garratt, M.P.D., de Groot, G.A., Albrecht, M., Bosch, J., Breeze, T.D., Fountain, M.T., Klein, A.M., Mc Kerchar, M., Park, M., Paxton, R.J., Potts, S.G., Pufal, G., Rader, R., Senapathi, D., Andersson, G.K.S., Bernauer, O.M., Blitzer, E.J., Boreux, V., Campbell, A.J., Carvell, C., Földesi, R., García, D., Garibaldi, L.A., Hambäck, P.A., Kirkitadze, G., Kovács-Hostyánszki, A., Martins, K.T., Miñarro, M., O'Connor, R., Radzeviciute, R., Roquer-Beni, L., Samnegård, U., Scott, L., Vereecken, N.J., Wäckers, F., Webber, S.M., Japoshvili, G., Zhusupbaeva, A., 2021. Opportunities to reduce pollination deficits and address production shortfalls in an important insect-pollinated crop. *Ecol. Appl.* 31, 1–12. <https://doi.org/10.1002/eap.2445>
- Gavini, S.S., Farji-Brener, A., 2015. La importancia del color: morfos florales, tasas de visita y éxito reproductivo en el arbusto *Sarothamnus scoparius*. *Ecol. Austral* 25, 204–211. <https://doi.org/10.25260/ea.15.25.3.0.82>
- Gerlach, J., 1997. How the west was lost: reconstructing the invasion dynamics of yellow starthistle and other plant invaders of western rangelands and natural areas. *Proc. Calif. Exot. Pest Plant Counc.* 6.
- Geslin, B., Gauzens, B., Baude, M., Dajoz, I., Fontaine, C., Henry, M., Ropars, L., Rollin, O., Thébault, E., Vereecken, N.J., 2017. Massively Introduced Managed Species and Their Consequences for Plant–Pollinator Interactions. *Adv. Ecol. Res.* 57, 147–199. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2016.10.007>
- Ghazoul, J., 2006. Floral Diversity and the Facilitation of Pollination. *J. Ecol.* 94, 295–304.
- Gómez-Martínez, C., González-Estévez, M.A., Cursach, J., Lázaro, A., 2022. Pollinator richness, pollination networks, and diet adjustment along local and landscape gradients of resource diversity. *Ecol. Appl.* 32. <https://doi.org/10.1002/eap.2634>
- Gómez, J.M., Abdelaziz, M., Lorite, J., Muñoz-Pajares, A.J., Perfectti, F., 2010. Changes in pollinator fauna cause spatial variation in pollen limitation. *J. Ecol.* 98, 1243–1252. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01691.x>

- Gossner, M.M., Lewinsohn, T.M., Kahl, T., Grassein, F., Boch, S., Prati, D., Birkhofer, K., Renner, S.C., Sikorski, J., Wubet, T., Arndt, H., Baumgartner, V., Blaser, S., Blüthgen, N., Börschig, C., Buscot, F., Dlekötter, T., Jorge, L.R., Jung, K., Keyel, A.C., Klein, A.M., Klemmer, S., Krauss, J., Lange, M., Müller, J., Overmann, J., Pašali, E., Penone, C., Perovic, D.J., Purschke, O., Schall, P., Socher, S.A., Sonnemann, I., Tschapka, M., Tschardtke, T., Türke, M., Venter, P.C., Weiner, C.N., Werner, M., Wolters, V., Wurst, S., Westphal, C., Fischer, M., Weisser, W.W., Allan, E., 2016. Land-use intensification causes multitrophic homogenization of grassland communities. *Nat.* 2016 5407632 540, 266–269. <https://doi.org/10.1038/nature20575>
- Goulson, D., 2010. Impacts of non-native bumblebees in Western Europe and North America. *Appl. Entomol. Zool.* 45, 7–12. <https://doi.org/10.1303/aez.2010.7>
- Goulson, D., 2003. Effects of Introduced Bees on Native Ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 1–26. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132355>
- Goulson, D., Nicholls, E., Botías, C., Rotheray, E.L., 2015. Bee declines driven by combined Stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science* (80-.). 347. <https://doi.org/10.1126/science.1255957>
- Graffigna, S., Marrero, H.J., Torretta, J.P., 2021. Glyphosate commercial formulation negatively affects the reproductive success of solitary wild bees in a Pampean agroecosystem. *Apidologie* 52, 272–281. <https://doi.org/10.1007/s13592-020-00816-8>
- Greene, S.L., Kesoju, S.R., Martin, R.C., Kramer, M., 2015. Occurrence of transgenic feral alfalfa (*Medicago sativa* subsp. *sativa* L.) in alfalfa seed production areas in the United States. *PLoS One* 10, 1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0143296>
- Greenleaf, S.S., Kremen, C., 2006. Wild bees enhance honey bees' pollination of hybrid sunflower. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 103, 13890–13895. <https://doi.org/10.1073/pnas.0600929103>
- Groemping, U., 2006. Relative Importance for Linear Regression in R: The Package relaimpo. *J. Stat. Softw.* 17, 1–27. <https://doi.org/10.18637/jss.v017.i01>
- Groeneveld, J.H., Tschardtke, T., Moser, G., Clough, Y., 2010. Experimental evidence for stronger cacao yield limitation by pollination than by plant resources. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 12, 183–191. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2010.02.005>
- Gross, C.L., MacKay, D., 1998. Honeybees reduce fitness in the pioneer shrub *Melastoma affine* (*Melastomataceae*). *Biol. Conserv.* 86, 169–178. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(98\)00010-X](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(98)00010-X)
- Guiller, C., Affre, L., Albert, C.H., Taton, T., Dumas, E., 2016. How do field margins contribute to the functional connectivity of insect-pollinated plants? *Landsc. Ecol.* 31, 1747–1761. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0359-9>
- Guzman, L.M., Chamberlain, S.A., Elle, E., 2021. Network robustness and structure depend on the phenological characteristics of plants and pollinators. *Ecol. Evol.* 11, 13321–13334. <https://doi.org/10.1002/ece3.8055>
- Hanson, C.H., 1961. Longevity of Pollen and Ovaries of Alfalfa. *Crop Sci.* 1, 114–116. <https://doi.org/10.2135/CROPSCI1961.0011183X000100020009X>
- Hartig, F., 2020. DHARMA: residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models. R package version 0.3. 3.0.
- Hass, A.L., Kormann, U.G., Tschardtke, T., Clough, Y., Baillod, A.B., Sirami, C., Fahrig, L., Martin, J.L., Baudry, J., Bertrand, C., Bosch, J., Brotons, L., Bure, F., Georges, R., Giralt, D., Marcos-García, M.,

- Ricarte, A., Siriwardena, G., Batáry, P., 2018. Landscape configurational heterogeneity by small-scale agriculture, not crop diversity, maintains pollinators and plant reproduction in western Europe. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 285. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2242>
- Hein, L., 2009. Economic value of the polination service, a review across scales. *Open Ecol. J.* 2, 74–82.
- Hendrickx, F., Maelfait, J., Wingerden, W.V.A.N., Schweiger, O., Speelmans, M., Aviron, S., Augenstein, I., Billeter, R., Bailey, D., Bukacek, R., Burel, F., Diekötter, T.I.M., Dirksen, J., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M., Vandomme, V., Bugter, R.O.B., 2007. How landscape structure , land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in 340–351. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01270.x>
- Herrera, L.P., Sabatino, M.C., Jaimes, F.R., Poggio, S.L., 2017. Una propuesta para valorar el estado de conservación de los bordes de caminos rurales en el sudeste bonaerense. *Ecol. Austral* 27, 404–414. <https://doi.org/10.25260/ea.17.27.3.0.541>
- Hill, M.O., 1973. Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology* 54, 427–432. <https://doi.org/10.2307/1934352>
- Hoehn, P., Tschardtke, T., Tylianakis, J.M., Steffan-Dewenter, I., 2008. Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 275, 2283–2291. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0405>
- Holm, S.N., 1966. The Utilization and Management of Bumble Bees for Red Clover and Alfalfa Seed Production. *Annu. Rev. Entomol.* 11, 155–182. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.11.010166.001103>
- Holzschuh, A., Steffan-dewenter, I., Kleijn, D., Tschardtke, T., 2007. Diversity of flower-visiting bees in cereal fields : effects of farming system , landscape composition and regional context 41–49. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01259.x>
- Hsieh, T.C., Ma, K.H., Chao, A., 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods Ecol. Evol.* 7, 1451–1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- Inouye, D.W., 1978. Resource Partitioning in Bumblebees: Experimental Studies of Foraging Behavior. *Ecology* 59, 672–678. <https://doi.org/10.2307/1938769>
- Irwin, R.E., Bronstein, J.L., Manson, J.S., Richardson, L., 2010. Nectar robbing: Ecological and evolutionary perspectives. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 41, 271–292. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120330>
- Isaacs, R., Williams, N., Ellis, J., Pitts-Singer, T.L., Bommarco, R., Vaughan, M., 2017. Integrated Crop Pollination: Combining strategies to ensure stable and sustainable yields of pollination-dependent crops. *Basic Appl. Ecol.* 22, 44–60. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2017.07.003>
- Johansen, C.A., 1966. Honey bees and alfafla seed production in Eastern Washington. *Coll. og Agric. Coop. Ext. Serv. Washingt. State Univ.* 1–3. <https://doi.org/10.4135/9781452286143.n129>
- Jordano, P., Rodriguez-Sanchez, F., 2017. pedroj/effectiveness_pckg: R package: effect.Indscp v.0.2. <https://doi.org/10.5281/ZENODO.376763>
- Kearar, T., 2010. Large carpenter bees as agricultural pollinators. *Psyche (London)* 2010. <https://doi.org/10.1155/2010/927463>
- Kennedy, C.M., Lonsdorf, E., Neel, M.C., Williams, N.M., Ricketts, T.H., Winfree, R., Bommarco, R., Brittain, C., Burley, A.L., Cariveau, D., Carvalheiro, L.G., Chacoff, N.P., Cunningham, S.A.,

- Danforth, B.N., Dudenhöffer, J.H., Elle, E., Gaines, H.R., Garibaldi, L.A., Gratton, C., Holzschuh, A., Isaacs, R., Javorek, S.K., Jha, S., Klein, A.M., Krewenka, K., Mandelik, Y., Mayfield, M.M., Morandin, L., Neame, L.A., Otieno, M., Park, M., Potts, S.G., Rundlöf, M., Saez, A., Steffan-Dewenter, I., Taki, H., Viana, B.F., Westphal, C., Wilson, J.K., Greenleaf, S.S., Kremen, C., 2013. A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecol. Lett.* 16, 584–599. <https://doi.org/10.1111/ele.12082>
- Klein, A.M., Vaissière, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Tscharntke, T., 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 274, 303–313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>
- Kremen, C., Albrecht, M., Ponisio, L., 2019. Restoring pollinator communities and pollination services in hedgerows in intensively managed agricultural landscapes, in: Dover, J.W. (Ed.), *The Ecology of Hedgerows and Field Margins*. Routledge, Abingdon, Oxon ; New York, NY : Routledge, 2019., pp. 163–185. <https://doi.org/10.4324/9781315121413-9>
- Kremen, C., Williams, N.M., Aizen, M.A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S.G., Roulston, T., Steffan-Dewenter, I., Vázquez, D.P., Winfree, R., Adams, L., Crone, E.E., Greenleaf, S.S., Keitt, T.H., Klein, A.M., Regetz, J., Ricketts, T.H., 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: A conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecol. Lett.* 10, 299–314. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01018.x>
- La Nación. (2016, septiembre 22). La alfalfa RR ilegal que tiene licencia de impunidad. *La Nación*. <https://www.lanacion.com.ar/economia/campo/la-alfalfa-rr-ilegal-que-tiene-licencia-de-impunidad-nid1953251/>
- La Nación. (2016, septiembre 29). Revelan cómo se vendió y sembró semilla ilegal de alfalfa transgénica. *La Nación*. <https://www.lanacion.com.ar/economia/campo/revelan-como-se-vendio-y-sembró-semilla-ilegal-de-alfalfa-transgenica-nid1956956/>
- Larson, B.M.H., Barret, S.C.H., 2000. A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. *Biol. J. Linn. Soc.* 69, 503–520. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2000.tb01221.x>
- Lautenbach, S., Seppelt, R., Liebscher, J., Dormann, C.F., 2012. Spatial and temporal trends of global pollination benefit. *PLoS One* 7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035954>
- Layek, U., Baghira, N.K., Das, A., Kundu, A., Karmakar, P., 2023. Dependency of Crops on Pollinators and Pollination Deficits: An Approach to Measurement Considering the Influence of Various Reproductive Traits. *Agric.* 13. <https://doi.org/10.3390/agriculture13081563>
- Lázaro, A., Alomar, D., 2019. Landscape heterogeneity increases the spatial stability of pollination services to almond trees through the stability of pollinator visits. *Agric. Ecosyst. Environ.* 279, 149–155. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.02.009>
- Linsley, G.E., 1946. Insect Pollinators of Alfalfa in California. *J. Econ. Entomol.* 39, 18–29. <https://doi.org/10.1093/jee/39.1.18>
- Liss, K.N., Mitchell, M.G.E., Macdonald, G.K., Mahajan, S.L., Méthot, J., Jacob, A.L., Maguire, D.Y., Metson, G.S., Ziter, C., Dancose, K., Martins, K., Terrado, M., Bennett, E.M., 2013. Variability in ecosystem service measurement: A pollination service case study. *Front. Ecol. Environ.* 11, 414–422. <https://doi.org/10.1890/120189>
- López, J., Rodríguez-Riaño, T., Ortega-Olivencia, A., Devesa, J.A., Ruiz, T., 1999. Pollination mechanisms and pollen-ovule ratios in some Genisteae (Fabaceae) from Southwestern Europe. *Plant Syst. Evol.* 216, 23–47. <https://doi.org/10.1007/BF00985099/METRICS>
- Lucía, M., Alvarez, L.J., Abrahamovich, A.H., 2014. **Large carpenter bees in Argentina:**

- systematics and notes on the biology of *Xylocopa* subgenus *Neoxylocopa* (Hymenoptera: Apidae). *Zootaxa* 3754, 201–238–201–238. <https://doi.org/10.11646/ZOOTAXA.3754.3.1>
- Lucia, M., Ramello, P.J., Gonzalez, V.H., 2020. Brood development and nest parasitism of *Xylocopa* (*Neoxylocopa*) *augusti* Lepeletier (Hymenoptera: Apidae), a promising crop pollinator in Argentina. *J. Appl. Entomol.* 144, 952–960. <https://doi.org/10.1111/jen.12773>
- Lüdecke, D., Ben-Shachar, M., Patil, I., Waggoner, P., Makowski, D., 2021. performance: An R Package for Assessment, Comparison and Testing of Statistical Models. *J. Open Source Softw.* 6, 3139. <https://doi.org/10.21105/joss.03139>
- M'Gonigle, L.K., Ponisio, L.C., Cutler, K., Kremen, C., 2015. Habitat restoration promotes pollinator persistence and colonization in intensively managed agriculture. *Ecol. Appl.* 25, 1557–1565. <https://doi.org/10.1890/14-1863.1>
- Magrath, A., Molina, F.P., Bartomeus, I., 2019. Interaction network structure maximizes community-level plant reproduction success via niche complementarity. *bioRxiv* 629931.
- Marshall, E.J.P., Moonen, A.C., 2002. Field margins in northern Europe: Their functions and interactions with agriculture. *Agric. Ecosyst. Environ.* 89, 5–21. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00315-2](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00315-2)
- Martinez, E.M., 1988. Polinización de alfalfa (*Medicago sativa* L.) Utilización de abeja mellifera (*Apis mellifera* L.). *Hoja Inf. N° 8 - INTA Ascasubi Inf.* 1–4.
- Melathopoulos, A.P., Cutler, G.C., Tyedmers, P., 2015. Where is the value in valuing pollination ecosystem services to agriculture? *Ecol. Econ.* 109, 59–70. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2014.11.007>
- Memmott, J., 1999. The structure of a plant-pollinator food web. *Ecol. Lett.* 2, 276–280. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.1999.00087.x>
- Michener, C.D., 2007. *The Bees of the World*. Johns Hopkins University Press.
- Miñarro, M., García, D., 2018. Complementarity and redundancy in the functional niche of cider apple pollinators. *Apidologie* 49, 789–802. <https://doi.org/10.1007/s13592-018-0600-4>
- Monfreda, C., Ramankutty, N., Foley, J.A., 2008. Farming the planet: 2. Geographic distribution of crop areas, yields, physiological types, and net primary production in the year 2000. *Global Biogeochem. Cycles* 22. <https://doi.org/10.1029/2007GB002947>
- Morales, C.L., Saez, A., Arbetman, M.P., Cavallero, L., Aizen, M.A., 2014. Detrimental effects of volcanic ash deposition on bee fauna and plant-pollinator interactions. *Ecol. Austral* 24, 42–50. <https://doi.org/10.25260/ea.15.24.1.0.36>
- Morandin, L.A., Kremen, C., 2013. Hedgerow restoration promotes pollinator populations and exports native bees to adjacent fields. *Ecol. Appl.* 23, 829–839. <https://doi.org/10.1890/12-1051.1>
- Morris, W.F., Vázquez, D.P., Chacoff, N.P., 2010. Benefit and cost curves for typical pollination mutualisms. *Ecology* 91, 1276–1285. <https://doi.org/https://doi.org/10.1890/08-2278.1>
- Navarro, L., 2001. Reproductive biology and effect of nectar robbing on fruit production in *Macleania bullata* (Ericaceae). *Plant Ecol.* 152, 59–65. <https://doi.org/10.1023/A:1011463520398>
- Ochoa, L.H., 1980. La producción de semilla de alfalfa en Santiago del Estero. *IDIA* 391, 87–96.

