

Tesis Doctoral

Interacciones planta-polinizador desde la perspectiva de los polinizadores: diversidad floral, reproducción de abejas solitarias y su especialización

Dorado, Jimena

2011

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Dorado, Jimena. (2011). Interacciones planta-polinizador desde la perspectiva de los polinizadores: diversidad floral, reproducción de abejas solitarias y su especialización. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Dorado, Jimena. "Interacciones planta-polinizador desde la perspectiva de los polinizadores: diversidad floral, reproducción de abejas solitarias y su especialización". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2011.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



Universidad de Buenos Aires

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

**Interacciones planta-polinizador desde la perspectiva de los
polinizadores: diversidad floral, reproducción de abejas
solitarias y su especialización**

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en
el área: CIENCIAS BIOLÓGICAS

Jimena Dorado

Director de tesis: Diego P. Vázquez

Consejero de estudios: Ricardo Gurtler

Lugar de trabajo: Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas

Mendoza, 14 de septiembre de 2011

Interacciones planta-polinizador desde la perspectiva de los polinizadores:

Diversidad floral, reproducción de abejas solitarias y su especialización

Resumen

La mayoría de los estudios planta-polinizador se centran en las plantas; en esta tesis fueron estudiadas desde la perspectiva de los polinizadores. Primero se evaluó la relación diversidad-estabilidad para la producción floral como recurso para los polinizadores a lo largo de una temporada de floración. Los resultados mostraron una relación positiva que permite evaluar la generalidad de esta relación. Además, se evaluó el efecto de medidas ecológicas simples y comúnmente utilizadas, como la diversidad y abundancia floral, sobre el éxito reproductivo de los polinizadores, obteniéndose una respuesta especie específica. Existen dos mecanismos que explican la ampliación del nicho poblacional, pero solo uno de ellos ha sido evaluado proponiéndose como el mecanismo general. Aquí, se evaluaron ambos mecanismos sobre varias especies de abeja con resultados diferentes a los reportados previamente, ya que ambos mecanismos operan. Por último, se evaluó cuán confiables son las inferencias sobre las especies raras en las redes planta-polinizador ya que podrían estar sesgadas por el tipo de muestreo utilizado para construirlas. Este estudio demostró que el sesgo existe y que aumenta con la rareza de las especies. Esta tesis permitió avanzar en el conocimiento de las interacciones planta-polinizador, haciendo desarrollos conceptuales en diferentes áreas de la ecología general.

Palabras Clave: Interacciones planta-polinizador, abejas solitarias, diversidad, éxito reproductivo, especialización, nicho individual, redes de interacción

Plant-pollinator interactions from the pollinator's perspective: Floral diversity, solitary bee reproduction and its specialization

Most of plant-pollinator interaction studies are centered in plants; in this thesis they were studied from the pollinator's perspective. First, the diversity-stability relationship is evaluated for floral resources throughout a floral season. The results showed a positive relationship that allows to evaluate the generality of this relationship. Also, the effect of some simple and commonly used ecological parameters, like floral diversity and abundance, were evaluated over the pollinator's fitness with species specific results. There are two mechanisms that explain the population niche width, but only one of them had been evaluated before and proposed as the general one between different taxa. Here both mechanisms were tested in multiple bee species with results that differ from previous studies, because both mechanisms operate. Finally, the specialization estimates of rare species were evaluated for plant-pollinator visitation networks, because they could be influenced by a sampling bias. The study showed that the bias exists and that its importance increases with the rarity of the species. The present thesis generated new knowledge about plant-pollinator interactions, and it also made conceptual developments in different areas of general ecology.

Key words: plant-pollinator interactions, solitary bees, diversity, fitness, specialization, individual niche, interaction networks

Agradecimientos

A Dios, por estar en todos y en todo. A mi misma por haberme animado a recorrer este camino, habiendo aprendido a disfrutarlo y amarlo. A Dami, mi compañero de vida, del alma, por compartir este camino, la incondicionalidad de tu presencia, por el amor que me das. A Juana y Violeta, por pintar mi vida de colores, por obligarme a crecer con ustedes, por venir el momento just, por llenar mi vida de alegría y amor. A mis padres y a Marta por el apoyo incondicional y los pequeños y grandes subsidios. A Chipi y a Yesi por ayudarme tanto con los cuidados de Juana y Viole. A mis hermanos por el amor que compartimos. A la biodanza a Delma y a mi grupo, por ayudarme a mejorar mi forma de vivir. A Adriana por la gran ayuda que nos dás. Al grupo ENS también por el apoyo y contención. A mis compañeras de ofi, Erica y Vale, por tantos momentos compartidos, por los llantos y las risas, por estar siempre. A grupo interactio y amigas del CCT, por toda la ayuda que recibí para poder hacer esta tesis, también por los momentos compartidos. A Nydia, por tu trabajo en el laboratorio y en el campo, tan bueno y comprometido. A Anahí, Agustína, Sebastián y Leonardo, por la ayuda en el campo. A la administración de la Reserva Natural Villavicencio, por el permiso para realizar este estudio allí. A los guardaparques por la asistencia en el campo. A Arturo Roig por ayudarme con la identificación de las abejas. A Silvia, Erica y Vale por sus comentarios en los capítulos de esta tesis. A Diego, por ser un gran maestro, por la paciencia y generosidad con la que me permitió transitar este camino, porque aprendí y aprendo mucho de vos. A los jurados por ayudarme a mejorar esta tesis. A los amigos, y la gente que se me cruzó en el camino, por que me han dado mucho, y algo les dí también. A la fundación BBVA y La Agencia por los subsidios. Al CONICET por la beca. A las abejas, por hacer nidos tan lindos. Al calor del Monte y las flores. Al que lea esta tesis, gracias. A la vida, por ser linda para vivirla. A Dios, porque siempre se vuelve a Él.