- Olesen, J.M., Bascompte, J., Dupont, Y.L., Jordano, P., 2007. The modularity of pollination networks. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 104, 19891–19896. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706375104>
- Ollerton, J., 1999. La evolución de las relaciones polinizador-planta en los artrópodos. *Boletín la Soc. Entomológica Aragon.* 26, 791–758.
- Page, M.L., Nicholson, C.C., Brennan, R.M., Britzman, A.T., Greer, J., Hemberger, J., Kahl, H., Müller, U., Peng, Y., Rosenberger, N.M., Stuligross, C., Wang, L., Yang, L.H., Williams, N.M., 2021. A meta-analysis of single visit pollination effectiveness comparing honeybees and other floral visitors. *Am. J. Bot.* 108, 2196–2207. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1764>
- Paini, D.R., 2004. Impact of the introduced honey bee (Hymenoptera: Apidae) on native bees: A review. *Austral Ecol.* 29, 399–407.
- Parker, I.M., 1997. Pollinator limitation of *Cytisus scoparius* (Scotch broom), an invasive exotic shrub. *Ecology* 78, 1457–1470. <https://doi.org/10.2307/2266140>
- Pesenko, Y.A., Radchenko, V.D., 1993. The use of bees (Hymenoptera, Apoidea) for alfalfa pollination: the main directions and modes, with methods of evaluation of populations of wild bees and pollinator efficiency. *Entomol. Rev.* 72, 101–119.
- Piper, C.V., 1914. Alfalfa seed production: pollination studies. *US Dep. Agric. Bull.* 75, 1–32.
- Pitts-Singer, T.L., 2008. Past and Present Management of Alfalfa Bees, in: *Bee Pollination in Agricultural Ecosystems*. Oxford University Press, New York. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780195316957.003.0007>
- Pitts-Singer, T.L., Bosch, J., 2010. Nest establishment, pollination efficiency, and reproductive success of megachile rotundata (Hymenoptera: Megachilidae) in relation to resource availability in field enclosures. *Environ. Entomol.* 39, 149–158. <https://doi.org/10.1603/EN09077>
- Pitts-Singer, T.L., Cane, J.H., 2011. The Alfalfa Leafcutting Bee, *Megachile rotundata*: The World's Most Intensively Managed Solitary Bee*. *Annu. Rev. Entomol.* 56, 221–237. <https://doi.org/https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120709-144836>
- Ponisio, L.C., 2020. Pyrodiversity promotes interaction complementarity and population resistance. *Ecol. Evol.* 10, 4431–4447. <https://doi.org/10.1002/ece3.6210>
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., Kunin, W.E., 2010. Global pollinator declines: Trends, impacts and drivers. *Trends Ecol. Evol.* 25, 345–353. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>
- Potts, S.G., Imperatriz-Fonseca, V., Ngo, H.T., Aizen, M.A., Biesmeijer, J.C., Breeze, T.D., Dicks, L. V., Garibaldi, L.A., Hill, R., Settele, J., Vanbergen, A.J., 2016. Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature* 540, 220–229. <https://doi.org/10.1038/nature20588>
- R Core Team, 2023. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*.
- Rader, R., Bartomeus, I., Garibaldi, L.A., Garratt, M.P.D., Howlett, B.G., Winfree, R., Cunningham, S.A., Mayfield, M.M., Arthur, A.D., Andersson, G.K.S., Bommarco, R., Brittain, C., Carvalheiro, L.G., Chacoff, N.P., Entling, M.H., Foully, B., Freitas, B.M., Gemmill-Herren, B., Ghazoul, J., Griffin, S.R., Gross, C.L., Herbertsson, L., Herzog, F., Hipólito, J., Jaggar, S., Jauker, F., Klein, A.M., Kleijn, D., Krishnan, S., Lemos, C.Q., Lindström, S.A.M., Mandelik, Y., Monteiro, V.M., Nelson, W., Nilsson, L., Pattemore, D.E., Pereira, N.D.O., Pisanty, G., Potts, S.G., Reemer, M., Rundlöf, M., Sheffield, C.S., Scheper, J., Schüepp, C., Smith, H.G., Stanley, D.A., Stout, J.C., Szentgyörgyi, H., Taki, H., Vergara, C.H., Viana, B.F., Woyciechowski, M., 2016. Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 113, 146–151.

<https://doi.org/10.1073/pnas.1517092112>

- Rader, R., Howlett, B.G., Cunningham, S.A., Westcott, D.A., Edwards, W., 2012. Spatial and temporal variation in pollinator effectiveness: Do unmanaged insects provide consistent pollination services to mass flowering crops? *J. Appl. Ecol.* 49, 126–134. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02066.x>
- Rader, R., Howlett, B.G., Cunningham, S.A., Westcott, D.A., Newstrom-Lloyd, L.E., Walker, M.K., Teulon, D.A.J., Edwards, W., 2009. Alternative pollinator taxa are equally efficient but not as effective as the honeybee in a mass flowering crop. *J. Appl. Ecol.* 46, 1080–1087. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2664.2009.01700.X>
- Reinhardt, J.F., 1952. Some responses of honey bees to alfalfa flowers. *Am. Nat.* 104, 501–528.
- Renzi, P., Reinoso, O., Crisanti, P., 2018. Alfalfa (*Medicago sativa*) y otras forrajeras en el valle bonaerense del río Colorado. *Inf. Tec. No. 56*, ISSN 0328-3399, INTA ediciones.
- Rincker, C.M., Marble, V.L., Brown, D.E., Johansen, C.A., 1988. Seed production practices, in: Handson, A.A., Barnes, D.K., Hill Jr, R.R. (Eds.), *Alfalfa and Alfalfa Improvement*. American Society of Agronomy, pp. 985–1021. <https://doi.org/10.2134/agronmonogr29.c32>
- Rodríguez-Rodríguez, M.C., Jordano, P., Valido, A., 2013. Quantity and quality components of effectiveness in insular pollinator assemblages. *Oecologia* 173, 179–190. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2606-y>
- Rogers, S.R., Tarpy, D.R., Burrack, H.J., 2014. Bee species diversity enhances productivity and stability in a perennial crop. *PLoS One* 9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097307>
- Roig-Alsina, A., 2006. *Hylaens punctatus* (Brulle) (Colletidae), a palaearctic bee long established in South America. *J. Hymenopt. Res.* 15, 286–289.
- Rollin, O., Garibaldi, L.A., 2019. Impacts of honeybee density on crop yield: A meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* 56, 1152–1163. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13355>
- Roulston, T.H., Goodell, K., 2011. The role of resources and risks in regulating wild bee populations. *Annu. Rev. Entomol.* 56, 293–312. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120709-144802>
- Russo, L., Debarros, N., Yang, S., Shea, K., Mortensen, D., 2013. Supporting crop pollinators with floral resources: Network-based phenological matching. *Ecol. Evol.* 3, 3125–3140. <https://doi.org/10.1002/ece3.703>
- Sáez, A., Aguilar, R., Ashworth, L., Gleiser, G., Morales, C.L., Traveset, A., Aizen, M.A., 2022. Managed honeybees decrease pollination limitation in self-compatible but not in self-incompatible crops. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 289. <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.0086>
- Sáez, A., Sabatino, M., Aizen, M., 2014. La diversidad floral del borde afecta la riqueza y abundancia de visitantes florales nativos en cultivos de girasol. *Ecol. Austral* 24, 94–102. <https://doi.org/10.25260/ea.15.24.1.0.41>
- Santa-Martinez, E., Cardoso Castro, C., Flick, A., Sullivan, M., Riday, H., Clayton, M.K., Brunet, J., 2021. Bee species visiting *Medicago sativa* differ in pollen deposition curves with consequences for gene flow. *Am. J. Bot.* 108, 1016–1028. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1683>
- Scheper, J., Bommarco, R., Holzschuh, A., Potts, S.G., Smith, H.G., Riedinger, V., Roberts, S.P.M., Rundl, M., Steffan-dewenter, I., Wickens, J.B., Wickens, V.J., Kleijn, D., 2015. Local and landscape-level floral resources explain effects of wildflower strips on wild bees across four European countries 1165–1175. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12479>

- Schupp, E.W., Jordano, P., Gómez, J.M., 2017. A general framework for effectiveness concepts in mutualisms. *Ecol. Lett.* 20, 577–590. <https://doi.org/10.1111/ele.12764>
- Senapathi, D., Fründ, J., Albrecht, M., Garratt, M.P.D., Kleijn, D., Pickles, B.J., Potts, S.G., An, J., Andersson, G.K.S., Bänsch, S., Basu, P., Benjamin, F., Bezerra, A.D.M., Bhattacharya, R., Biesmeijer, J.C., Blaauw, B., Blitzer, E.J., Brittain, C.A., Carvalheiro, L.G., Cariveau, D.P., Chakraborty, P., Chatterjee, A., Chatterjee, S., Cusser, S., Danforth, B.N., Degani, E., Freitas, B.M., Garibaldi, L.A., Geslin, B., De Groot, G.A., Harrison, T., Howlett, B., Isaacs, R., Jha, S., Klatt, B.K., Krewenka, K., Leigh, S., Lindström, S.A.M., Mandelik, Y., McKerchar, M., Park, M., Pisanty, G., Rader, R., Reemer, M., Rundlöf, M., Smith, B., Smith, H.G., Silva, P.N., Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, T., Webber, S., Westbury, D.B., Westphal, C., Wickens, J.B., Wickens, V.J., Winfree, R., Zhang, H., Klein, A.M., 2021. Wild insect diversity increases inter-annual stability in global crop pollinator communities. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 288. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0212>
- Sheesley, B., Poduska, B., 1969. Honey bee pollination of alfalfa seeds improved by supplemental feeding. *Calif. Agric.* 23, 4–18.
- Sidhu, C.S., Joshi, N.K., 2016. Establishing wildflower pollinator habitats in agricultural farmland to provide multiple ecosystem services. *Front. Plant Sci.* 7, 1–5. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00363>
- Somerville, D., 2002. Lucerne Pollination. NSW Agric. Agnote DAI. <https://doi.org/10.1080/0005772x.1961.11096861>
- Song, C., Rohr, R.P., Saavedra, S., 2017. Why are some plant–pollinator networks more nested than others? *J. Anim. Ecol.* 86, 1417–1424. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12749>
- Stern, R.A., Eisikowitch, D., Dag, A., 2001. Sequential introduction of honeybee colonies and doubling their density increases cross-pollination, fruit-set and yield in “Red Delicious” apple. *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* 76, 17–23. <https://doi.org/10.1080/14620316.2001.11511320>
- Strickler, K., Vinson, J.W., 2000. Simulation of the effect of pollinator movement on alfalfa seed set. *Environ. Entomol.* 29, 907–918. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-29.5.907>
- Sutter, L., Jeanneret, P., Bartual, A.M., Bocci, G., Albrecht, M., 2017. Enhancing plant diversity in agricultural landscapes promotes both rare bees and dominant crop-pollinating bees through complementary increase in key floral resources. *J. Appl. Ecol.* 54, 1856–1864. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12907>
- Suzuki, N., 2003. Significance of flower exploding pollination on the reproduction of the Scotch broom, *Cytisus scoparius* (Leguminosae). *Ecol. Res.* 18, 523–532. <https://doi.org/10.1046/J.1440-1703.2003.00575.X/METRICS>
- Tasei, J.N., 1978. LES INSECTES POLLINISATEURS DE LA LUZERNE (MEDICAGO SATIVA L.) EN FRANCE. *Apidologie* 9, 175–194.
- Torretta, J.P., Basilio, A.M., Haedo, J.P., Marrero, H.J., 2024. Nesting Biology of *Megachile (Chrysosarus) jenseni* (Hymenoptera: Megachilidae) in Two Contrasting Pampean Agroecosystems: A Potential Pollinator for Alfalfa? *Neotrop. Entomol.* 53, 715–725. <https://doi.org/10.1007/s13744-024-01169-y>
- Torretta, J.P., Marrero, H.J., González-Vaquero, R., Garibaldi, L.A., 2023. Solitary bees in Pampean agroecosystems: a review about current status of knowledge. *J. Apic. Res.* <https://doi.org/10.1080/00218839.2023.2271292>
- Torretta, J.P., Poggio, S.L., 2013. Species diversity of entomophilous plants and flower-visiting insects

- is sustained in the field margins of sunflower crops. *J. Nat. Hist.* 47, 139–165.
<https://doi.org/10.1080/00222933.2012.742162>
- Tschumi, M., Albrecht, M., Entling, M.H., Jacot, K., 2015. High effectiveness of tailored flower strips in reducing pests and crop plant damage. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 282.
<https://doi.org/10.1098/RSPB.2015.1369>
- Vaissière, B., Freitas, B., Gemmill-Herren, B., 2011. Protocol to detect and assess pollination deficits in crops: a handbook for its use. ... *Pollinat.* ... 70.
- Venjakob, C., Klein, A.M., Ebeling, A., Tschardt, T., Scherber, C., 2016. Plant diversity increases spatio-temporal niche complementarity in plant-pollinator interactions. *Ecol. Evol.* 6, 2249–2261. <https://doi.org/10.1002/ece3.2026>
- Venturini, E.M., Drummond, F.A., Hoshida, A.K., Dibble, A.C., Stack, L.B., 2017. Pollination reservoirs for wild bee habitat enhancement in cropping systems: a review. *Agroecol. Sustain. Food Syst.* 41, 101–142. <https://doi.org/10.1080/21683565.2016.1258377>
- Viands, D.R., Sun, P., Barnes, D.K., 1988. Pollination control: Mechanical and sterility. *Alfalfa Alfalfa Improv.* 931–960. <https://doi.org/10.2134/agronmonogr29.c30>
- Wang, X., Liu, H., Huang, L., Zhang, S., Deng, Z., Li, J., Jin, L., 2012. Biodiversity of wild alfalfa pollinators and their temporal foraging characters in Hexi Corridor, Northwest China. *Entomol. Fenn.* 23, 4–12. <https://doi.org/10.33338/ef.84561>
- Watmough, R.H., 1999. The potential of *Megachile gratiosa* Cameron, *Xylocopa caffra* (Linnaeus) (Hymenoptera: Megachilidae and Anthophoridae) and other solitary bees as pollinators of alfalfa, *Medicago sativa* L. (Fabaceae), in the Oudtshoorn district, South Africa. *African Entomol.* 7, 312–315.
- Williams, N.M., Ward, K.L., Pope, N., Isaacs, R., Wilson, J., May, E.A., Ellis, J., Daniels, J., Pence, A., Ullmann, K., Peters, J., 2015. Native wildflower plantings support wild bee abundance and diversity in agricultural landscapes across the United States. *Ecol. Appl.* 25, 2119–2131.
<https://doi.org/10.1890/14-1748.1>
- Xiao, Y., Li, X., Cao, Y., Dong, M., 2016. The diverse effects of habitat fragmentation on plant–pollinator interactions. *Plant Ecol.* 217, 857–868. <https://doi.org/10.1007/s11258-016-0608-7>
- Zamorano, J., Bartomeus, I., Grez, A.A., Garibaldi, L.A., 2020. Field margin floral enhancements increase pollinator diversity at the field edge but show no consistent spillover into the crop field: a meta-analysis. *Insect Conserv. Divers.* 13, 519–531. <https://doi.org/10.1111/icad.12454>
- Zattara, E.E., Aizen, M.A., 2021. Worldwide occurrence records suggest a global decline in bee species richness. *One Earth* 4, 114–123. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2020.12.005>
- Zhang, Y.W., Robert, G.W., Wang, Y., Guo, Y.H., 2007. Nectar robbing of a carpenter bee and its effects on the reproductive fitness of *Glechoma longituba* (Lamiaceae). *Plant Ecol.* 193, 1–13.
<https://doi.org/10.1007/s11258-006-9244-y>
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., Smith, G.M., others, 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R.* Springer.

Anexo 1

GLMMs. Detalle de los modelos utilizados en el capítulo 1.

GLMM_{1,1}:

MOD1 = Producción de frutos ~ (1 | campo/lote/individuo) + Tratamiento + Distancia, family=binomial

MOD2 = Producción de frutos ~ (1 | campo/lote/individuo) + Tratamiento, family=binomial

AIC_{MOD1}=3338,561

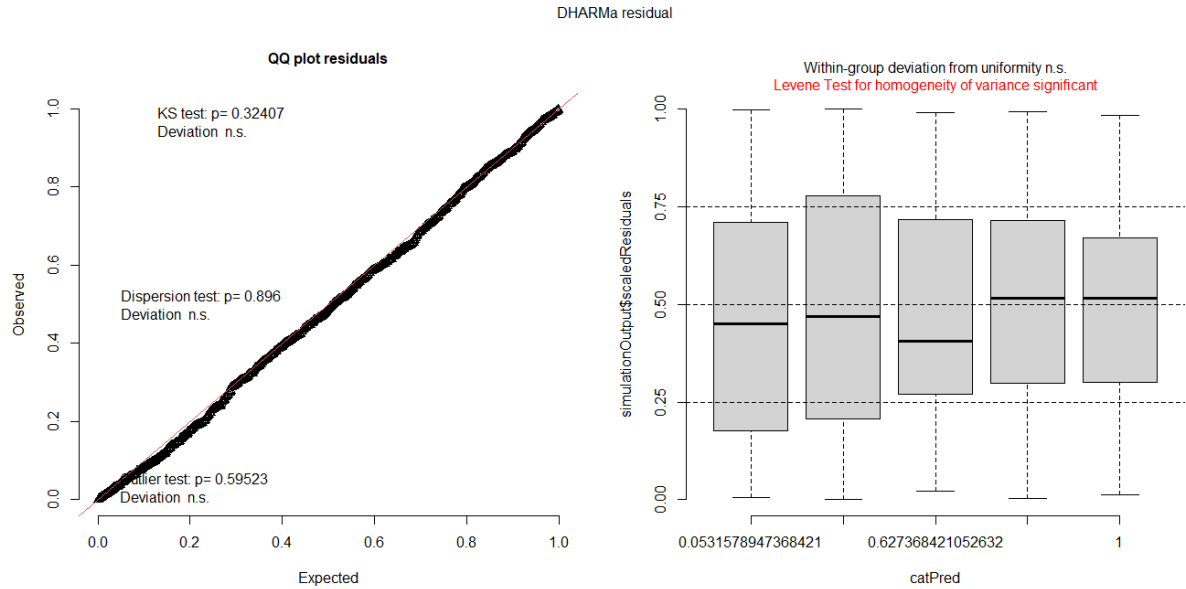
AIC_{MOD1}=3336,628 (modelo seleccionado)

Analysis of Deviance Table (Type II Wald chisquare tests)

	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
Tratamiento	601,98	4	< 2,2e-16 ***

Tabla A1.1. Prueba de contrastes de Tukey GLMM_{1,1}

Contraste	Estimación	Error Estándar	Valor z	Valor p Ajustado
Polinización cruzada - Autopolinización	2,3649	0,2425	9,751	<0,001
Polinización Libre - Autopolinización	-0,4049	0,2532	-1,599	0,478
Polinización cruzada abierta - Autopolinización	1,9771	0,2626	7,528	<0,001
Exclusión – Autopolinización	-1,9068	0,3258	-5,853	<0,001
Polinización Libre - Polinización cruzada	-2,7697	0,1855	-14,932	<0,001
Polinización cruzada abierta- Polinización cruzada	-0,3878	0,1947	-1,992	0,253
Exclusión - Polinización cruzada	-4,2717	0,2883	-14,817	<0,001
Polinización cruzada abierta - Polinización Libre	2,3820	0,1286	18,522	<0,001
Exclusión - Polinización Libre	-1,5019	0,2890	-5,197	<0,001
Exclusión - Polinización cruzada abierta	-3,8839	0,2989	-12,996	<0,001



GLMM_{1,2}:

MOD1 = Numero de semillas ~ (1|campo/lote/individuo) + Tratamiento + Distancia, family=poisson

MOD2 = Numero de semillas ~ (1|campo/lote/individuo) + Tratamiento, family=poisson

Como los modelos resultaron singulares, y el campo aportaba una variabilidad muy baja, se saco el campo de los efectos aleatorios.

MOD3 = Numero de semillas ~ (1|lote/individuo) + Tratamiento + Distancia, family=poisson

MOD3 = Numero de semillas ~ (1|lote/individuo) + Tratamiento, family=poisson

AIC_{MOD1}= 7447,95

AIC_{MOD2}= 7446,54

AIC_{MOD3}= 7445,90

AIC_{MOD3}= 7444,54 (modelo seleccionado)

Analysis of Deviance Table (Type II Wald chisquare tests)

	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
Tratamiento	36,06	4	2,812e-07 ***

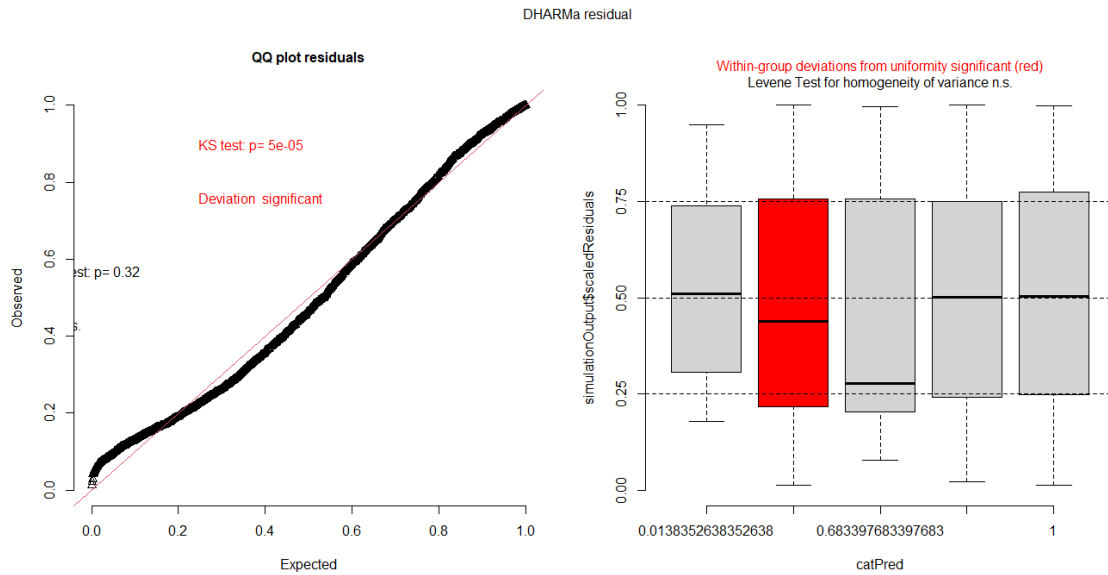


Tabla A1.2. Prueba de contrastes de Tukey GLMM_{1,2}

Contraste	Estimador	Error estandar	valor z	valor p ajustado
Autopolinización – Exclusión	-0,986109	0,590564	-1,66977	0,452791
Autopolinización - Polinización Cruzada	-1,46144	0,353347	-4,13599	0,000341
Autopolinización - Polinización Cruzada Abierta	-1,634502	0,334094	-4,89234	9,86E-06
Autopolinización - Polinización Libre	-0,9949	0,324672	-3,06432	0,018559
Exclusión - Polinización Cruzada	-0,475331	0,528675	-0,8991	0,897332
Exclusión - Polinización Cruzada Abierta	-0,648393	0,512866	-1,26426	0,713221
Exclusión - Polinización Libre	-0,008792	0,507998	-0,01731	1
Polinización Cruzada - Polinización Cruzada Abierta	-0,173062	0,207017	-0,83598	0,91947
Polinización Cruzada - Polinización Libre	0,4665396	0,192542	2,423055	0,109132
Polinización Cruzada Abierta - Polinización Libre	0,6396017	0,144611	4,422924	9,52E-05

Tabla A1.3. Polinización libre y Limitación polínica por lote y temporada de muestreo.

Temporada	Lote	Producción de vainas polinización libre			Limitación polínica	
		n	Media	E.E.	Media	E.E.
1	S1_1	18	0,37	0,07	0,31	0,08
1	S1_2	17	0,38	0,07	0,41	0,09
1	S2_1	12	0,05	0,02	0,91	0,04
1	S2_2	13	0,32	0,04	0,59	0,06
1	S3_1	21	0,28	0,06	0,46	0,08
1	S3_2	17	0,41	0,06	0,35	0,08
1	S4_1	23	0,12	0,03	0,83	0,04
1	S4_2	20	0,03	0,02	0,88	0,06
1	S5_1	13	0,07	0,02	0,88	0,03
1	S5_2	20	0,12	0,04	0,84	0,05
1	S6_1	16	0,11	0,06	0,86	0,07
1	S6_2	21	0,08	0,02	0,79	0,05
1	S7_1	11	0,11	0,05	0,82	0,08
1	S7_2	26	0,36	0,04	0,38	0,06
1	S8_1	23	0,12	0,03	0,84	0,04
1	S8_2	12	0,31	0,05	0,61	0,06
2	S10	9	0,24	0,07	0,66	0,11
2	S11	18	0,05	0,02	0,8	0,08
2	S12	11	0,17	0,08	0,76	0,12
2	S13	9	0,04	0,01	0,86	0,06
2	S14	11	0,4	0,07	0,44	0,07
2	S15	16	0,08	0,02	0,9	0,03
2	S2_2	19	0,27	0,05	0,61	0,07
2	S3_3	19	0,39	0,06	0,38	0,08
2	S4_1	23	0,07	0,01	0,9	0,02
2	S6_2	18	0,05	0,02	0,82	0,07
2	S9	29	0,06	0,02	0,83	0,04

GLMM_{1,3}:

MOD1 = Producción de frutos ~ (1|individuo) + Tratamiento, family=binomial

Analysis of Deviance Table (Type II Wald chisquare tests)

Response: frutos

Chisq Df Pr(>Chisq)
tratamiento 17,303 4 0,001687 **

Signif. codes: 0 '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1 ' ' 1

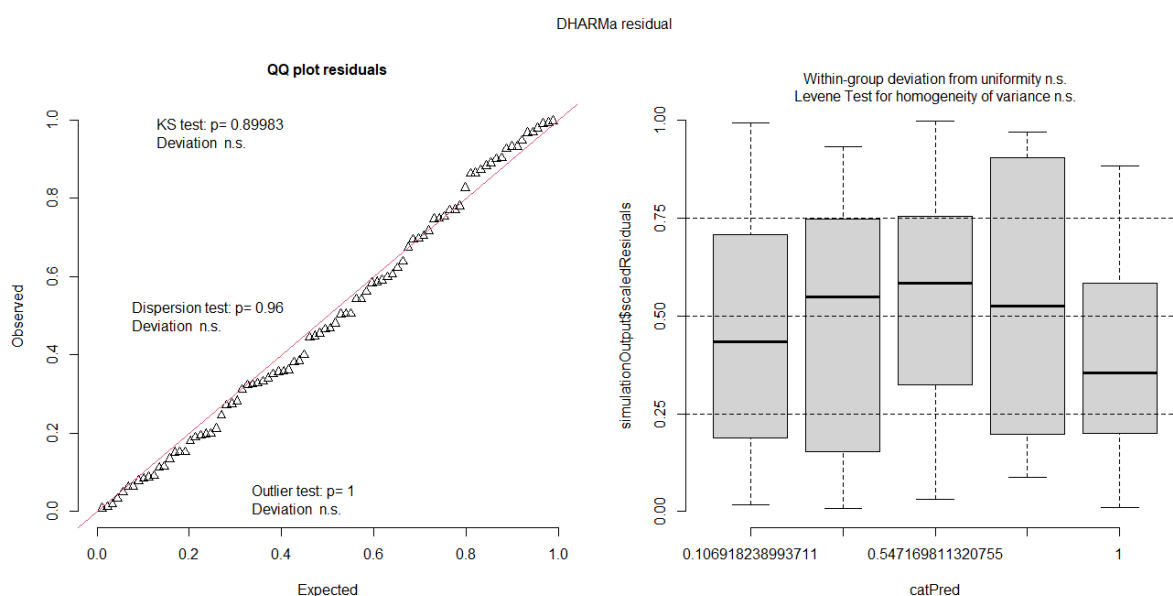


Tabla A1.4. Prueba de contrastes de Tukey GLMM_{1,3}

Comparación	Estimación	Error Estándar	Valor z	Valor p
T1 - T0	4,728	1,295	3,651	0,00240 **
T2 - T0	4,728	1,295	3,651	0,00227 **
T3 - T0	2,354	1,072	2,196	0,17716
T4 - T0	3,793	1,170	3,241	0,01021 *
T2 - T1	1,057e-05	1,045	0,000	1,00000
T3 - T1	-2,374	1,015	-2,340	0,12919
T4 - T1	-9,346e-01	9,945e-01	-0,940	0,87854
T3 - T2	-2,374	1,015	-2,340	0,12930
T4 - T2	-9,346	9,945e-01	-0,940	0,87855
T4 - T3	1,440	8,889e-01	1,620	0,47827

Tabla A1.5. Número de flores disparadas por inflorescencia, proporción de flores disparadas promedio (# flores disparadas /# flores totales por inflorescencia) y promedio flores en antesis por inflorescencia de cada lote, con su error estándar (E.E) y el número de inflorescencias cuantificadas (n),

Campo	Lote	Flores disparadas (promedio \pm E.E., n)	Proporción flores disparadas (promedio \pm E.E., n)	Flores en antesis (promedio \pm E.E., n)
S1	L1	1,58 \pm 0,15 n=73	0,40 \pm 0,05 n=53	6,04 \pm 0,64 n=53
S1	L2	2,28 \pm 0,18 n=93	0,72 \pm 0,04 n=73	3,38 \pm 0,23 n=73
S2	L3	0,69 \pm 0,12 n=98	0,09 \pm 0,02 n=78	10,14 \pm 0,57 n=78
S2	L4	1,44 \pm 0,13 n=102	0,28 \pm 0,03 n=82	7,6 \pm 0,56 n=82
S3	L5	0,90 \pm 0,18 n=59	0,09 \pm 0,03 n=40	7,38 \pm 0,42 n=40
S3	L6	1,31 \pm 0,15 n=81	0,31 \pm 0,05 n=40	5,53 \pm 0,44 n=40
S4	L7	0,15 \pm 0,06 n=60	0,01 \pm 0,01 n=60	10,08 \pm 0,49 n=60
S4	L8	0,50 \pm 0,11 n=60	0,07 \pm 0,02 n=60	8,83 \pm 0,4 n=60
S5	L9	0,5 \pm 0,11 n=100	0,04 \pm 0,01 n=100	13,54 \pm 0,54 n=100
S5	L10	0,38 \pm 0,08 n=99	0,04 \pm 0,01 n=99	11,77 \pm 0,56 n=99
S6	L11	0,46 \pm 0,12 n=59	0,04 \pm 0,01 n=59	11,78 \pm 0,51 n=59
S6	L12	0,35 \pm 0,09 n=60	0,04 \pm 0,01 n=60	11,65 \pm 0,53 n=60
S7	L13	1,00 \pm 0,16 n=60	0,09 \pm 0,02 n=40	13,8 \pm 0,75 n=40
S7	L14	1,49 \pm 0,26 n=51	0,13 \pm 0,04 n=30	7,37 \pm 0,63 n=30
S8	L15	0,45 \pm 0,09 n=82	0,05 \pm 0,01 n=82	9,3 \pm 0,32 n=82
S8	L16	0,55 \pm 0,09 n=77	0,07 \pm 0,01 n=77	8,66 \pm 0,41 n=77
Total		0,90 \pm 0,04 n=1214	0,15 \pm 0,01 n=1033	9,44 \pm 0,16 n=1033

GLMM_{1,4}:

MOD = Producción de frutos ~ (1|campo/lote) + proporción disparadas + Polinización optima + Distancia, family=binomial

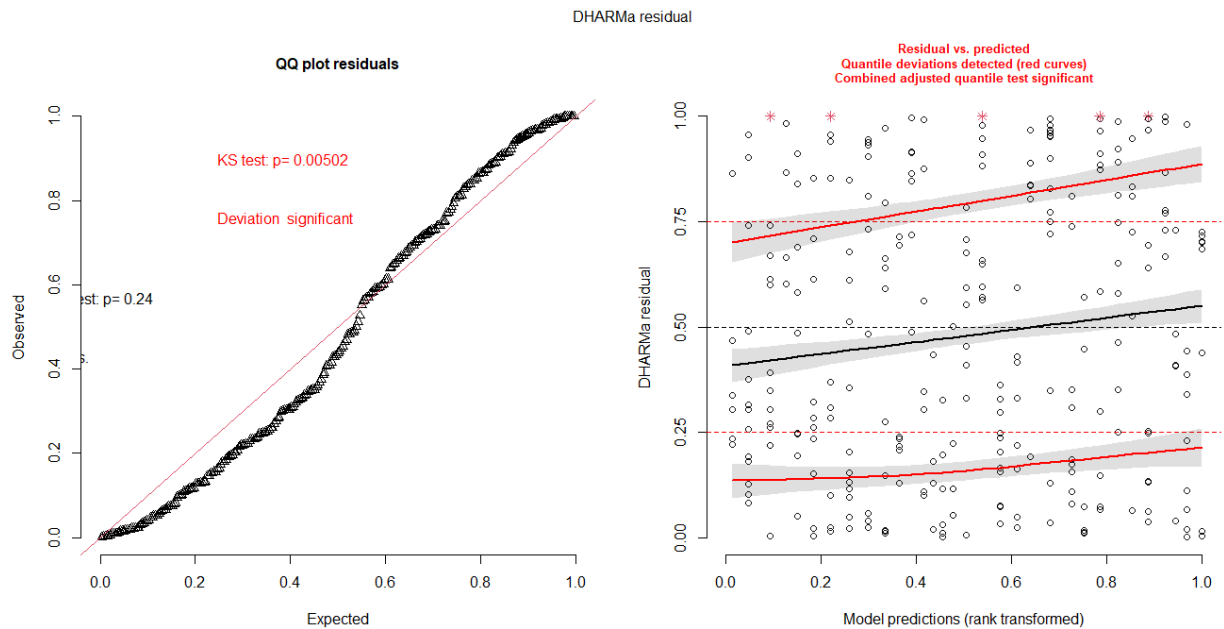
Analysis of Deviance Table (Type II Wald chisquare tests)

	Chisq	Df	Pr(>Chisq)	
proporción	19,2479	1	1,148e-05	***
distancia	4,2090	1	0,04021	*
pol_optima	1,3923	1	0,23802	

Check for Multicollinearity

Low Correlation

Term	VIF	VIF 95% CI	Increased SE	Tolerance	Tolerance 95% CI
proporción	1,01	[1,00, 67,98]	1,01	0,99	[0,01, 1,00]
distancia	1,06	[1,01, 1,51]	1,03	0,94	[0,66, 0,99]
pol_optima	1,05	[1,00, 1,66]	1,02	0,95	[0,60, 1,00]



Anexo 2

Tabla A2.1. Tasa de visita de las diferentes especies de abejas sobre el cultivo de alfalfa.