Índice

1. Introducción.....	1
2. Relación diversidad-estabilidad en los recursos florales.....	4
3. Diversidad floral: ¿Influye sobre la reproducción de los polinizadores?.....	18
4. Nicho individual y especialización en abejas solitarias.....	33
5. Rareza y especialización en redes planta-polinizador.....	46
6. Síntesis.....	62
7. Bibliografía.....	65

1 **Capítulo 1: Introducción**

2 Las interacciones planta-polinizador son recíprocas, es decir que hay un efecto del polinizador sobre
3 la planta y un efecto de la planta sobre el polinizador. A pesar de que esta interacción es
4 bidireccional, la mayoría de los estudios se centran en una sola dirección, el efecto del polinizador
5 sobre las plantas (Ebeling et al. 2008). Este sesgo se debe probablemente a que es más sencillo
6 estudiar la reproducción en las plantas, dado que no tienen movilidad propia y es relativamente fácil
7 evaluar su éxito reproductivo como producción de frutos y semillas. También influye que el
8 beneficio obtenido por las sociedades humanas es principalmente en la producción de las plantas.
9 Por lo tanto, se suele ver a los polinizadores como agentes que brindan un servicio a las plantas,
10 pero no es tan común que se vea a las plantas como agentes que brinden un servicio a los
11 polinizadores.

12

13 La polinización es un servicio ecosistémico de gran importancia ya que, por un lado, contribuye a
14 generar y mantener la biodiversidad en los ecosistemas por ser vital en la reproducción sexual de la
15 mayoría de las plantas y, por otro, es necesaria para la fructificación de muchos cultivos (Kelin et al.
16 2007, Garibaldi et al. 2011). En los últimos años ha surgido una gran preocupación frente al registro
17 de que muchas poblaciones de polinizadores están decreciendo (Buchmann y Nabhan 1996, Kearns
18 et al. 1998, NRC 2007). Por otro lado este declinamiento en las poblaciones de polinizadores ha
19 sido cuestionado (Aizen y Harder 2009). Hasta el momento se sabe que la disminución en la
20 abundancia en las poblaciones de polinizadores está mayormente atribuida a la pérdida de hábitat y
21 la fragmentación (Kearns et al. 1998, Aizen y Feinsinger 2003, Goulson et al. 2008, Winfree et al.
22 2009). Sin embargo, la comprensión que poseemos de su potencial declinamiento es limitada
23 debido a la falta de datos sobre tendencias poblacionales de largo plazo, dinámica poblacional y
24 mecanismos por los cuales ésta ocurre (Williams et al. 2001, Ghazoul 2005, Biesmeijer et al. 2006).

25

26 Junto con la pérdida de hábitat y el uso humano de los recursos naturales, se está generando una

27 gran pérdida de biodiversidad (Fahrig 2003, Chapin et al. 2000). Aunque algunos estudios
28 evaluaron cómo la diversidad floral de una comunidad de plantas estructura a la comunidad de
29 polinizadores (Steffan-Dewenter et al. 2002, Potts et al. 2003, Ricketts 2004, Hegland y Boeke
30 2006, Ricketts et al. 2008, Lázaro y Totland 2010), esto solo se realizó a nivel de la la comunidad,
31 pero no se sabe cual es el efecto de la diversidad floral sobre las poblaciones. En el capítulo 2
32 evaluó un posible mecanismo por el cual la diversidad floral de una comunidad podría estabilizar la
33 dinamica poblacional de los polinizadores. Luego, en el capítulo 3 evaluó cómo algunos atributos
34 muy comunmente estudiados de las comunidades, como ser la diversidad y la abundancia floral,
35 influyen sobre la reproducción de los polinizadores.

36

37 Muchos estudios sobre dinámica poblacional suponen que todos los individuos son equivalentes en
38 términos ecológicos (Kingsland 1985, McIntosh 1991). En muchos tipos de organismos, incluyendo
39 a las abejas, se sabe que los individuos de una población se comportan en sus hábitos alimentarios
40 en forma mucho más especializada que la población (Waser 1986, Bolnik et al. 2003). Sin embargo,
41 se desconoce la magnitud de esta variación interna de la población y si ésta tiene influencias sobre
42 la dinámica ecológica. En el capítulo 4 evaluó cómo operan los mecanismos por los cuales ocurre la
43 ampliación del nicho trófico en distintas especies de abejas, dónde está involucrada la variación
44 entre individuos y cuál su relación con la especialización a nivel de especie. Esta información y la
45 de los capítulos será muy útil a la hora de tomar medidas de conservación.

46

47 Por otro lado, hay un interés creciente en estudiar las interacciones planta-polinizador en su
48 contexto comunitario mediante el análisis de redes de interacción. Estos estudios sugieren que la
49 estructura de la red es robusta por poseer un patrón asimétrico en la distribución de las
50 interacciones. Es decir que hay unas pocas especies abundantes consideradas generalistas, que
51 tienen numerosas interacciones, mientras que las raras son consideradas especialistas extremas, ya

52 que interactúan con pocas especies que en general son las que mayor número de interacciones
53 poseen (Bascompte et al. 2003, Jordano et al. 2003, Vázquez y Aizen 2003, 2004). Sin embargo
54 estas inferencias sobre la especialización de las especies raras de las redes podría estar sesgada por
55 el tipo de muestreo que se utiliza en las redes (Vázquez et al. 2009a). Esto es lo que puse a prueba
56 en el capítulo 5.

57

58 Para responder las preguntas mencionadas más arriba utilicé como sistema de estudio un grupo de
59 abejas solitarias que nidifican en madera en el desierto del Monte Central. Este grupo de abejas,
60 debido a sus hábitos de nidificación, permitió obtener mucha información sobre su éxito
61 reproductivo y hábitos de alimentación.

Capítulo 2: Relación diversidad-estabilidad en los recursos florales

Resumen

La hipótesis sobre diversidad-estabilidad predice que las comunidades con mayor riqueza de especies mostrarán mayor estabilidad temporal que comunidades pobres en especies. Sin embargo, para las plantas no se conoce si la relación diversidad-estabilidad se cumple para la productividad floral. Una comunidad floral diversa podría estabilizar la producción floral como recurso para los polinizadores a lo largo de una temporada de floración. En éste estudio, las comunidades floralmente más diversas resultaron más estables en la producción floral a lo largo de la temporada de floración. Además, se vio que la abundancia floral tiene un efecto contrario al de la diversidad floral. Por otro lado, la altitud influyó de forma indirecta sobre la estabilidad. Esto muestra la importancia de tener presentes otros factores ambientales inherentes a los sitios de estudio en futuros análisis de esta relación en gradientes naturales.

Introducción

La estabilidad temporal es una propiedad fundamental de los ecosistemas. La hipótesis sobre diversidad-estabilidad predice que las comunidades con mayor riqueza de especies mostrarán mayor estabilidad temporal que comunidades pobres en especies (MacArthur 1955, Elton 1958). Aunque han habido resultados contrastantes, existe un consenso generalizado de que la diversidad promueve la productividad y la estabilidad comunitarias (McCann 2000), donde la estabilidad temporal de la comunidad aumenta con la diversidad a pesar de que decrece a nivel de especies individuales (Tilman et al. 2006). Esta relación ha sido principalmente estudiada en microcosmos (e.g., Steiner et al. 2005, Zhang y Zhang 2006, Petchey et al. 2002, Gonzales y Descamps-Julien 2004) y en pastizales (Caldeira et al. 2005, Tilman et al. 2006) utilizando la variación temporal en la productividad de biomasa como medida de la estabilidad temporal de una comunidad (Griffin et al. 2010). Sin embargo, para las plantas no se conoce si la relación diversidad-estabilidad se cumple para la productividad floral. Considerar la estabilidad temporal de los recursos florales es importante, ya que podría promover la estabilidad y la persistencia de las poblaciones de los polinizadores, lo que a su vez favorecería el servicio de polinización que prestan a las plantas.

Los ensambles florales diversos pueden estabilizar la dinámica poblacional de los polinizadores al proveer recursos florales más consistentes en el tiempo que los ensambles menos diversos (Moeller 2004, Ghazoul 2006). Por ejemplo, en comunidades con múltiples especies de plantas del género *Clarkia*, las comunidades más diversas proveen mayor cantidad de recursos a lo largo de la temporada de floración, lo que podría sostener un mayor número de polinizadores por planta (Moeller 2004). Por otro lado, existen evidencias de que la abundancia floral por sí sola no es suficiente para generar un aumento en el éxito reproductivo de los polinizadores si no hay estabilidad temporal del recurso floral (Westphal et al. 2009). Por lo tanto, si las comunidades diversas ofrecen una mayor cobertura del espacio fenológico (es decir, mayor disponibilidad de

flores a lo largo de la temporada de floración), los polinizadores que forrajeen en estos sitios podrían alcanzar un mayor éxito reproductivo que las que lo hagan en sitios menos diversos.

Una comunidad floral diversa podría estabilizar la oferta de recursos florales para los polinizadores de la misma manera en que ocurre con la biomasa vegetal. Una comunidad floral poco diversa, como por ejemplo un monocultivo, puede tener una gran abundancia de recurso floral en un período corto de tiempo (Westphal et al. 2003, 2009), o bien presentar períodos intercalados de abundancia y escasez de recursos. De esta manera, una comunidad diversa podría ofrecer una mayor cobertura del espacio fenológico, proveyendo a los polinizadores una cantidad más constante de recursos florales a lo largo de la temporada de floración.

La relación diversidad-estabilidad parece ser contexto dependiente, tanto en gradientes naturales como en experimentos de microcosmos (Griffin et al. 2010), por lo que la identificación de los factores que la afectan es relevante para comprender esta relación. Uno de estos factores podría ser la abundancia, ya que ésta podría afectar la estimación de la estabilidad temporal de un recurso. Los aumentos en la magnitud de una variable cualquiera producen aumentos en la desviación estándar de su media. El índice más utilizado para estimar la estabilidad temporal (S) es la inversa del coeficiente de variación, i.e., $1/CV$. S mide el grado de constancia en una variable relativa a su media y se define como μ/σ , donde μ es el valor medio en un período de tiempo y σ es el desvío temporal de ese intervalo (Lehman y Tilman 2000, Tilman 1999, Griffin et al. 2010). Si los aumentos en la abundancia de la variable estudiada provocan aumentos en el desvío estándar de su media, también producirán una disminución en S . Por ejemplo, en un estudio con microcosmos se encontró un efecto estabilizante de la diversidad a nivel comunitario en condiciones de bajos niveles de nutrientes pero no en condiciones de altos niveles (Zhang y Zhang 2006), lo que podría explicarse por un aumento de la abundancia total de individuos en condiciones con altos niveles de

nutrientes que podría enmascarar la relación diversidad-estabilidad. Por lo tanto la abundancia es una variable importante a controlar en los experimentos y a incorporar dentro del análisis en gradientes naturales.