Año	Campo	Lote	Manejo	<i>Apis mellifera</i>	<i>Megachile rotundata</i>	<i>Wild bees (sum)</i>	<i>Exomalopsis sp.</i>	<i>Bombus sp.</i>	<i>Colletes sp.</i>	<i>Megachile sp.</i>	<i>Melissodes rufitorax</i>	<i>Diadasia sp.</i>	<i>Psaenythia sp.</i>	<i>Xylocopa splendidula</i>	<i>Xylocopa spp.</i>	<i>Augochloropsis sp.</i>	Riqueza abejas silvestres
1	S1	L1	MR+	0,0104	0,1106	0,0000	-	-	0,0000	-	0,0000	-	-	0,0000	0,0000	0,0000	0
1	S1	L2	MR+	0,0112	0,2320	0,0000	-	-	0,0000	-	0,0000	-	-	0,0000	0,0000	0,0000	0
1	S2	L3	MR+	0,0215	0,0084	0,0000	-	-	0,0000	-	0,0000	-	-	0,0000	0,0000	0,0000	0
1	S2	L4	MR+	0,0034	0,0552	0,0000	-	-	0,0000	-	0,0000	-	-	0,0000	0,0000	0,0000	0
1	S3	L5	MR+	0,0155	0,0140	0,0028	-	-	0,0000	-	0,0028	-	-	0,0000	0,0000	0,0000	1
1	S3	L6	MR+	0,0074	0,1251	0,0052	-	-	0,0000	-	0,0052	-	-	0,0000	0,0000	0,0000	1
1	S4	L7	MR-	0,0089	-	0,0037	-	-	0,0000	-	0,0000	-	-	0,0000	0,0037	0,0000	1
1	S4	L8	MR-	0,0004	-	0,0000	-	-	0,0000	-	0,0000	-	-	0,0000	0,0000	0,0000	0
1	S5	L9	MR-	0,0058	-	0,0000	-	-	0,0000	-	0,0000	-	-	0,0000	0,0000	0,0000	0
1	S5	L10	MR-	0,0058	-	0,0036	-	-	0,0000	-	0,0000	-	-	0,0000	0,0000	0,0036	1
1	S6	L11	MR-	0,0018	-	0,0047	-	-	0,0000	-	0,0000	-	-	0,0047	0,0000	0,0000	1
1	S6	L12	MR-	0,0022	-	0,0028	-	-	0,0028	-	0,0000	-	-	0,0000	0,0000	0,0000	1
1	S7	L13	MR+	0,0267	0,0182	0,0061	-	-	0,0020	-	0,0041	-	-	0,0000	0,0000	0,0000	2
1	S7	L14	MR+	0,0047	0,1055	0,0000	-	-	0,0000	-	0,0000	-	-	0,0000	0,0000	0,0000	0
1	S8	L15	MR-	0,0271	-	0,0066	-	-	0,0066	-	0,0000	-	-	0,0000	0,0000	0,0000	1
1	S8	L16	MR-	0,0389	-	0,0000	-	-	0,0000	-	0,0000	-	-	0,0000	0,0000	0,0000	0
2	S2	L3	MR+	0,0114	0,0660	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	-	0
2	S3	L5	MR+	0,0219	0,0455	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	-	0
2	S4	L7	MR-	0,0450	-	0,0294	0,0204	0,0000	0,0011	0,0000	0,0029	0,0032	0,0000	0,0000	0,0019	-	5
2	S6	L12	MR-	0,0227	-	0,0073	0,0066	0,0000	0,0000	0,0007	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	-	2
2	S9	L17	MR-	0,0490	-	0,0043	0,0000	0,0000	0,0043	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	-	1
2	S10	L18	MR-	0,0217	-	0,0112	0,0012	0,0018	0,0006	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0077	-	4
2	S11	L19	MR-	0,0284	-	0,0024	0,0000	0,0000	0,0011	0,0000	0,0000	0,0013	0,0000	0,0000	0,0000	-	2
2	S12	L20	MR-	0,0405	-	0,0067	0,0011	0,0000	0,0033	0,0000	0,0000	0,0000	0,0022	0,0000	0,0000	-	3
2	S13	L21	MR-	0,0179	-	0,0012	0,0000	0,0000	0,0008	0,0000	0,0004	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	-	2
2	S14	L22	MR-	0,0321	0,0041	0,0205	0,0082	0,0000	0,0041	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0041	0,0041	-	4
2	S15	L23	MR-	0,0220	-	0,0009	0,0006	0,0000	0,0000	0,0000	0,0003	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	-	2

Modelos lineales mixtos (GLMM)

Variables

- L= limitación polínica
- M= manejo (sitios MR+ y MR-)
- MR= tasa de visita de *Megachile rotundata* (visitas/tiempo/inflorescencia)
- AM= tasa de visita de *Apis mellifera*
- N = tasa de visita de abejas nativas, sumatoria de las tasas de visita de las diferentes especies de abejas silvestres (i.e, nativas)
- Riqueza= número de especies de abejas silvestres,
- Distancia= distancias dentro del lote donde se midió la limitación polínica (borde y dentro del cultivo)
- Lote = Lote donde se realizó el muestreo

GLMM_{2.1}: Déficit de polinización y manejo

$L \sim (1 | \text{sitio/ lote}) + \text{manejo} + \text{distancia}$, dispformula= \sim lote,
family=beta

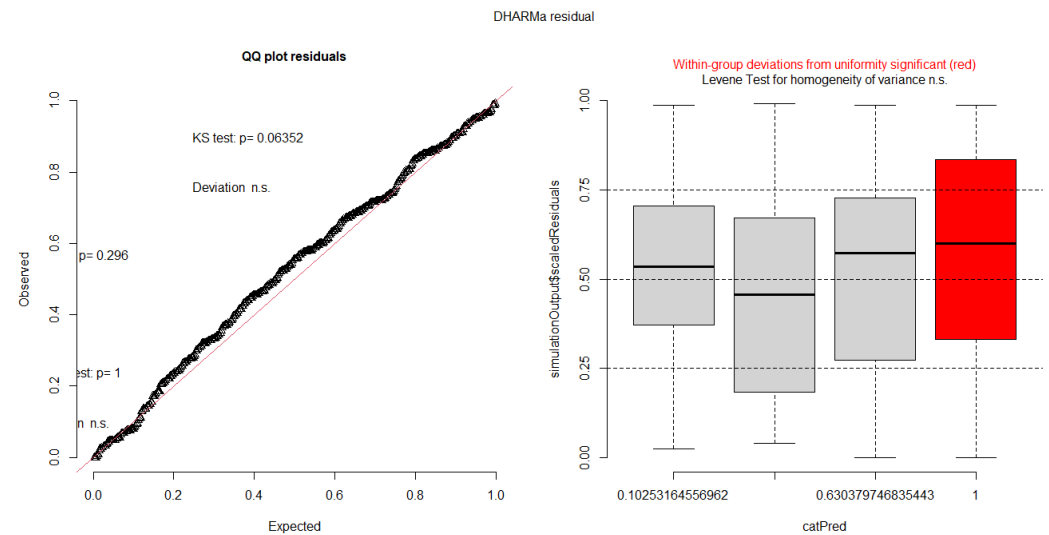
Analysis of Deviance Table (Type II Wald chisquare tests)

Chisq Df Pr(>Chisq)

manejo 14,264 1 0,0001589 ***

distancia 0,070 1 0,7913041

Supuestos del modelo: paquete DHARMA (Hartig, 2020).



GLMM_{2.2}: SITIOS MR+

Modelo completo:

L ~ (1 | sitio/lote) + N + AM + MR + riqueza + distancia, dispformula = ~lote + año, family = beta_family,

Multicolinealidad (VIF), Paquete performance (Lüdecke et al., 2021),

Low Correlation

Term	VIF	VIF 95% CI	Increased SE	Tolerance	Tolerance 95% CI
AM_rs	1,47	[1,26, 1,84]	1,21	0,68	[0,54, 0,79]
MR_rs	1,49	[1,28, 1,87]	1,22	0,67	[0,53, 0,78]
distancia	1,07	[1,01, 1,71]	1,03	0,94	[0,59, 0,99]

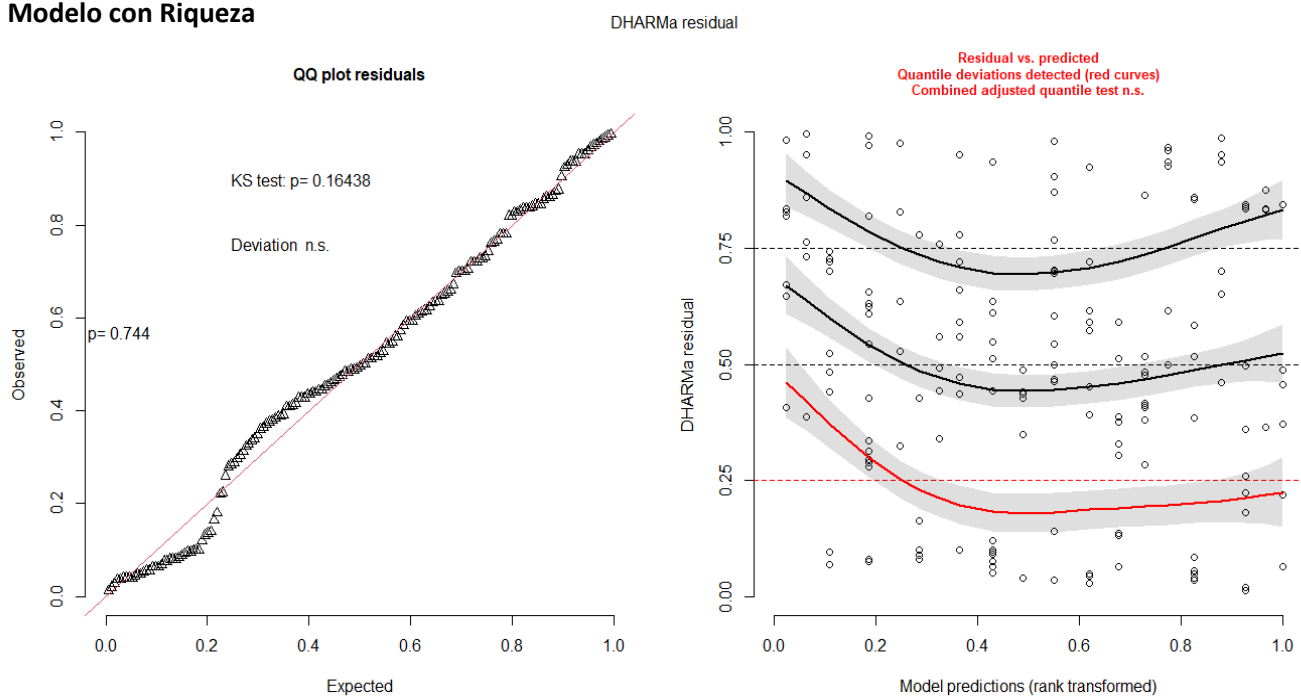
High Correlation

Term	VIF	VIF 95% CI	Increased SE	Tolerance	Tolerance 95% CI
N_rs	16,30	[12,44, 21,47]	4,04	0,06	[0,05, 0,08]
riqueza	16,85	[12,85, 22,20]	4,10	0,06	[0,05, 0,08]

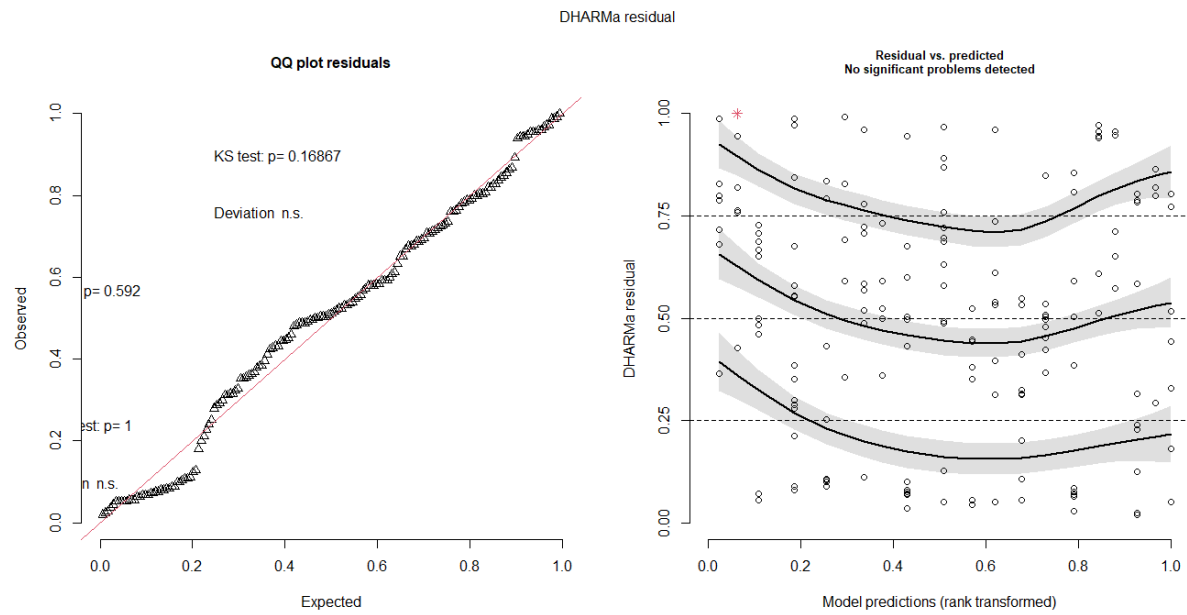
- ✓ Como la riqueza y la tasa de visitas de abejas silvestres (N) están correlacionadas, se hicieron dos modelos, uno solo con la riqueza y otro solo con N y se seleccionó uno en base al AIC y a los gráficos de los supuestos del modelo,

	df	AIC
con riqueza	17	-204,2225
con frecuencia	17	-204,4693

Modelo con Riqueza



Modelo con N:



✓ Se seleccionó el modelo con N,

GLMM_{2.2} selección de modelos

- ✓ El modelo con triple interacción no fue posible realizarlo con la cantidad de datos que tenemos,
- ✓ Se realizó selección de modelos con ninguna, una y dos interacciones

```
m1 <- glmmTMB(L_beta ~ (1 | sitio/lote) + N_rs + AM_rs + MR_rs, dispformula= ~lote + año, family = beta_family) #modeo sin interacciones
```

```
m2 <- glmmTMB(L_beta ~ (1 | sitio/lote) + N_rs + AM_rs + MR_rs + N_rs:AM_rs, dispformula= ~lote + año, family = beta_family)
```

```
m3 <- glmmTMB(L_beta ~ (1 | sitio/lote) + N_rs + AM_rs + MR_rs + N_rs:MR_rs, dispformula= ~lote + año, family = beta_family)
```

```
m4 <- glmmTMB(L_beta ~ (1 | sitio/lote) + N_rs + AM_rs + MR_rs + AM_rs:MR_rs, dispformula= ~lote + año, family = beta_family)
```

```
m5 <- glmmTMB(L_beta ~ (1 | sitio/lote) + N_rs + AM_rs + MR_rs + N_rs:AM_rs + N_rs:MR_rs, dispformula= ~lote + año, family = beta_family)
```

```
m6 <- glmmTMB(L_beta ~ (1 | sitio/lote) + N_rs + AM_rs + MR_rs + N_rs:AM_rs + AM_rs:MR_rs, dispformula= ~lote + año , family = beta_family)
```

```
m7 <- glmmTMB(L_beta ~ (1 | sitio/lote) + N_rs + AM_rs + MR_rs + N_rs:MR_rs + AM_rs:MR_rs, dispformula= ~lote + año , family = beta_family)
```

AIC

	df	AIC
m1	17	-204,4693
m2	18	-202,5903
m3	18	-202,5094
m4	18	NA
m5	19	-200,6624
m6	19	-205,0246
m7	19	NA

Modelo seleccionado: m1, ya que la diferencia entre m1 con el resto de los modeos no es mayor a 2 (salvo para el modeo 5) y el modeo 1 es mas simple, ya que no cuenta con interacciones entre las variables.

Salidas del modelo GLMM_{2.2}

Family: beta (logit)
 Formula: L_beta ~ (1 | sitio/lote) + N_rs + AM_rs + MR_rs + distancia
 Dispersion: ~lote + A

AIC	BIC	logLik	deviance	df, resid
-204,5	-150,9	119,2	-238,5	156

Random effects:

Conditional model:

Groups	Name	Variance	Std,Dev,
lote:sitio	(Intercept)	7,096e-10	2,664e-05
sitio	(Intercept)	2,719e-01	5,214e-01

Number of obs: 173, groups: lote:sitio, 9; sitio, 4

Conditional model:

	Estimate	Std, Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-0,60125	0,48961	-1,228	0,21944
N_rs	2,25345	1,54410	1,459	0,14446
AM_rs	3,09114	1,17600	2,628	0,00858 **
MR_rs	-0,26624	0,63810	-0,417	0,67651
distanciacultivo	0,02329	0,19785	0,118	0,90630

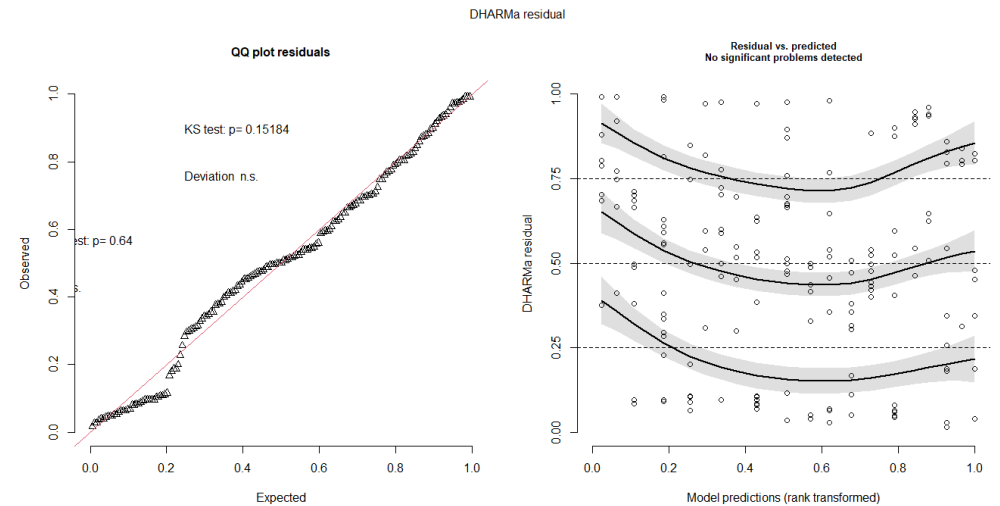
Dispersion model:

	Estimate	Std, Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-0,3145	0,2756	-1,141	0,2538
lotes1_2	0,0394	0,3830	0,103	0,9181
lotes2_1	0,4644	0,4940	0,940	0,3471
lotes2_2	1,8153	0,4645	3,908	9,29e-05 ***
lotes3_0	1,4486	0,5839	2,481	0,0131 *
lotes3_1	-0,1815	0,3562	-0,509	0,6104
lotes3_2	0,2100	0,3960	0,530	0,5958
lotes7_1	0,7323	0,5154	1,421	0,1554
lotes7_2	0,3785	0,3534	1,071	0,2842
AÑO2020	-1,1384	0,4497	-2,532	0,0114 *

**Analysis of Deviance Table
 (Type II wald chisquare tests)**

Response: L_beta	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
N_rs	2.1298	1	0.144456
AM_rs	6.9092	1	0.008575 **
MR_rs	0.1741	1	0.676506
distancia	0.0139	1	0.906300

Supuestos del modelo: paquete DHARMA (Hartig, 2020).