En el presente capítulo propongo evaluar un mecanismo que explicaría una posible relación positiva entre la diversidad floral y la reproducción de los polinizadores: que una comunidad floral diversa estabiliza la producción floral como recurso para los polinizadores a lo largo de una temporada de floración. Si esto es cierto, espero encontrar una relación positiva entre la riqueza floral (como medida de la diversidad) y la estabilidad en la producción de flores a lo largo de la temporada de floración. Como esta relación será estudiada en un gradiente natural de diversidad, se tendrá en cuenta la abundancia floral de cada sitio y otras variables propias de los sitios, las cuales podrían hacer que esta relación sea espuria. Los sitios de estudio sufrieron fuego y se encuentran en diferentes períodos sucesionales posfuego, además de tener pequeñas variaciones en la altitud, que podrían influir directa o indirectamente sobre la relación diversidad-estabilidad. Por otro lado, dado que aumentos de la abundancia floral podrían resultar en aumentos en el desvío estándar, producirían una disminución en S . Por lo tanto espero encontrar una relación positiva entre abundancia y desvío estándar, y un efecto negativo de la abundancia floral sobre la estabilidad temporal en la producción floral.

Métodos

Sitio de estudio y muestreo

Este estudio se llevó a cabo en el desierto del Monte en la Reserva Natural Villavicencio ubicada 60 km al norte de Mendoza, Argentina. Se seleccionaron 14 sitios con diversidad floral contrastante ubicados entre los 1100 y 1500 m de altura sobre el nivel del mar. Esta zona del piedemonte está mayoritariamente dominada por *Larrea divaricata*, *Zuccagnia punctata*, *Prosopis flexuosa*,

Condalia microphylla, *Acantholippia seriphoides* y *Opuntia sulphurea* (Roig 1972), aunque presenta gran variabilidad en la abundancia y composición floral entre sitios probablemente debido a que todos han sufrido disturbios. Los disturbios más comunes en esta zona son el fuego y el ganado. Cada sitio consiste en un rectángulo de 100 m × 200 m con seis puntos con trampas nido ubicados cada 100 m sobre el perímetro del rectángulo. Para estudiar la estructura de la vegetación, se ubicaron cuatro parcelas de 8 m × 20 m en los cuatro vértices del rectángulo y dos transectas de 2 × 50 m en la zona central del sitio. La disposición de las trampas y las parcelas de vegetación se muestran en la Fig. 2.1.

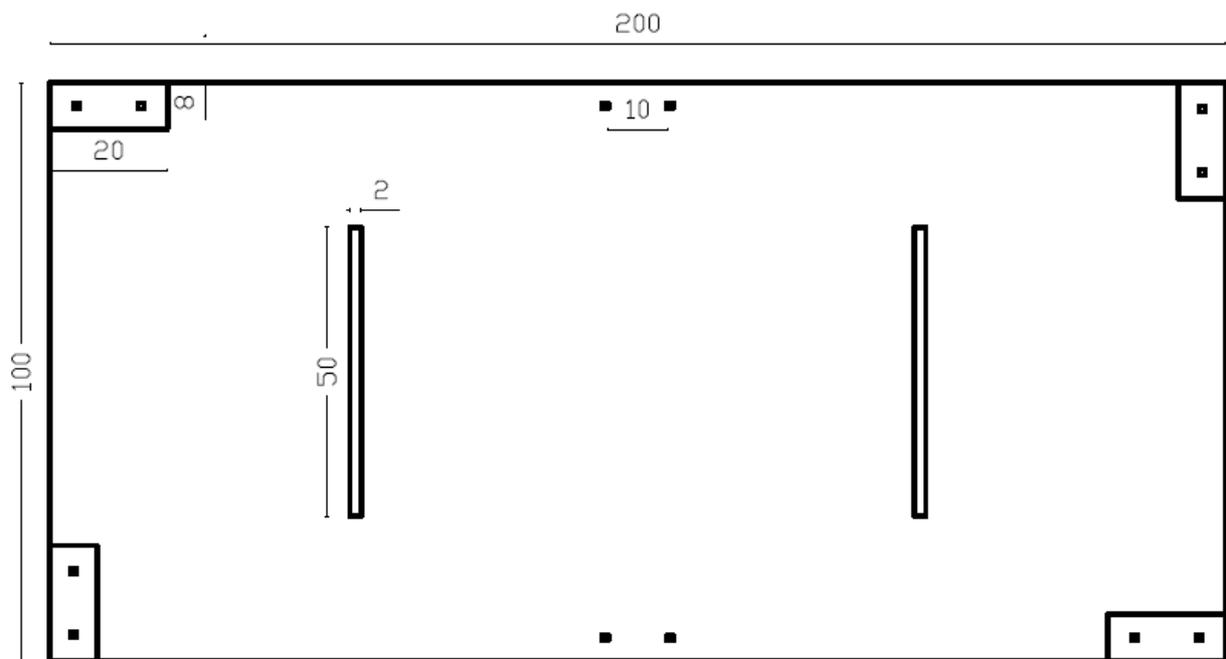


Figura 2.1. Estructura espacial de los sitios de estudio. Cada sitio consiste es un rectángulo 100 m × 200 m, con seis puntos con trampas nido ubicados cada 100 m sobre el perímetro del rectángulo, que será relevante para los otros capítulos. Para estudiar la estructura de la vegetación, se ubicaron

cuatro parcelas de 8 m × 20 m en los cuatro vértices del rectángulo y dos transectas de 2 × 50 m en la zona central del sitio.