GLMM_{2,3}: Sitios MR-

Modelo completo:

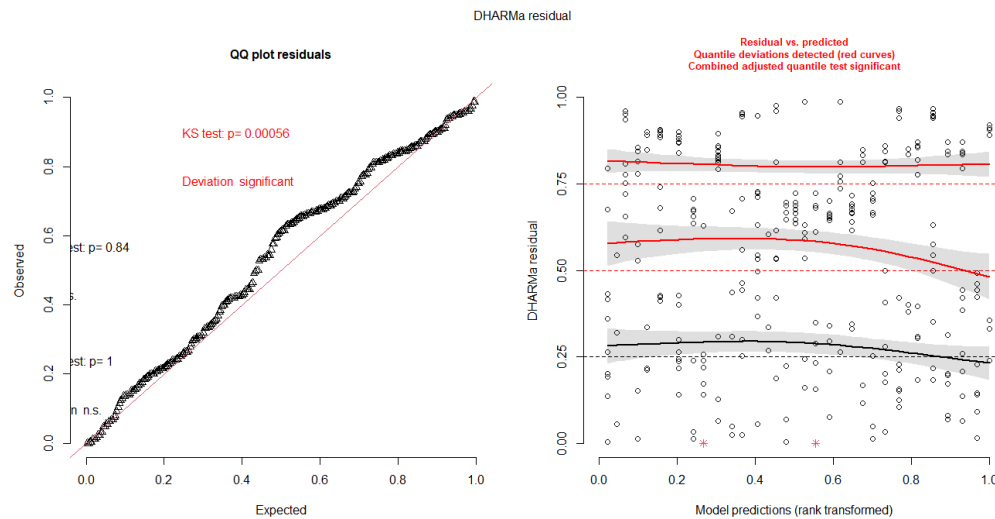
L_beta ~ (1 | sitio/lote) + N_rs + AM_rs + riqueza + distancia, dispformula = ~lote + año, family = beta_family

Multicolinealidad (VIF), Paquete performance (Lüdecke et al., 2021),

Low Correlation

Term	VIF	VIF 95% CI	Increased SE	Tolerance	Tolerance 95% CI
N_rs	4,83	[4,02, 5,86]	2,20	0,21	[0,17, 0,25]
AM_rs	1,27	[1,15, 1,49]	1,13	0,79	[0,67, 0,87]
riqueza	4,53	[3,77, 5,49]	2,13	0,22	[0,18, 0,27]
distancia	1,05	[1,01, 1,50]	1,03	0,95	[0,67, 0,99]

- ✓ No hay autocorrelación entre las variables, aunque riqueza y N están cerca del límite de VIF=5
- ✓ Según el grafico de supuestos del modelo generado con DHARMA, hay ciertos problemas de ajuste,



Selección de modelos

- ✓ Se realizaron modelos con y sin la variable riqueza y con interacciones entre las diferentes variables

m1=glmmTMB(L_beta~(1|sitio/lote) + N_rs + AM_rs + riqueza + distancia, dispformula = ~lote + A, family = beta_family)

m2=glmmTMB(L_beta~(1|sitio/lote) +N_rs * AM_rs *riqueza + distancia, dispformula = ~lote + A, family = beta_family)

m3=glmmTMB(L_beta~(1|sitio/lote) +N_rs * AM_rs + riqueza + distancia, dispformula = ~lote + A, family = beta_family)

m4=glmmTMB(L_beta~(1|sitio/lote) +N_rs + AM_rs + N_rs:riqueza + riqueza:AM_rs+ riqueza + distancia, dispformula = ~lote + A, family = beta_family)

m5=glmmTMB(L_beta~(1|sitio/lote) +N_rs * AM_rs + riqueza:AM_rs+ riqueza + distancia, dispformula = ~lote + A, family = beta_family)

m6=glmmTMB(L_beta~(1|sitio/lote) +N_rs + AM_rs + distancia, dispformula = ~lote + A, family = beta_family)

m7=glmmTMB(L_beta~(1|sitio/lote) +N_rs * AM_rs + distancia, dispformula = ~lote + A, family = beta_family)

m8=glmmTMB(L_beta~(1|sitio/lote) +riqueza + AM_rs + distancia, dispformula = ~lote + A, family = beta_family)

m9=glmmTMB(L_beta~(1|sitio/lote) +riqueza * AM_rs + distancia, dispformula = ~lote + A, family = beta_family)

	df	AIC
m1	23	-640,9750
m2	27	-643,8424
m3	24	-644,8584
m4	25	-646,4191
m5	25	-643,1567
m6	22	-640,3378
m7	23	-646,0590
m8	22	-639,3433
m9	23	-639,3279

Se seleccionó el modelo m7, ya que, aunque el AIC fue igual que para el m4, el m7 es más simple.

Salidas del modelo GLMM_{2.2}

Family: beta (logit)
 Formula: L_beta ~ (1 | sitio/lote) + N_rs * AM_rs + distancia
 Dispersion: ~lote + A

	AIC	BIC	logLik	deviance	df,resid
	-646,1	-561,5	346,0	-692,1	269

Random effects:

Conditional model:
 Groups Name Variance Std,Dev,
 lote:sitio (Intercept) 1,389e-01 3,727e-01
 sitio (Intercept) 2,795e-09 5,286e-05
 Number of obs: 292, groups: lote:sitio, 15; sitio, 11

Conditional model:

	Estimate	Std, Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	1,86296	0,24620	7,567	3,82e-14
N_rs	-4,08331	1,28798	-3,170	0,00152
AM_rs	-0,97168	0,48592	-2,000	0,04553
distanciactivo	0,02113	0,13428	0,157	0,87494
N_rs:AM_rs	6,26357	2,17997	2,873	0,00406

Signif, codes: 0 '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1 ' ' 1

Dispersion model:

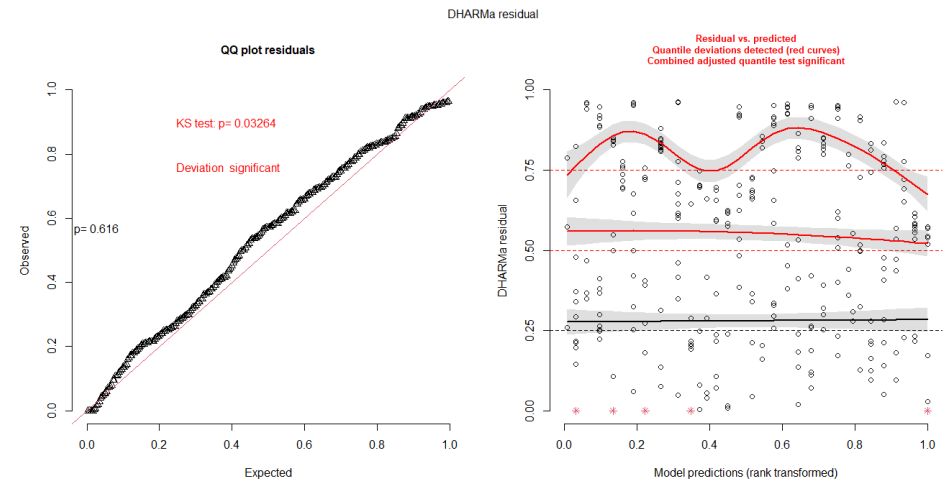
	Estimate	Std, Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-0,3521	0,5010	-0,703	0,48226
lotes11_0	-0,2634	0,5016	-0,525	0,59956
lotes12_0	-0,5123	0,5303	-0,966	0,33404
lotes13_0	0,6615	0,6155	1,075	0,28251
lotes14_0	0,6540	0,5703	1,147	0,25145
lotes15_0	1,3737	0,5756	2,387	0,01700

lotes4_1	1,4269	0,5024	2,840	0,00450	**
lotes4_2	0,3157	0,5760	0,548	0,58368	
lotes5_1	2,0696	0,6397	3,235	0,00121	**
lotes5_2	0,8438	0,5810	1,452	0,14643	
lotes6_1	0,1663	0,5781	0,288	0,77354	
lotes6_2	0,8103	0,4766	1,700	0,08905	.
lotes8_1	1,4213	0,5803	2,449	0,01431	*
lotes8_2	1,8332	0,6238	2,939	0,00329	**
lotes9_0	0,2162	0,4917	0,440	0,66019	
A2020	0,5893	0,2988	1,973	0,04855	*

Analysis of Deviance Table (Type III Wald chi-square tests)

Response: L_beta

	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
(Intercept)	57,2575	1	3,823e-14 ***
N_rs	10,0510	1	0,001523 **
AM_rs	3,9988	1	0,045533 *
distancia	0,0248	1	0,874935
N_rs:AM_rs	8,2555	1	0,004063 **



Anexo 3

Tabla A3,1, Valores de N, media y error estándar (SE) para cada subcomponente de las especies de polinizadores,

Pollinator	Tasa de visitas										Tasa de flores disparadas					Tasa de formacion de vainas						
	Temporada 1					Temporada 2										Polinización biótica				Polinizacion cruzada manual		
	n _{lots}	t	media	±	ee	n _{lots}	t	mean	±	ee	n _{pl}	n _{fl}	mean	±	ee	n _{fl}	mean	±	ee	mean	±	ee
<i>Apis mellifera</i>	16	790	1,269	±	0,153	11	1510	3,756	±	0,355	42	273	0,142	±	0,0349	11	0,667	±	0,167	0,889	±	0,11
<i>Augochloropsis</i> sp.	16	790	0,002	±	0,002	11	1510	-	±	-	16	62	0,541	±	0,1031	11	0,5	±	0,167	0,778	±	0,15
<i>Colletes</i> sp.	16	790	0,005	±	0,003	11	1510	0,006	±	0,002	7	29	0,976	±	0,0238	7	0,2	±	0,122	0,4	±	0,25
<i>Megachile rotundata</i>	10	415	0,477	±	0,128	2	320	0,203	±	0,069	6	34	0,872	±	0,0465	9	0,25	±	0,171	0,333	±	0,21
<i>Xylocopa</i> spp.	16	790	0,001	±	0,001	11	1510	0,008	±	0,003	9	160	0,974	±	0,0221	12	0,738	±	0,145	1	±	0
<i>Xylocopa splendidula</i>	16	790	0,001	±	0,001	11	1510	0,001	±	0,001	15	109	0,907	±	0,0522	17	0,738	±	0,125	0,714	±	0,18

Tabla A3.2. Valores medios desagregados de la tasa de visitas (número de visitas por minuto) por lote y temporada.

Temporada	Lote	<i>Apis mellifera</i>	<i>Augochloropsis sp.</i>	<i>Colletes sp.</i>	<i>Megachile rotundata</i>	<i>Xylocopa atamisquensis</i>	<i>Xylocopa splendidula</i>
1	L1	1,10	-	-	0,46	-	-
1	L2	1,40	-	-	1,15	-	-
1	L3	2,08	-	-	0,06	-	-
1	L4	0,51	-	-	0,45	-	-
1	L5	2,80	-	-	0,20	-	-
1	L6	0,56	-	-	0,76	-	-
1	L7	1,17	-	-	-	-	0,02
1	L8	0,10	-	-	-	-	-
1	L9	0,77	-	-	-	-	-
1	L10	1,12	0,03	-	-	-	-
1	L11	0,16	-	-	-	0,02	-
1	L12	0,50	-	0,05	-	-	-
1	L13	3,08	-	0,02	0,28	-	-
1	L14	0,27	-	-	0,27	-	-
1	L15	1,62	-	0,02	-	-	-
1	L16	2,13	-	-	-	-	-
2	L17	5,81	-	0,01	-	-	-
2	L18	1,27	-	0,01	-	0,06	-
2	L19	2,64	-	0,01	-	-	-
2	L4	1,65	-	-	0,24	-	-
2	L5	1,37	-	-	0,19	-	-
2	L20	4,26	-	0,03	-	-	-
2	L21	3,12	-	0,01	-	-	-
2	L22	10,75	-	0,05	0,05	0,05	0,05
2	L23	5,61	-	-	-	-	-
2	L7	7,29	-	0,01	-	0,01	-
2	L12	3,31	-	-	-	-	-

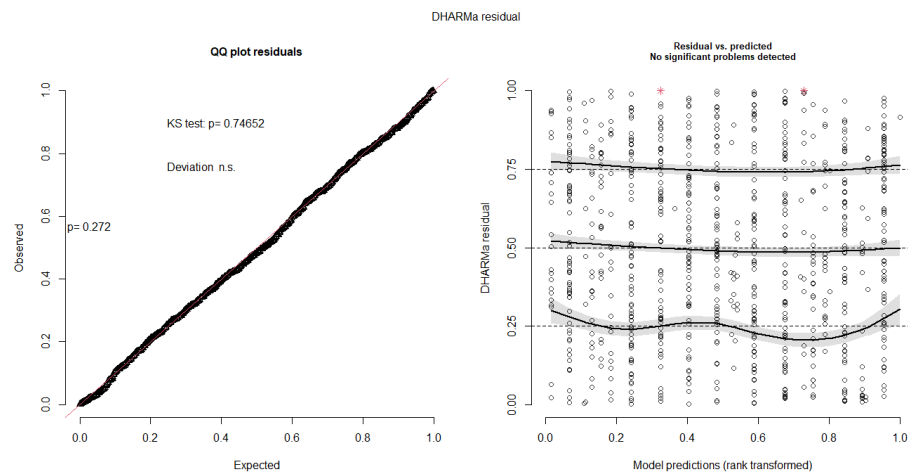
Modelos lineales:

Componente QNC: GLMM_{3,1}: Subcomponente 1 (tasa de visitas).

Family: nbinom2 (log)

Formula: visitas ~ (1 | lote) + año + especie + offset(log(t))

Supuestos del modelo



Multicolinealidad (VIF)

Low Correlation

Term	VIF	VIF 95% CI	Increased SE	Tolerance	Tolerance 95% CI
a	1,09	[1,03, 1,22]	1,04	0,92	[0,82, 0,97]
sp	1,09	[1,03, 1,22]	1,04	0,92	[0,82, 0,97]

Salida del modelo

AIC	BIC	logLik	deviance	df.resid
1965,6	2007,9	-973,8	1947,6	805

Random effects:

Groups Name	Variance	Std.Dev.
-------------	----------	----------

lote (Intercept)	0,129	0,3591
------------------	-------	--------

Number of obs: 814, groups: l, 24

Dispersion parameter for nbinom2 family (): 0,707

Conditional model:

	Estimate	Std, Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	0,4401	0,1638	2,686	0,007223 **
año2	0,7206	0,2057	3,502	0,000461 ***
spAugochloropsis sp.	-6,3911	0,7341	-8,706	< 2e-16 ***
spColletes sp.	-6,1896	0,3216	-19,247	< 2e-16 ***
spM, rotundata	-1,3595	0,2268	-5,994	2,05e-09 ***

spX, splendidula	-8,0598	0,7262	-11,098	< 2e-16 ***
spXylocopa spp.	-6,2293	0,3259	-19,117	< 2e-16 ***

Analysis of Deviance Table (Type II Wald chisquare tests)

	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
año	12,266	1	0,0004612 ***
especie	802,881	5	< 2,2e-16 ***

Tabla A3,3, Prueba de contrastes de Tukey GLMM_{3,1}:

Contrastes	Estimador	Error estandar	Estadistico	Valor p ajustado
<i>Augochloropsis sp. - Apis mellifera</i>	-5,228624811	1,00500603	-5,20258054	1,37E-06
<i>Colletes sp. - Apis mellifera</i>	-4,34937872	0,315033444	-13,8060857	0
<i>Megachile rotundata - Apis mellifera</i>	-1,110246124	0,195830152	-5,66943402	8,61E-08
<i>Xylocopa spp. - Apis mellifera</i>	-4,445151049	0,329235449	-13,5014351	0
<i>Xylocopa splendidula - Apis mellifera</i>	-6,05960186	0,713022497	-8,49847218	2,22E-16
<i>Colletes sp. - Augochloropsis sp.</i>	0,879246091	1,048546824	0,83853775	0,949502478
<i>Megachile rotundata - Augochloropsis sp.</i>	4,118378687	1,017285877	4,04839857	0,000542486
<i>Xylocopa spp. - Augochloropsis sp.</i>	0,783473763	1,052891109	0,74411661	0,96956967
<i>Xylocopa splendidula - Augochloropsis sp.</i>	-0,830977048	1,228252494	-0,6765523	0,979937212
<i>Megachile rotundata - Colletes sp.</i>	3,239132596	0,356177462	9,09415372	0
<i>Xylocopa spp. - Colletes sp.</i>	-0,095772328	0,436903348	-0,21920713	0,999907048
<i>Xylocopa splendidula - Colletes sp.</i>	-1,710223139	0,768697017	-2,22483385	0,187726069
<i>Xylocopa spp. - Megachile rotundata</i>	-3,334904925	0,368774785	-9,04320215	0
<i>Xylocopa splendidula - Megachile rotundata</i>	-4,949355736	0,732130167	-6,76021281	6,56E-11
<i>Xylocopa splendidula - Xylocopa spp.</i>	-1,614450811	0,774592565	-2,08425808	0,249746903

GLMM_{3,2}: Subcomponente 2 (tasa de disparo floral)

Formula = cbind(dis, no_disp) ~ especie, family = binomial
 Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-2,3394	0,2137	-10,945	< 2e-16 ***
spAugochloropsis sp.	2,4686	0,3324	7,427	1,11e-13 ***
spColletes sp.	5,6716	1,0399	5,454	4,92e-08 ***
spM, rotundata	4,0973	0,5293	7,741	9,88e-15 ***
spXylocopa spp,	6,7088	0,7429	9,030	< 2e-16 ***
spX, splendidula	4,8751	0,4250	11,472	< 2e-16 ***

(Dispersion parameter for binomial family taken to be 1)

Null deviance: 707,64 on 94 degrees of freedom
 Residual deviance: 156,37 on 89 degrees of freedom
 AIC: 233,77

Number of Fisher Scoring iterations: 5

Analysis of Deviance Table (Type II tests)

	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
Especie	551,27	5	< 2,2e-16 ***

DHARMA residual

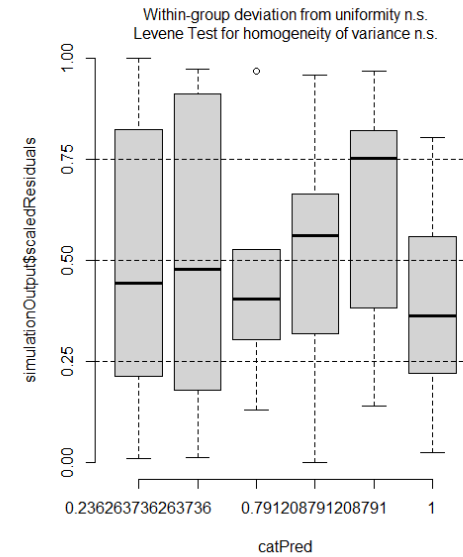
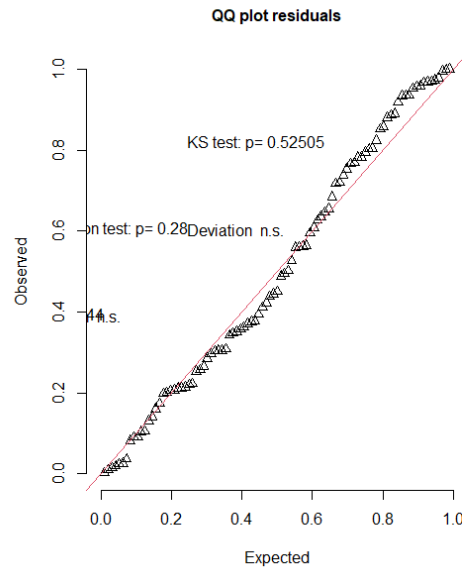