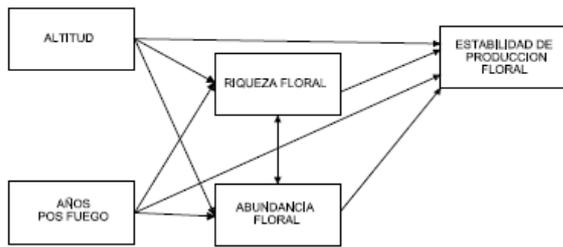
La vegetación fue registrada en forma semanal desde el 15/10/2008 hasta el 08/12/2008. En cada semana se contabilizó el número de individuos florecidos de cada especie por parcela o transecta y el número de flores por individuo en diez individuos de cada especie. Posteriormente se calculó la densidad de flores multiplicando el número individuos por el promedio de flores por individuo. Para las especies herbáceas para las cuales no es posible distinguir claramente a cada individuo se contaron las flores totales en cada parcela o transecta.

Análisis

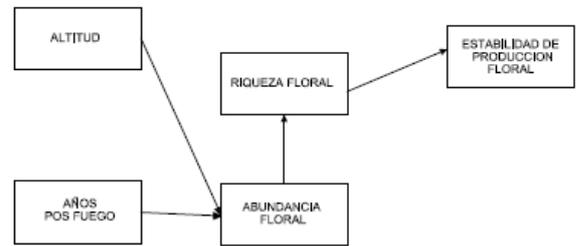
Para estudiar si la riqueza floral estabiliza la producción floral a lo largo de la temporada de floración, se realizó una correlación con el método de Spearman entre la riqueza floral y la estabilidad de cada sitio. Si existiera una correlación positiva, la hipótesis de que la diversidad estabiliza la producción de los recursos florales sería cierta. La riqueza floral se estimó mediante rarefacción para independizarla de la abundancia floral (medida como el número total de flores en el sitio), y como medida de estabilidad se utilizó la media de la abundancia floral semanal de cada sitio dividida por el desvío estándar de esa media ($1/CV$).

Para estudiar si hay otros factores ecológicos que influyen sobre la estabilidad, se utilizaron modelos estructurales que incluyeron a la abundancia floral, la edad posfuego y la altitud de los sitios. Mediante un análisis de vías se evaluaron los ocho modelos causales descritos de la Figura 2.2. Para seleccionar el modelo más probable se utilizó el Criterio de Información Bayesiano (BIC). Para seleccionar entre dos modelos se tomó como el más probable al que tuviera el índice más bajo siempre y cuando esa diferencia fuera > 2 .

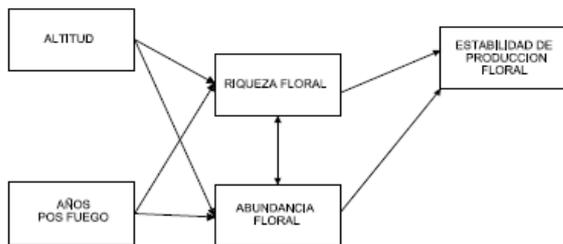
Modelo 1



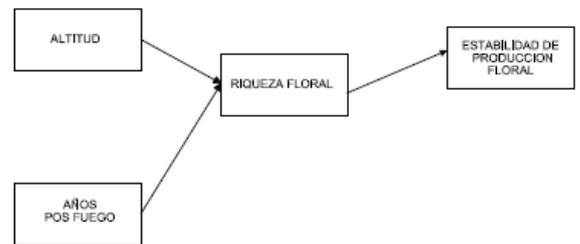
Modelo 5



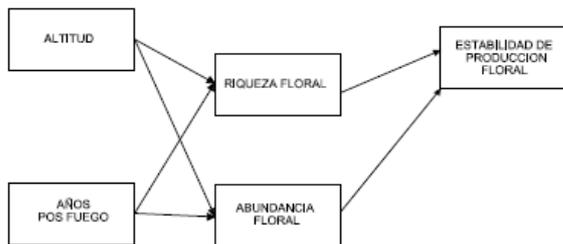
Modelo 2



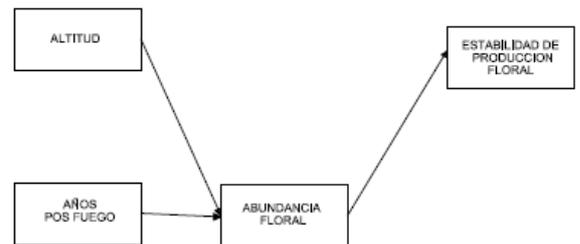
Modelo 6



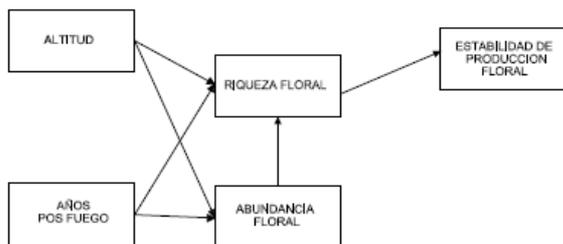
Modelo 3



Modelo 7



Modelo 4



Modelo 8

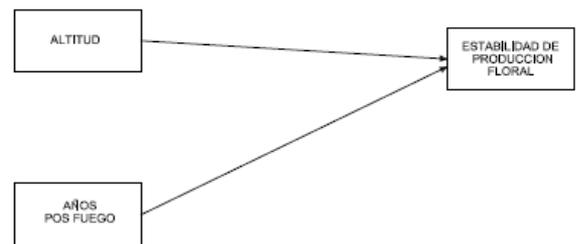


Figura 2.2. Modelos estructurales que relacionan la altitud y la abundancia y la riqueza floral de los sitios con la estabilidad en la producción floral durante una temporada de floración.

Para verificar si la abundancia floral produce aumentos en el desvío estándar de la media de la abundancia floral en una temporada de floración, se realizó una correlación de Spearman entre ambas variables a través de los sitios; una correlación positiva indicaría la presencia de tal relación. Para realizar todos los análisis se utilizó el software R (<http://www.r-project.org>); los análisis de correlación se realizaron con la función `cor.test` del paquete `base`, la multinormalidad de los datos requerida para los análisis de vías se evaluó con la función `shapiro.test` del paquete `mvnormtest`, y los análisis de vías se realizaron con la función `sem` del paquete `sem`.

Resultados

La riqueza floral y la estabilidad en la producción de flores se correlacionaron positivamente ($r = 0.63$, $p = 0.018$, $N = 14$; Fig. 2.3), por lo que las comunidades floralmente más diversas resultaron más estables en la producción floral a lo largo de la temporada de floración. Este resultado es consistente con lo que se ha encontrado en los estudios realizados en pastizales sobre la estabilidad en la producción primaria (Caldeira et al. 2005, Tilman et al. 2006).

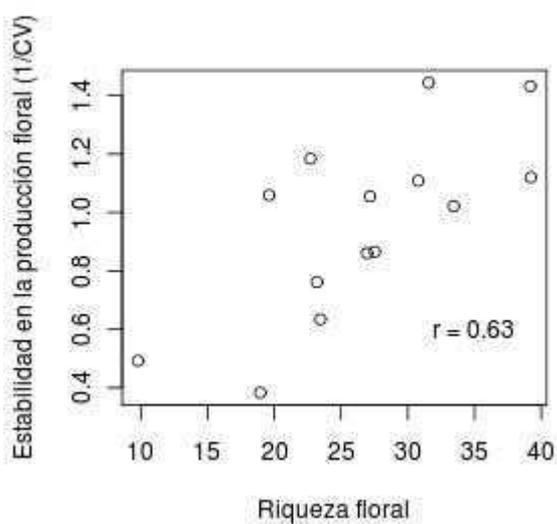
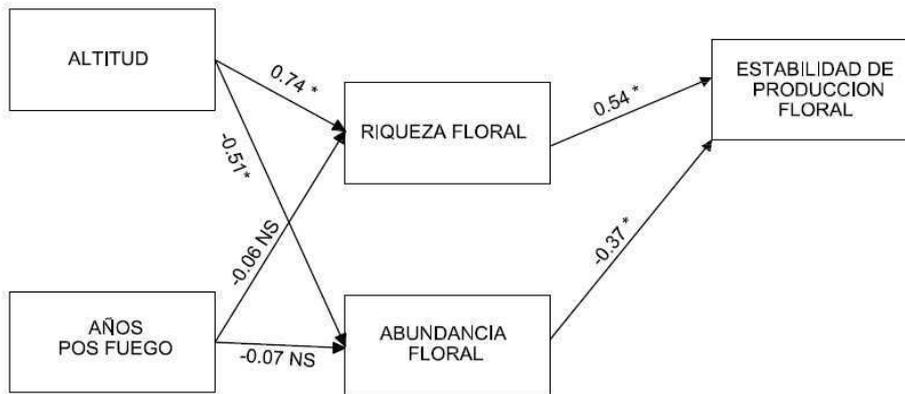


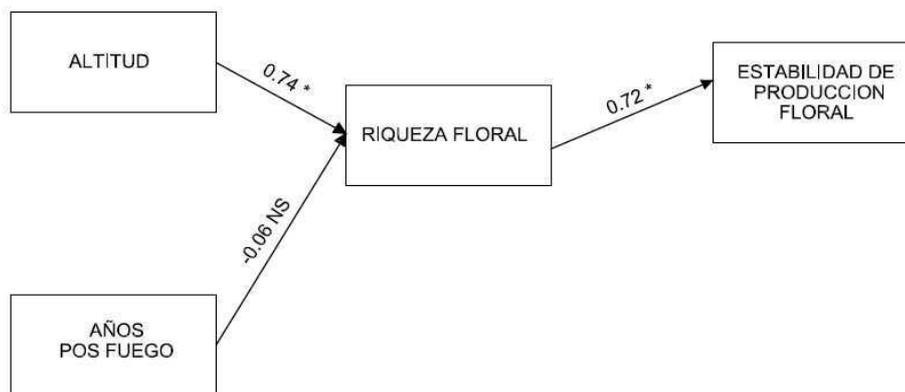
Figura 2.3. Relación entre la riqueza floral y la estabilidad temporal en la producción floral de cada sitio. La estabilidad temporal fue calculada dividiendo uno por el coeficiente de variación de la media de la abundancia floral semanal.