Tabla A3.4. Comparacion de medias de Tukey GLMM_{3.2}

Contrastes	Estimador	Error estandar	Estadistico	Valor p ajustado
<i>Augochloropsis sp.</i> - <i>A. mellifera</i>	2,468611	0,332368034	7,42734122	5,23E-13
<i>Colletes sp.</i> - <i>A. mellifera</i>	5,671604	1,039885634	5,45406475	7,20E-07
<i>M. rotundata</i> - <i>A. mellifera</i>	4,097257	0,529306603	7,74080082	9,19E-14
<i>X. spp.</i> - <i>A. mellifera</i>	6,708847	0,742940737	9,03012391	0
<i>X. splendidula</i> - <i>A. mellifera</i>	4,875078	0,424951422	11,4720831	0
<i>Colletes sp.</i> - <i>Augochloropsis sp.</i>	3,202993	1,0490306	3,05328823	0,022869218
<i>M. rotundata</i> - <i>Augochloropsis sp.</i>	1,628646	0,547054428	2,9771191	0,029029033
<i>X. spp.</i> - <i>Augochloropsis sp.</i>	4,240236	0,755687771	5,61109532	3,16E-07
<i>X. splendidula</i> - <i>Augochloropsis sp.</i>	2,406467	0,446863266	5,38524293	5,87E-07
<i>M. rotundata</i> - <i>Colletes sp.</i>	-1,57435	1,127014716	-1,3969175	0,700261812
<i>X. spp.</i> - <i>Colletes sp.</i>	1,037243	1,241755865	0,83530376	0,954595621
<i>X. splendidula</i> - <i>Colletes sp.</i>	-0,79653	1,081933639	-0,7362055	0,973567537
<i>X. spp.</i> - <i>M. rotundata</i>	2,61159	0,860674722	3,03435185	0,024508825
<i>X. splendidula</i> - <i>M. rotundata</i>	0,777821	0,607769486	1,27979616	0,77198102
<i>X. splendidula</i> - <i>X. spp.</i>	-1,83377	0,800736666	-2,2901023	0,174129925

GLMM_{3.3}: Subcomponente 2 (probabilidad de formación de frutos)

Family: binomial (logit)

Formula: cbind (frutos_formados, no_formados) ~ (1 | ind) + tratamiento
 ("tratamiento" corresponde a las 6 especies y la polinización cruzada)

AIC BIC logLik deviance df,resid
 134,4 154,2 -59,2 118,4 79

Scaled residuals:

Min 1Q Median 3Q Max
 -1,6936 -0,8344 0,4990 0,6472 1,1243

Random effects:

Groups Name Variance Std,Dev
 ind (Intercept) 0,5289 0,7272
 Number of obs: 87, groups: ind, 44

Fixed effects:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	0,4261	0,7294	0,584	0,559
tratamientoAugochloropsis sp,	-0,2928	1,0054	-0,291	0,771
tratamientoColletes sp,	-1,6348	1,1599	-1,409	0,159
tratamientoPolinización cruzada	0,6757	0,8169	0,827	0,408
tratamientoM, rotundata	-1,0528	1,1005	-0,957	0,339
tratamientoXylocopa spp,	0,8487	1,0346	0,820	0,412
tratamientoX, splendidula	0,6028	0,9759	0,618	0,530

Analysis of Deviance Table (Type II Wald chisquare tests)

Response: ps

	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
tratamiento	9,9239	6	0,1279

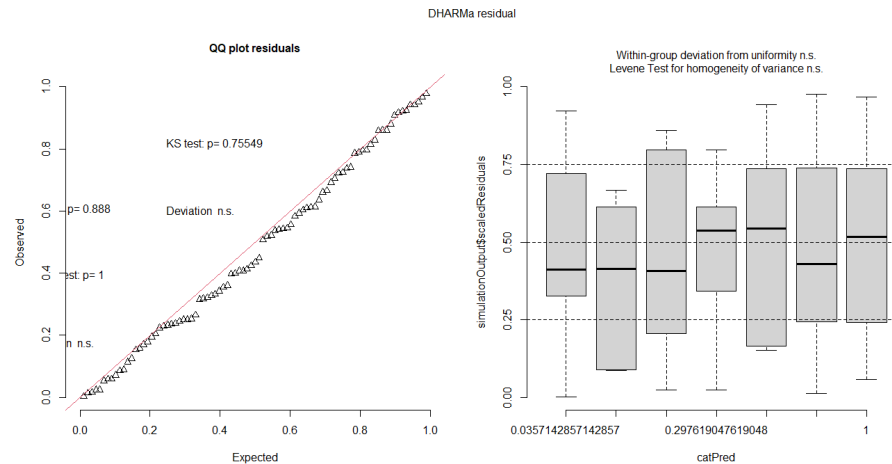


Tabla A3,5, Comparaciones de Tukey GLMM_{3,3}:

Contrastes	Estimador	E.E.	Estadístico	Valor p ajustado
<i>A. mellifera</i> - <i>Augochloropsis</i> sp.	0,2928154	1,005393	0,291245	0,999951
<i>A. mellifera</i> - <i>Colletes</i> sp.	1,6347874	1,159901	1,409419	0,797016
<i>A. mellifera</i> - Polinización cruzada	-0,675747	0,816889	-0,82722	0,982211
<i>A. mellifera</i> - <i>M. rotundata</i>	1,0527827	1,100499	0,956641	0,963024
<i>A. mellifera</i> - <i>X. spp.</i>	-0,848709	1,034632	-0,8203	0,982966
<i>A. mellifera</i> - <i>X. splendidula</i>	-0,60275	0,975872	-0,61765	0,996281
<i>Augochloropsis</i> sp. - <i>Colletes</i> sp.	1,341972	1,139678	1,177501	0,90279
<i>Augochloropsis</i> sp. - Polinización cruzada	-0,968562	0,800894	-1,20935	0,890844
<i>Augochloropsis</i> sp. - <i>M. rotundata</i>	0,7599673	1,083522	0,701386	0,992557
<i>Augochloropsis</i> sp. - <i>X. spp.</i>	-1,141524	1,005479	-1,1353	0,917314
<i>Augochloropsis</i> sp. - <i>X. splendidula</i>	-0,895565	0,965022	-0,92803	0,968162
<i>Colletes</i> sp. - Polinización cruzada	-2,310534	0,972422	-2,37606	0,208684
<i>Colletes</i> sp. - <i>M. rotundata</i>	-0,582005	1,221531	-0,47645	0,999136
<i>Colletes</i> sp. - <i>X. spp.</i>	-2,483496	1,165118	-2,13154	0,333907
<i>Colletes</i> sp. - <i>X. splendidula</i>	-2,237537	1,108639	-2,01827	0,402892
Polinización cruzada - <i>M. rotundata</i>	1,7285292	0,89106	1,939858	0,453698
Polinización cruzada - <i>X. spp.</i>	-0,172962	0,832978	-0,20764	0,999993
Polinización cruzada - <i>X. splendidula</i>	0,0729964	0,711262	0,102629	1
<i>M. rotundata</i> - <i>X. spp.</i>	-1,901491	1,109033	-1,71455	0,606217
<i>M. rotundata</i> - <i>X. splendidula</i>	-1,655533	1,036408	-1,59738	0,684091
<i>X. spp.</i> - <i>X. splendidula</i>	0,2459587	0,991268	0,248125	0,999981

Tabla A3.6. Valores de los componentes y subcomponentes de la EP, Valores de la EP, QNC y QCL de cada especie con IC del 95%, Los valores se obtuvieron promediando 100 valores medios de 100 muestras, cada una obtenida por 1000 remuestreos bootstrap para los datos empíricos,

Especie	EP			QNC			QCL		
	IC superior	media	IC inferior	IC superior	media	IC inferior	IC superior	media	IC inferior
<i>Apis mellifera</i>	0,221	0,220	0,219	0,347	0,345	0,344	0,638	0,637	0,636
<i>Augochloropsis sp.</i>	0,003	0,003	0,003	0,005	0,005	0,005	0,549	0,548	0,547
<i>Colletes sp.</i>	0,002	0,002	0,002	0,007	0,007	0,007	0,286	0,285	0,284
<i>Megachile rotundata</i>	0,118	0,117	0,117	0,352	0,351	0,350	0,336	0,335	0,334
<i>Xylocopa spp.</i>	0,004	0,004	0,004	0,005	0,005	0,005	0,750	0,749	0,748
<i>Xylocopa splendidula</i>	0,004	0,004	0,004	0,006	0,006	0,006	0,706	0,705	0,704

Tabla A3.7. Importancia relativa de los subcomponentes (%) y valores de IC (estimaciones lmg). En primer lugar, se realizó un modelo lineal para cada especie de la siguiente manera: $EP_{\text{especie}} \sim \text{Tasa de visitas} + \text{Tasa de disparo floral} + \text{Probabilidad de formación de vainas}$ (los valores de EP fueron transformados a su raíz cuadrada para realizar el modelo lineal con distribución gaussiana). Luego, se calculó la importancia relativa de los tres subcomponentes, las diferencias por pares y los intervalos de confianza con el paquete relaimpo usando la métrica lmg.

Especie	Variable	Porcentaje de variación	CI	
			Inferior	Superior
<i>Apis mellifera</i>	Disparo floral	56%	0,5261	0,5957
<i>Apis mellifera</i>	Tasa visitas	34%	0,3077	0,372
<i>Apis mellifera</i>	Formación de vainas	10%	0,0805	0,1164
<i>Colletes sp.</i>	Disparo floral	0%	0,0001	0,0045
<i>Colletes sp.</i>	Tasa visitas	87%	0,8391	0,8924
<i>Colletes sp.</i>	Formación de vainas	13%	0,1043	0,1582
<i>Augochloropsis sp.</i>	Disparo floral	1%	0,0067	0,0109
<i>Augochloropsis sp.</i>	Tasa visitas	93%	0,9073	0,9459
<i>Augochloropsis sp.</i>	Formación de vainas	6%	0,0416	0,0816
<i>Megachile rotundata</i>	Disparo floral	0%	0,001	0,0078
<i>Megachile rotundata</i>	Tasa visitas	73%	0,697	0,7547
<i>Megachile rotundata</i>	Formación de vainas	27%	0,2421	0,2988
<i>Xylocopa spp.</i>	Disparo floral	0%	0,0001	0,0052
<i>Xylocopa spp.</i>	Tasa visitas	98%	0,9673	0,982
<i>Xylocopa spp.</i>	Formación de vainas	2%	0,0145	0,029
<i>Xylocopa splendidula</i>	Disparo floral	0%	0,0007	0,0053
<i>Xylocopa splendidula</i>	Tasa visitas	99%	0,979	0,9878
<i>Xylocopa splendidula</i>	Formación de vainas	1%	0,0069	0,0139

Anexo 4

Tabla A4.1 Frecuencia de visita de polinizadores.

Bordes de cultivo			
Orden	Familia	Especie /morfoespecie	Frecuencia /hora
Coleoptera	Cantaridos	<i>Chauliognathus scriptus</i> Germ.	219,52
Coleoptera	Coleoptera	Coleoptera sp. 1	0,86
Coleoptera	Chrysomelidae	Chrysomelidae sp. 1	5,37
Coleoptera	Curculionidae	Curculionidae sp. 1	1,85
Coleoptera	Melyridae	<i>Astylus quadrilineatus</i> Germ.	3,63
Diptera	Bombyliidae	<i>Bombyliidae</i> sp. 1	4,62
Diptera	Bombyliidae	<i>Heterostylum hirsutum</i>	3,69
Diptera	Bombyliidae	Bombyliidae sp. 4	3,63
Diptera	Bombyliidae	<i>Parasystoechus</i> sp.	2,64
Diptera	Bombyliidae	Bombyliidae sp. 2	1,61
Diptera	Bombyliidae	Bombyliidae sp. 3	0,86
Diptera	Bombyliidae	Bombyliidae sp. 5	0,86
Diptera	Nemestrinidae	<i>Neorhynchocephalus</i>	5,41
Diptera	SarcophagidaeSarcophagidae	<i>Sarcophagidae</i> sp.1	45,22
Diptera	Sarcophagidae	<i>Oxysarcodexia varia</i> Walker	11,42
Diptera	Sarcophagidae	Sarcophagidae sp.2	2,42
Diptera	Sarcophagidae	Sarcophagidae sp. 3	0,92
Diptera	Syrphidae	<i>Allograpta</i> sp.	70,76
Diptera	Syrphidae	<i>Eristalis</i> sp.	14,77
Diptera	Syrphidae	<i>Toxomerus</i> sp. 1	14,07
Diptera	Syrphidae	<i>Syritta flaviventris</i>	7,94

Diptera	Syrphidae	<i>Copestylum</i> sp.	3,69
Diptera	Syrphidae	Syrphidae spp.	1,85
Diptera	Tachinidae	Tachinidae sp. 1	1,67
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Callonychium</i> sp. 1	11,66
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Rophitulus</i> sp. 1	3,69
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Parapsaenythia puncticutis</i> Vachal	0,86
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Psaenythia</i> sp. 1	0,75
Hymenoptera	Apidae	<i>Apis mellifera</i> L.	1171,83
Hymenoptera	Apidae	<i>Melissodes (Eucleptica) rufithorax</i> Brèthes	54,36
Hymenoptera	Apidae	<i>Diadasia</i> sp.	5,37
Hymenoptera	Apidae	<i>Xylocopa</i> spp.	5,27
Hymenoptera	Apidae	<i>Ceratina (Rhysoceratina) pusilla</i> Roig Alsina	3,63
Hymenoptera	Apidae	<i>Isepeolus viperinus</i> Holmberg	3,49
Hymenoptera	Apidae	<i>Bombus (Thoracobombus) bellicosus</i> Smith	2,70
Hymenoptera	Apidae	<i>Melissoptila</i> sp. 1	1,78
Hymenoptera	Apidae	<i>Melissoptila tandilensis</i> Holmberg	1,61
Hymenoptera	Apidae	<i>Alepidocetes filitarsis</i> Vachal	0,92
Hymenoptera	Apidae	<i>Melissoptila</i> sp. 2	0,92
Hymenoptera	Apidae	<i>Svastra bombylans</i> Holmberg	0,92
Hymenoptera	Apidae	<i>Bombus (Thoracobombus) pauloensis</i> Friese	0,86
Hymenoptera	Apidae	<i>Ceratina (Crewella) sp.2</i>	0,86
Hymenoptera	Apidae	<i>Exomalopsis</i> sp. 1	0,86
Hymenoptera	Chalcididae	Chalcididae sp. 1	2,25
Hymenoptera	Colletidae	<i>Caupolicana</i> sp. 1	1,71
Hymenoptera	Colletidae	<i>Colletes</i> sp.1	0,86
Hymenoptera	Colletidae	<i>Leioproctus</i> sp.	0,75
Hymenoptera	Crabronidae	<i>Rubrica</i> sp.	12,26
Hymenoptera	Crabronidae	Crabronidae spp.	0,92
Hymenoptera	Sphecidae	<i>Ammophila</i> sp.	8,04

Hymenoptera	Sphecidae	<i>Prionyx sp.</i>	3,35
Hymenoptera	Sphecidae	<i>Trachypus petiolatus</i> Spinola	1,85
Hymenoptera	Sphecidae	Sphecidae sp. 1	0,92
Hymenoptera	HalictidaeHalictidae	<i>Lasioglossum (Dialictus) sp.</i>	142,31
Hymenoptera	HalictidaeHalictidae	<i>Pseudagapostemon sp.</i>	7,78
Hymenoptera	HalictidaeHalictidae	<i>Augochloropsis sp. 1</i>	4,35
Hymenoptera	HalictidaeHalictidae	<i>Caenohalictus thamyris</i> Jorgensen	0,86
Hymenoptera	Megachilidae	<i>Megachile rotundata</i> Fabricius	158,51
Hymenoptera	Megachilidae	<i>Megachile (Pseudocentron) sp.</i>	4,29
Hymenoptera	Megachilidae	<i>Megachile (Acentron) sp.</i>	1,71
Hymenoptera	Megachilidae	<i>Megachile (Chrysosarus) jenseni</i> Friese	0,75
Hymenoptera	Mordellidae	Mordellidae sp. 1	1,85
Hymenoptera	Pompilidae	Pompilidae sp. 2	1,85
Hymenoptera	Pompilidae	Pompilidae sp. 1	0,86
Hymenoptera	Scolidae	<i>Campsomeris sp.</i>	1,71
Hymenoptera	Vespidae	Vespidae sp. 1	20,24
Hymenoptera	Vespidae	Vespidae sp. 6	2,53
Hymenoptera	Vespidae	Vespidae sp. 3	1,71
Hymenoptera	Vespidae	Vespidae sp. 2	0,86
Hymenoptera	Vespidae	Vespidae sp. 4	0,86
Hymenoptera	Vespidae	<i>Polistes sp.</i>	0,86
Hymenoptera	Vespidae	Vespidae sp. 5	0,75
Lepidoptera	Lycanidae	<i>Strymon eurytulus</i> Hübner	14,31
Lepidoptera	Pieridae	<i>Tatochila sp.</i>	12,35
Lepidoptera	Hesperiidae	<i>Heliopyrgus americanus</i> Blanchard	5,27
Lepidoptera	Nymphalidae	<i>Vanessa sp.</i>	2,77
Lepidoptera	Hesperiidae	<i>Hylephila phyleus</i> Drury	2,64
Lepidoptera	Pieridae	<i>Eurema deva</i> Doubleday	1,71
Lepidoptera	Nymphalidae	<i>Danaus sp.</i>	1,50

Lepidoptera	Hesperiidae	<i>Hylaeus sp.</i>	0,92
Lepidoptera	Lepidoptera	Lepidoptera spp.	0,92
Lepidoptera	Hesperiidae	<i>Lerodea eufala</i>	0,86

Cultivo			
Grupo	Familia	Especie /morfoespecie	Frecuencia /hora
Coleoptera	Cantharidae	<i>Chauliognathus scriptus</i>	105,75
Diptera	Bombyliidae	<i>Heterostylum sp.</i>	6,54
Diptera	Bombyliidae	<i>Bombyliidae sp. 4</i>	1,20
Diptera	Nemestrinidae	<i>Neorhynchocephalus sp.</i>	8,57
Diptera	Oestridae	Oestridae sp. 1	1,20
Diptera	Sarcophagidae	<i>Oxysarcodexia varia</i>	20,13
Diptera	Sarcophagidae	<i>Palpada sp.</i>	3,97
Diptera	Sarcophagidae	<i>Sarcophagidae sp. 1</i>	3,90
Diptera	Sarcophagidae	<i>Sarcophagidae sp. 2</i>	0,92
Diptera	Syrphidae	<i>Allograpta sp.</i>	76,97
Diptera	Syrphidae	<i>Toxomerus sp. 1</i>	7,96
Diptera	Syrphidae	<i>Syritta sp.</i>	4,46
Diptera	Syrphidae	<i>Eumerus strigatus</i> Fallén	1,20
Diptera	Syrphidae	<i>Copestylum sp.</i>	1,20
Diptera	Syrphidae	<i>Eristalis sp.</i>	0,92
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Rophitulus sp. 1</i>	2,40
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Acamptopoeum prinii</i> Holmberg	0,92
Hymenoptera	Apidae	<i>Apis mellifera</i>	1436,20
Hymenoptera	Apidae	<i>Melissodes rufithorax</i>	22,17

Hymenoptera	Apidae	<i>Diadasia sp.</i>	7,85
Hymenoptera	Apidae	<i>Xylocopa spp.</i>	4,52
Hymenoptera	Apidae	<i>Bombus paulensis</i>	1,20
Hymenoptera	Apidae	<i>Exomalopsis sp. 2</i>	1,20
Hymenoptera	Apidae	<i>Melissoptila sp. 2</i>	1,20
Hymenoptera	Colletidoae	<i>Colletes sp.1</i>	4,99
Hymenoptera	Crabronidae	<i>Rubrica sp.</i>	0,92
Hymenoptera	HalictidaeHalictidae	<i>Lasioglossum (Dialictus)sp.</i>	17,18
Hymenoptera	Halictidae	<i>Augochloropsis sp. 1</i>	2,77
Hymenoptera	Halictidae	<i>Pseudagapostemon sp.</i>	1,09
Hymenoptera	Megachilidae	<i>Megachile rotundata</i>	173,40
Hymenoptera	Pompilidos	<i>Pompilidae sp.1</i>	0,92
Hymenoptera	Vespidaes	<i>Avispa sp. 1</i>	4,80
Hymenoptera	Vespidaes	<i>Avispa sp. 6</i>	1,20
Hymenoptera	Vespidaes	<i>Avispa sp. 7</i>	0,92
Lepidoptera	Lycanidae	<i>Strymon eurytulus</i>	12,84
Lepidoptera	Pieridae	<i>Tatochila sp.</i>	5,89
Lepidoptera	Nymphaliidae	<i>Danaus sp.</i>	1,20
Lepidoptera	Hesperiidae	<i>Hylephila phyleus</i>	0,92
Lepidoptera	Nymphaliidae	<i>Agraulis vanilla L.</i>	0,86

Tabla A4.2. Abundancias de las especies de plantas.

Familia	Especie planta	Ciclo de vida	Porte	Origen	Abundancia acumulada (promedio ± E.E.)			Abundancia relativa (promedio ± E.E.)			N° de lotes presente
Aizoaceae	<i>Sesuvium portulacastrum</i> L.	Perenne	Hierba	Nativa	16,00	±	-	0,02	±	-	1
Apiaceae	<i>Visnaga daucooides</i> Gaertn.	Anual /Bianual	Hierba	Introducida	56,38	±	54,22	0,02	±	2,40E-02	4
Asteraceae	<i>Centaurea solstitialis</i> L.	Anual /Bianual	Hierba	Introducida	2090,33	±	842,99	0,27	±	8,70E-02	14
Asteraceae	<i>Tessaria absinthioides</i> (Hook. & Arn.) DC.	Perenne	Hierba	Nativa	1222,64	±	997,20	0,22	±	1,30E-01	6
Asteraceae	<i>Centaurea calcitrapa</i> L.	Anual /Bianual	Hierba	Introducida	537,88	±	260,05	0,08	±	4,10E-02	4
Asteraceae	<i>Baccharis ulicina</i> Hook. & Arn.	Perenne	Arbusto / Subarbusto	Nativa	487,00	±	157,00	0,08	±	1,80E-02	2
Asteraceae	<i>Baccharis salicifolia</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	Perenne	Arbusto / Subarbusto	Nativa	269,20	±	264,21	0,04	±	3,50E-02	5
Asteraceae	<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist	Anual /Bianual	Hierba	Nativa	251,14	±	207,95	0,02	±	1,20E-02	7
Asteraceae	<i>Matricaria chamomilla</i> L.	Anual /Bianual	Hierba	Introducida	242,25	±	99,25	0,06	±	2,80E-02	4
Asteraceae	<i>Cichorium intybus</i> L.	Anual /Bianual	Hierba	Introducida	235,50	±	95,50	0,08	±	2,00E-02	2
Asteraceae	<i>Carduus nutans</i> L.	Anual /Bianual	Hierba	Introducida	121,80	±	54,63	0,04	±	2,30E-02	15
Asteraceae	<i>Chuquiraga erinacea</i> D. Don	Perenne	Arbusto / Subarbusto	Nativa	35,00	±	-	0,01	±	-	1
Asteraceae	<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	Anual /Bianual	Hierba	Introducida	21,69	±	12,37	0,00	±	2,50E-03	8
Asteraceae	<i>Cynara cardunculus</i> L.	Perenne	Hierba	Introducida	7,50	±	5,35	0,00	±	1,60E-03	3

Asteraceae	<i>Grindelia</i> sp.	Perenne	Arbusto / Subarbusto	Nativa	7,00	±	-	0,00	±	-	1
Asteraceae	<i>Sonchus</i> sp.	Anual /Bianual	Hierba	Introducida	3,67	±	2,19	0,00	±	8,80E-04	3
Asteraceae	<i>Helianthus annuus</i> L.	Anual /Bianual	Hierba	Introducida	1,00	±	-	0,00	±	-	1
Boraginaceae	<i>Heliotropium curassavicum</i> L.	Perenne	Hierba	Nativa	432,25	±	287,54	0,17	±	1,10E-01	4
Brassicaceae	<i>Hirschfeldia incana</i> (L.) Lagr.- Foss.	Anual /Bianual	Hierba	Introducida	1849,17	±	941,86	0,22	±	6,80E-02	9
Brassicaceae	<i>Diplotaxis tenuifolia</i> (L.) DC.	Perenne	Hierba	Introducida	1050,05	±	482,23	0,20	±	6,20E-02	16
Brassicaceae	<i>Raphanus sativus</i> L.	Anual /Bianual	Hierba	Introducida	444,90	±	425,62	0,09	±	8,80E-02	5
Brassicaceae	<i>Rapistrum rugosum</i> (L.) All.	Anual /Bianual	Hierba	Introducida	18,00	±	-	0,00	±	-	1
Brassicaceae	<i>Capsella bursa-pastoris</i> Medik.	Anual /Bianual	Hierba	Introducida	0,50	±	-	0,00	±	-	1
Convolvulaceae	<i>Convolvulus arvensis</i> L.	Perenne	Enredadera	Introducida	89,70	±	46,22	0,02	±	1,20E-02	5
Fabaceae	<i>Medicago sativa</i> L.	Perenne	Hierba	Introducida	1092,18	±	448,02	0,13	±	3,60E-02	14
Fabaceae	<i>Trifolium pratense</i> L.	Perenne	Hierba	Introducida	197,50	±	124,50	0,04	±	1,30E-02	2
Fabaceae	<i>Lotus tenuis</i> Waldst. & Kit. ex Willd.	Perenne	Hierba	Introducida	158,00	±	-	0,05	±	-	1
Fabaceae	<i>Trifolium repens</i> L.	Perenne	Hierba	Introducida	158,00	±	-	0,02	±	-	1
Fabaceae	<i>Hoffmannseggia</i> sp.	Perenne	Hierba	Nativa	109,00	±	78,00	0,06	±	1,50E-02	2
Fabaceae	<i>Melilotus albus</i> Medik.	Anual /Bianual	Hierba	Introducida	68,62	±	34,02	0,01	±	3,10E-03	13
Fabaceae	<i>Medicago lupulina</i> L.	Anual /Bianual	Hierba	Introducida	30,00	±	-	0,01	±	-	1
Fabaceae	<i>Vicia villosa</i> Roth	Anual /Bianual	Hierba	Introducida	12,50	±	11,50	0,00	±	7,00E-04	2
Gencianaceae	<i>Centaurium pulchellum</i> (Sw.) Hayek ex Hand.-Mazz., Stadlm., Janch. & Faltis	Anual /Bianual	Hierba	Introducida	1,00	±	-	0,00	±	-	1

Malvaceae	<i>Malvella leprosa</i> (Ortega) Krapov.	Perenne	Hierba	Nativa	11,25	±	7,08	0,01	±	4,00E-03	4
Malvaceae	<i>Lecanophora</i> sp.	Perenne	Hierba	Nativa	5,50	±	4,50	0,00	±	1,60E-03	2
Malvaceae	<i>Sphaeralcea australis</i> Speg.	Perenne	Arbusto / Subarbusto	Nativa	3,17	±	1,36	0,00	±	5,50E-04	3
Scrophulariaceae	<i>Verbascum</i> sp.	Anual /Bianual	Hierba	Introducida	1,00	±	-	0,00	±	-	1
Solanaceae	<i>Lycium chilense</i> Bertero	Perenne	Arbusto / Subarbusto	Nativa	186,60	±	101,44	0,02	±	1,10E-02	5
Solanaceae	<i>Solanum eleagnifolium</i> Cav.	Perenne	Hierba	Nativa	39,86	±	25,62	0,01	±	9,00E-03	7
Tamaricaceae	<i>Tamarix gallica</i> L.	Perenne	Arbusto / Subarbusto	Introducida	9,25	±	8,75	0,01	±	1,20E-02	2
Verbenaceae	<i>Phyla nodiflora</i> (L.) Greene	Perenne	Hierba	Nativa	1,00	±	-	0,00	±	-	1

Tabla A4.3. Porcentaje de cobertura de la muestra por lote para la estimación de la riqueza de especies de plantas y de abejas en el borde de cultivo y en el cultivo.

Lote	% Cobertura		
	Riqueza de plantas	Riqueza de polinizadores	
Distancia	Borde	Borde	Cultivo
S1_1	99,96%	88%	88%
S1_2	100,00%	67%	96%
S2_1	99,74%	67%	89%
S2_2	99,91%	81%	100%
S3_1	100,00%	89%	98%
S3_2	100,00%	89%	100%
S4_1	99,99%	99%	95%
S4_2	99,96%	71%	76%
S5_1	99,98%	98%	92%
S5_2	100,00%	95%	100%
S6_1	100,00%	94%	95%
S6_2	99,73%	97%	100%
S7_1	99,84%	98%	70%
S7_2	99,96%	98%	93%
S8_1	99,91%	88%	88%
S8_2	99,92%	91%	75%

Tabla A4.4. Índices de complejidad de las redes. Valores observados de los diferentes índices (modularidad, anidamiento y complementariedad funcional) junto con los valores medios \pm el desvío estándar para 1000 modelos nulos y los z scores correspondientes.

Modularidad				
Lote	Observado	Modelos nulos		z scores
		Media	Desvío estándar	
L1	0,13	0,08	0,01	3,42
L2	0,29	0,20	0,07	1,35
L3	0,30	0,11	0,02	8,41
L4	0,39	0,21	0,02	7,42
L5	0,08	0,05	0,01	3,93
L6	0,21	0,10	0,02	7,05
L7	0,18	0,10	0,01	5,52
L8	0,36	0,26	0,06	1,89
L9	0,38	0,12	0,01	17,78
L10	0,36	0,11	0,01	18,64
L11	0,50	0,31	0,03	5,53
L12	0,50	0,21	0,02	12,84
L13	0,26	0,09	0,01	13,70
L14	0,31	0,27	0,04	1,01
L15	0,12	0,07	0,02	2,51
L16	0,16	0,09	0,01	5,99

Complementariedad funcional				
Lote	Observado	Modelos nulos		z scores
		Media	Desvío estándar	
L1	322,12	291,05	12,73	2,44
L2	129,07	127,08	17,01	0,12
L3	294,51	207,31	12,23	7,13
L4	130,57	100,02	10,45	2,92
L5	560,92	514,65	12,75	3,63
L6	251,79	214,00	14,75	2,56
L7	308,67	269,88	10,37	3,74
L8	93,25	69,00	8,59	2,82
L9	330,64	237,64	11,19	8,31
L10	302,13	219,87	20,71	3,97
L11	124,47	100,70	5,86	4,06
L12	158,62	106,76	6,76	7,67
L13	392,50	315,57	14,53	5,29
L14	101,51	112,24	12,39	-0,87
L15	494,74	460,40	13,98	2,46
L16	369,26	330,61	9,61	4,02

Anidamiento				
Lote	Observado	Modelos nulos		z scores
		Media	Desvío estándar	
L1	33,25	36,92	5,17	-0,71
L2	25,87	19,91	2,88	2,07
L3	19,23	26,52	4,42	-1,65
L4	25,23	31,56	4,31	-1,47
L5	50,41	48,39	5,61	0,36
L6	41,59	44,77	5,20	-0,61
L7	49,04	43,02	5,50	1,10
L8	26,98	18,12	3,95	2,24
L9	37,04	40,44	4,17	-0,82
L10	48,86	49,50	4,89	-0,13
L11	18,71	14,93	2,55	1,49
L12	37,72	35,65	4,69	0,44
L13	32,90	36,54	4,74	-0,77
L14	27,46	26,82	3,80	0,17
L15	24,10	31,34	4,16	-1,74
L16	31,48	27,73	3,27	1,15

Tabla A4.5. Proporción de interacciones seleccionadas activamente (P). Se muestra el promedio por grupo de polinizador. La proporción de interacciones seleccionadas activamente se calculó a partir de los resultados del test de interacciones (ver sección 4.3.5).

Grupo polinizador	P (promedio)	Error estandar
Abejas manejadas	0,604	0,033
Abejas silvestres	0,771	0,039
Coleopteros	0,743	0,065
Dipteros	0,587	0,046
Lepidopteros	0,441	0,068
Otros himenopteros	0,870	0,046

Modelos lineales

GLMM_{4.1}: Tasa de visitas de abejas y distancia

visitas ~ grupo * distancia + (1 | lote)

Random effects:

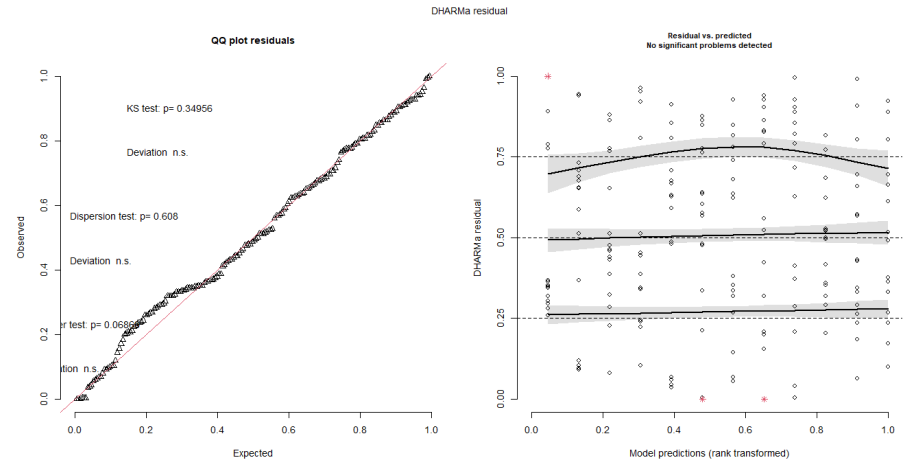
Groups	Name	Variance	Std.Dev.
lote	(Intercept)	0.03449	0.1857
	Residual	0.32189	0.5673

Number of obs: 192, groups: sitio, 16

(Intercept)	1.3564	0.1492	163.1842	9.089	3.26e-16	***	
gran_grupoAbejas silvestres	-1.0491	0.2006	165.0000	-5.230	5.08e-07	***	
gran_grupoColeopteros	-1.1197	0.2006	165.0000	-5.582	9.59e-08	***	
gran_grupoDípteros	-1.3062	0.2006	165.0000	-6.512	8.57e-10	***	
gran_grupoLepidópteros	-2.0344	0.2006	165.0000	-10.142	< 2e-16	***	
gran_grupoOtros himenópteros	-1.7816	0.2006	165.0000	-8.882	1.08e-15	***	
distanciacultivo	0.1706	0.2006	165.0000	0.851	0.39618		
gran_grupoAbejas silvestres:distanciacultivo	-0.8949	0.2837	165.0000	-3.155	0.00191	**	
gran_grupoColeopteros:distanciacultivo	-0.2912	0.2837	165.0000	-1.027	0.30612		
gran_grupoDípteros:distanciacultivo	-0.2323	0.2837	165.0000	-0.819	0.41407		
gran_grupoLepidópteros:distanciacultivo	-0.1966	0.2837	165.0000	-0.693	0.48915		
gran_grupoOtros himenópteros:distanciacultivo	-0.9081	0.2837	165.0000	-3.201	0.00164	**	

Analysis of Deviance Table (Type III wald chisquare tests)

	Chisq	Df	Pr(>Chisq)	
(Intercept)	88.1099	1	< 2.2e-16	***
gran_grupo	133.2740	5	< 2.2e-16	***
distancia	0.7719	1	0.379625	
gran_grupo:distancia	19.6695	5	0.001441	**



GLMM_{4.2}: Riqueza de polinizadores silvestres y distancia

riqueza_polinizadores ~ distancia + (1|lote)