Esta relación entre la riqueza floral y la estabilidad también se corrobora en los modelos estructurales que incluyeron a la riqueza como variable predictiva (Fig. 2.4). Donde los modelos 3 y 6 fueron los que tuvieron menores valores del índice BIC (Tabla 1); no es posible seleccionar entre estos dos modelos, ya que la diferencia entre los valores del BIC es menor a 2. En ambos modelos se observa un efecto positivo de la riqueza floral sobre la estabilidad en la producción de los recursos florales; además, en el modelo 3 también se observa un efecto negativo de la abundancia floral sobre la estabilidad en la producción floral. También se observa en ambos modelos que la altitud tiene un efecto indirecto sobre la estabilidad a través de la riqueza y la abundancia floral, mientras que la edad posfuego no lo tiene. Por lo tanto se evidencia que existen factores propios del ambiente que pueden afectar la relación aquí estudiada cuando se la evalúa en gradientes naturales. Por otro lado, los modelos que evalúan los efectos por separado de la riqueza y la abundancia floral sobre la estabilidad (modelos 6 y 7) no difieren entre sí. En estos modelos se ve que tanto la riqueza como la abundancia tienen un efecto sobre la estabilidad que es consistente con el modelo 3. Los aumentos de la abundancia de la variable estudiada (en este caso aumentos de la abundancia floral) provocan aumentos en el desvío y por lo tanto disminución en la estabilidad, lo cual concuerda con el signo de los coeficientes de vías de los modelos 3 y 6. Por esta razón, considero que de necesitar seleccionar un único modelo, este debe ser el modelo 3, que incluye el efecto tanto de la riqueza como de la abundancia floral.

Modelo 3



Modelo 6



Modelo 7

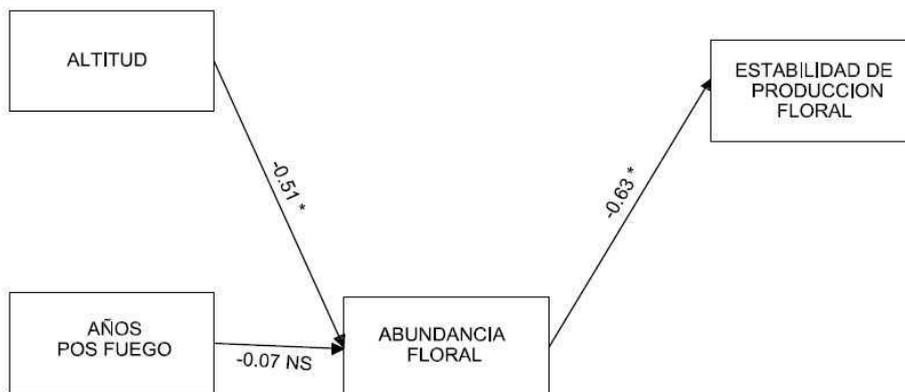


Figura 2.4. Se presentan los modelos 3 y 6 que fueron los que mejor se ajustaron a los datos. Se presenta además el modelo 7.

Modelo	BIC
1	-2.51
2	-6.83
3	-9,2
4	-5.91
5	-3.06
6	-7.64
7	-6.74
8	-2.51

Tabla 2.1. Criterio de información bayesiano (BIC) obtenido para cada modelo de la Figura 1.

Tal como esperaba, hubo una correlación positiva entre el aumento de la abundancia floral y su desvío estándar ($r = 0.91$, $p \ll 0.0001$, $N = 14$; Fig. 5).

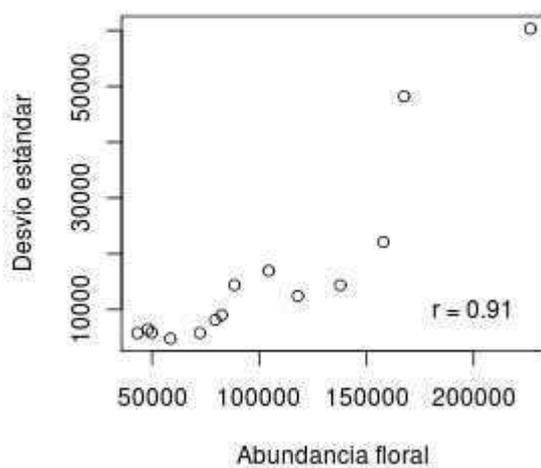


Figura 5. Relación entre la abundancia floral total por sitio y la desviación estándar de la media semanal de la abundancia floral por sitio.

Discusión

Este estudio presenta evidencia que apoya la hipótesis sobre diversidad-estabilidad para los recursos florales en gradientes naturales de diversidad. Las comunidades floralmente más diversas resultaron más estables en la producción floral a lo largo de la temporada de floración. Además, en este estudio se evidencia la importancia de tener en cuenta el efecto de la abundancia en esta relación ya que el aumento de la abundancia influye directamente sobre uno de los componentes del estimador de estabilidad y lo hace en forma contraria a la diversidad. Por lo tanto si la abundancia y la diversidad están correlacionadas positivamente, la relación diversidad-estabilidad en gradientes naturales podría quedar oscurecida. Por otro lado, la altitud influyó de forma indirecta sobre la estabilidad. Esto muestra la importancia de tener presentes otros factores ambientales inherentes a los sitios de estudio en futuros análisis de esta relación en gradientes naturales.

En este estudio se vio que las comunidades diversas ofrecen una mayor cobertura del espacio fenológico, es decir, mayor disponibilidad de flores a lo largo de la temporada de floración. Si bien la relación diversidad-estabilidad se estudió ampliamente en plantas, más específicamente en la producción de biomasa para pastizales (Caldeira et al. 2005, Tilman et al. 2006), no se había evaluado hasta ahora para la producción floral. La polinización es un servicio ecosistémico clave para mantener la biodiversidad, y los agroecosistemas (Kelin et al. 2007, Garibaldi et al. 2011). Kremen et al. (2002, 2004) mostraron que la agricultura intensiva y la baja proporción de hábitats naturales tienen efectos negativos sobre la diversidad de polinizadores y la estabilidad temporal de la polinización en cultivos. Además, sitios con alta riqueza de polinizadores ofrecen servicios de

polinización más estables en el tiempo que sitios con baja riqueza de polinizadores debido a fluctuaciones en las poblaciones de polinizadores entre años. La relación diversidad-estabilidad de la producción floral podría ser el mecanismo que explique la estabilidad temporal de la polinización debido a que la estabilidad de la producción floral en una comunidad podría estabilizar la dinámica poblacional de los polinizadores.