AIC	BIC	logLik	deviance	df.resid
219.2	225.1	-105.6	211.2	28

Random effects:

Conditional model:

Groups	Name	Variance	Std.Dev.
lote	(Intercept)	0.658	0.8112
Residual		42.387	6.5105

Number of obs: 32, groups: lote, 16

Dispersion estimate for gaussian family (sigma²): 42.4

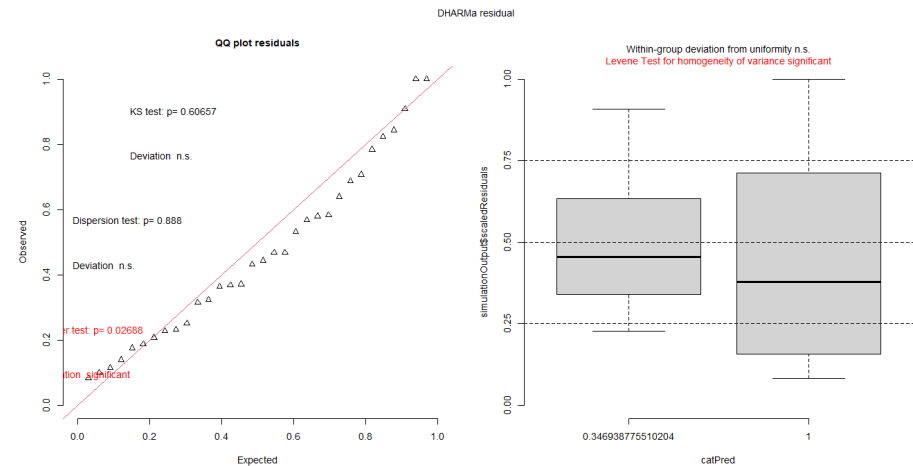
Conditional model:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	11.221	1.640	6.841	7.87e-12 ***
distanciacultivo	-5.776	2.302	-2.510	0.0121 *

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Analysis of Deviance Table (Type II wald chisquare tests)

Response:	riqueza_polinizadores		
Chisq	Df	Pr(>Chisq)	
distancia	6.2976	1	0.01209 *



GLMM_{4.3}: Visitas de polinizadores silvestres y riqueza de plantas del borde

M1= frec~(1|sitio) + riqueza_plantas + gran_grupo AIC= 396,9148

M2= frec~(1|sitio) + riqueza_plantas * gran_grupo AIC= 403,07 **Se seleccionó el modelo 1, sin interacción entre las variables.**

Data: data

AIC	BIC	logLik	deviance	df.resid
372.7	402.0	-177.3	354.7	183

Random effects:

Conditional model:

Groups	Name	Variance	Std.Dev.
sitio	(Intercept)	0.02545	0.1595
Residual		0.35252	0.5937

Number of obs: 192, groups: sitio, 16

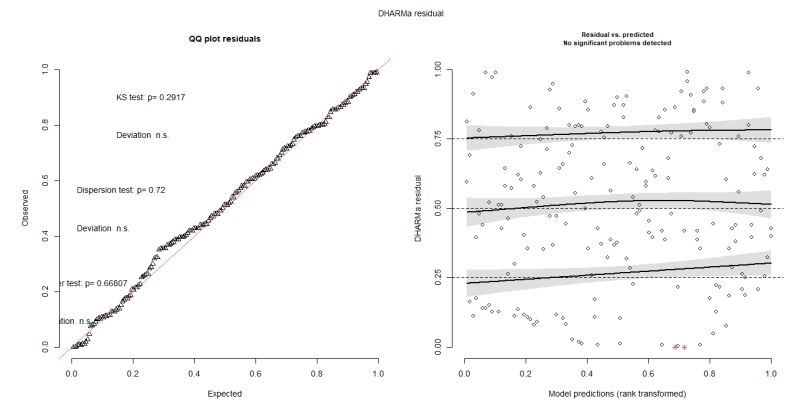
Dispersion estimate for gaussian family (sigma²): 0.353

Conditional model:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)	
(Intercept)	1.66346	0.27547	6.039	1.55e-09	***
riqueza_plantas	-0.03007	0.03412	-0.881	0.378	
gran_grupoAbejas silvestres	-1.49654	0.14843	-10.082	< 2e-16	***
gran_grupoColeopteros	-1.26528	0.14843	-8.524	< 2e-16	***
gran_grupoDípteros	-1.42229	0.14843	-9.582	< 2e-16	***
gran_grupoLepidópteros	-2.13272	0.14843	-14.368	< 2e-16	***
gran_grupoOtros himenópteros	-2.23567	0.14843	-15.062	< 2e-16	***

Analysis of Deviance Table (Type II Wald chisquare tests)

	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
riqueza_plantas	0.7769	1	0.3781
gran_grupo	292.2297	5	<2e-16 ***



LM4.4: Riqueza de polinizadores silvestres y riqueza de plantas del borde

riqueza_polinizadores_borde ~ riqueza_plantas

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-11.811	-6.096	-0.565	3.727	17.020

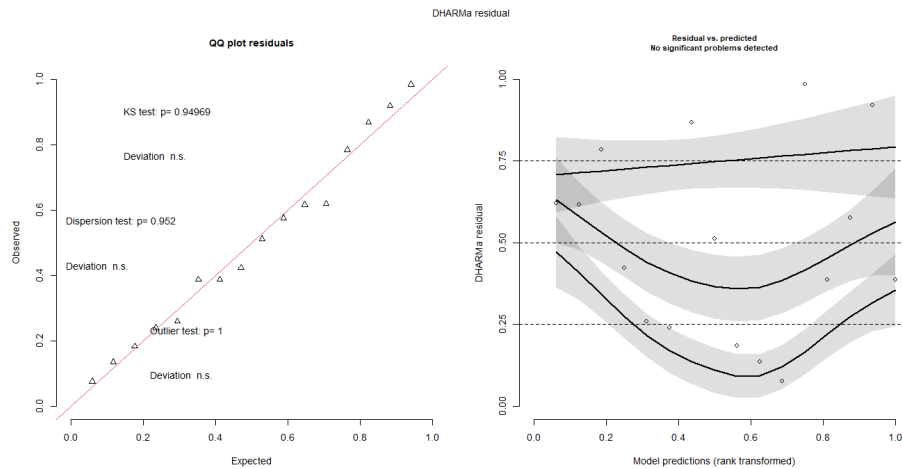
Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	-6.205	8.845	-0.701	0.4945
riqueza_plantas	2.363	1.168	2.023	0.0626 .

Anova Table (Type II tests)

Response: riqueza_pol_borde

	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)
riqueza_plantas	263.08	1	4.0912	0.06264 .
Residuals	900.26	14		



LM4.5: Modularidad y riqueza de plantas del borde

z_score_MOD ~ riqueza_plantas

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-6.331	-4.271	-1.459	2.397	11.440

Coefficients:

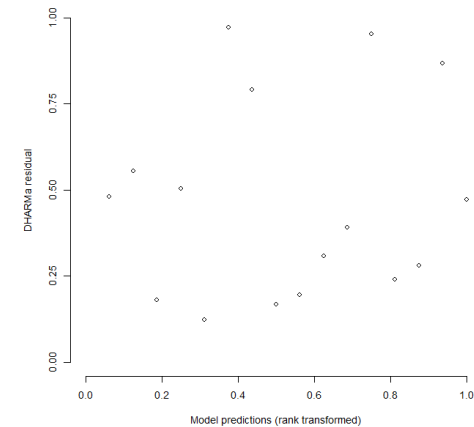
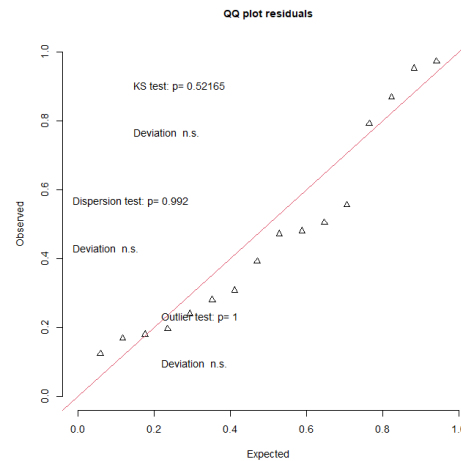
	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	7.97174	6.40834	1.244	0.234
riqueza_plantas	-0.08953	0.84657	-0.106	0.917

Residual standard error: 5.81 on 14 degrees of freedom
Multiple R-squared: 0.0007983, Adjusted R-squared: -0.07057
F-statistic: 0.01118 on 1 and 14 DF, p-value: 0.9173

Anova Table (Type II tests)

Response: z_scores

	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)
riqueza_plantas	0.38	1	0.0112	0.9173
Residuals	472.55	14		



LM4.6: Complementariedad funcional y riqueza de plantas del borde

Z_score_CF ~ riqueza_plantas

Residuals:

	Min	1Q	Median	3Q	Max
Residuals	-4.0494	-1.3528	-0.2769	0.7078	4.3000

Coefficients:

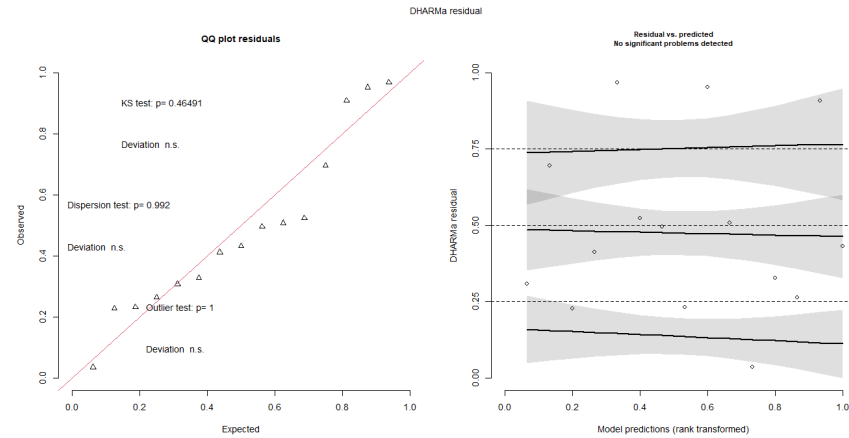
	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	3.56484	2.53376	1.407	0.183
riqueza_plantas	0.06917	0.33329	0.208	0.839

Residual standard error: 2.285 on 13 degrees of freedom
 Multiple R-squared: 0.003302, Adjusted R-squared: -0.07337
 F-statistic: 0.04307 on 1 and 13 DF, p-value: 0.8388

Anova Table (Type II tests)

Response: z_score

	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)
riqueza_plantas	0.225	1	0.0431	0.8388
Residuals	67.866	13		



LM4.7: Anidamiento y riqueza de plantas del borde

Residuals:

	Min	1Q	Median	3Q	Max
	-0.83531	-0.61463	0.07465	0.62385	0.72424

Coefficients:

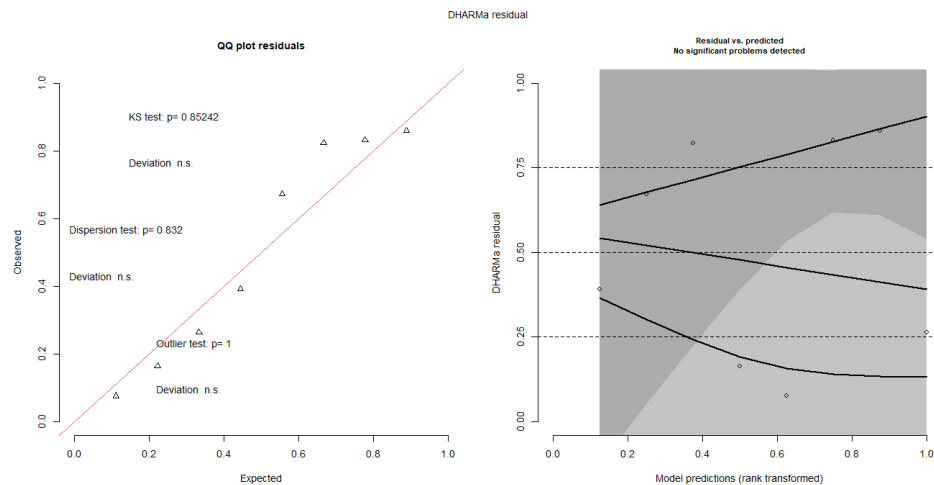
	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	-1.0366	1.4553	-0.712	0.503
riqueza_plantas	0.2780	0.1842	1.509	0.182

Residual standard error: 0.716 on 6 degrees of freedom
 Multiple R-squared: 0.2751, Adjusted R-squared: 0.1543
 F-statistic: 2.277 on 1 and 6 DF, p-value: 0.182

Anova Table (Type II tests)

Response: z_scores

	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)
riqueza_plantas	1.1677	1	2.2774	0.182
Residuals	3.0764	6		



LM4.8: Interacciones seleccionadas activamente y riqueza de plantas del borde

AIC BIC logLik deviance df.resid
 498.0 528.3 -241.0 482.0 318

Random effects:

Conditional model:

Groups Name Variance Std.Dev.
 sitio (Intercept) 0.0965 0.3106
 Number of obs: 326, groups: sitio, 16

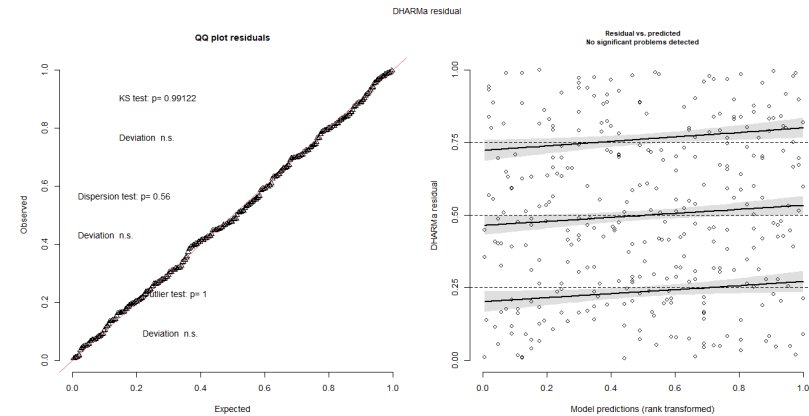
Conditional model:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)	
(Intercept)	0.057835	0.542572	0.107	0.91511	
gran_grupoAbejas silvestres	0.860708	0.273579	3.146	0.00165	**
gran_grupoColeopteros	0.570985	0.332903	1.715	0.08631	.
gran_grupoDipteros	-0.007138	0.254533	-0.028	0.97763	
gran_grupoLepidopteros	-0.623274	0.327381	-1.904	0.05693	.
gran_grupoOtros himenopteros	1.377057	0.429487	3.206	0.00134	**
riqueza_plantas	0.047250	0.069570	0.679	0.49703	

Analysis of Deviance Table (Type II Wald chisquare tests)

Response: int

	Chisq	Df	Pr(>Chisq)	
gran_grupo	34.8642	5	1.602e-06	***
riqueza_plantas	0.4613	1	0.497	



GLMM4.9: Frecuencia del borde y frecuencia del cultivo

```
m<- frec_cultivo~ frec_ + grupo_polinizador, family = tweedie(link = "log") AIC= -241.8507 modelo seleccionado
m1<- frec_cultivo~ frec_ * grupo_polinizador, family = tweedie(link = "log") AIC= -241.9799
```

	AIC	BIC	logLik	deviance	df.resid
	-241.9	-218.8	129.9	-259.9	87

Dispersion parameter for tweedie family (): 0.127

Conditional model:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)	
(Intercept)	-1.3286	0.1704	-7.798	6.31e-15	***
borde_rescale	1.3105	0.3519	3.724	0.000196	***
gran_grupoAbejas silvestres	-3.5368	0.3802	-9.302	< 2e-16	***
gran_grupoColeopteros	-2.0833	0.2703	-7.707	1.29e-14	***
gran_grupoDipteros	-2.8666	0.3293	-8.706	< 2e-16	***
gran_grupoLepidópteros	-3.8760	0.4141	-9.360	< 2e-16	***
gran_grupoOtros himenópteros	-4.5856	0.4897	-9.365	< 2e-16	***

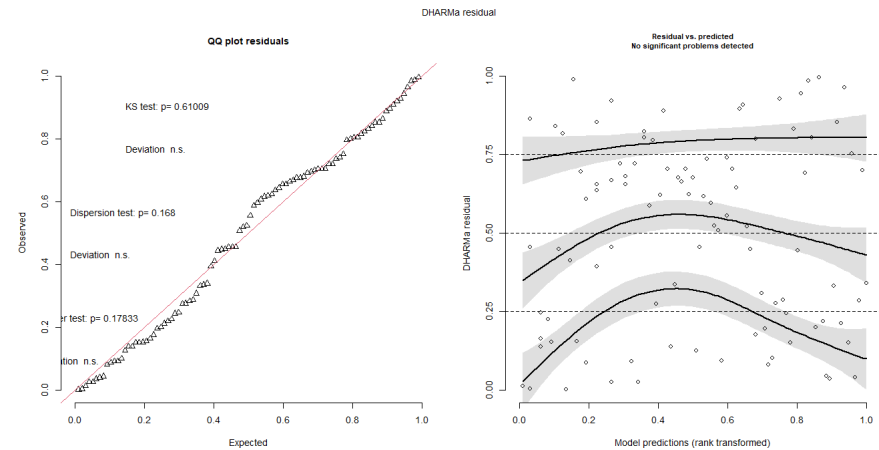
Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Analysis of Deviance Table (Type II wald chisquare tests)

Response: cultivo_rescale

	Chisq	Df	Pr(>Chisq)	
borde_rescale	13.868	1	0.0001961	***
gran_grupo	227.310	5	< 2.2e-16	***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1



GLMM_{4.10}: Riqueza del borde y riqueza del cultivo

riqueza_cultivo ~ riqueza_borde, family = Gamma(link = "log")

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	1.667768	0.296856	5.618	6.34e-05 ***
riqueza_borde	0.002375	0.021064	0.113	0.912

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for Gamma family taken to be 0.5161717)

Null deviance: 8.0803 on 15 degrees of freedom
Residual deviance: 8.0757 on 14 degrees of freedom
AIC: 87.947

Number of Fisher Scoring iterations: 7

Analysis of Deviance Table (Type II tests)

Response: riqueza_cultivo	LR	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
riqueza_borde	0.0088796	1	1	0.9249