Si bien se ha sugerido que la estabilidad temporal del recurso floral es necesaria para la reproducción de los polinizadores (Westphal et al. 2009), podrían ser situaciones de estabilidades intermedias las que favorezcan más a la reproducción de los polinizadores ya que tanto la riqueza como la abundancia podrían tener un efecto positivo sobre la reproducción de los mismos. El estudio de Westphal et al. (2009) se realizó en una comunidad donde había alta abundancia provista por un monocultivo pero probablemente una muy baja estabilidad temporal debida a la baja riqueza floral del sitio. En este caso extremo se evidenció la importancia de la estabilidad temporal en la reproducción de las abejas. Por otro lado, dada la naturaleza matemática del índice utilizado para la estimación de la estabilidad temporal ($1/CV$), una situación de alta estabilidad temporal en la producción de flores implicaría una baja abundancia floral en la comunidad. Esto se debe a que el coeficiente de variación (CV) está construido con el desvío estándar y éste se correlaciona positivamente con aumentos en la abundancia de la variable utilizada. Dado que la abundancia floral podría influir positivamente sobre la reproducción de los polinizadores, probablemente será una situación de estabilidad intermedia la ideal para mejorar la reproducción de los mismos, donde tanto la riqueza floral como la abundancia floral sean elevadas. Será este compromiso entre ambas variables lo que deba tenerse en cuenta para futuros estudios.

En el presente estudio se evidenció también la importancia de incluir en el análisis de la relación riqueza-estabilidad a la abundancia de la variable en estudio cuando se utilicen índices de

estabilidad que estén contruidos con su desvío, debido a que aumentos en la abundancia total de la variable provocan aumentos en el desvío de la media influyendo de esta manera sobre el índice. Por este motivo es importante controlar la abundancia de la variable estudiada en estudios experimentales, mientras que en gradientes naturales debe incluirse en el análisis como un factor externo que influye sobre las comunidades de estudio.

La altitud influyó de forma indirecta sobre la estabilidad, tanto a través de la abundancia como de la riqueza floral. Tanto en los modelos más simples como en el modelo más complejo (Fig 4), la altitud tuvo un efecto negativo sobre la abundancia floral y un efecto positivo sobre la riqueza floral, donde la magnitud del efecto se mantuvo constante entre los diferentes modelos analizados. Si bien la variación altitudinal de los sitios de estudio no fue muy alta (1100-1500 m sobre el nivel del mar) es evidente que este factor tiene un efecto indirecto sobre la estabilidad temporal de la producción floral. Esto muestra la importancia de tener presentes otros factores ambientales que puedan afectar a las comunidades de estudio en futuros análisis de esta relación en gradientes naturales, como sugieren Griffin et al. (2010).

Este estudio aportó nuevas evidencias a favor de la hipótesis sobre diversidad-estabilidad. En particular, muestra la importancia de la diversidad floral sobre la estabilidad temporal de la producción de recursos florales, la cual podría tener efectos sobre la dinámica de las comunidades de polinizadores. Además, este estudio permitió identificar que tanto la abundancia de la variable de estudio, como otros factores externos que podrían enmascarar la relación aquí estudiada.

Capítulo 3: Diversidad floral: ¿Influye sobre la reproducción de los polinizadores?

Resumen

Se sabe que la riqueza de polinizadores en una comunidad está asociada a la riqueza de plantas sobre las que pueden forrajear, pero no se conoce si la aptitud de estas abejas podría estar directamente relacionada con la diversidad local de las especies florales. En el presente capítulo propongo estudiar el efecto de la diversidad floral sobre el éxito reproductivo de un grupo de abejas solitarias que nidifican en la madera, y cómo la diversidad floral podría afectar el éxito reproductivo de los polinizadores de acuerdo a su grado de especialización. Los polinizadores generalistas podrían verse beneficiados por un aumento en la riqueza de especies florales ya que poseen la capacidad de utilizar un espectro floral amplio, y este efecto iría disminuyendo a medida que los polinizadores se hacen más especialistas. Para ello puse a prueba la hipótesis de que la reproducción de los polinizadores se ve afectada positivamente por el aumento de la diversidad floral, y esta relación es más fuerte cuanto mayor es el grado de generalismo de los polinizadores. Mis resultados muestran que si bien no hay un efecto generalizado de la diversidad ni de la abundancia floral sobre el éxito reproductivo para este grupo de abejas, sí lo hubo en algunos casos particulares. El 40% de las especies de abeja estudiadas en este trabajo muestra una relación positiva del éxito reproductivo con la diversidad y abundancia floral, lo que permite afirmar que estos atributos de las comunidades florales podrían ser de gran importancia para sostener las comunidades de polinizadores. Además se observó una tendencia a que cuanto más generalista es la especie mayor podría ser el efecto de la diversidad sobre el éxito reproductivo, aunque esta última relación deberá confirmarse con futuros estudios que incorporen mayor cantidad de especies en el análisis.

Introducción

La diversidad de especies puede afectar al funcionamiento de los ecosistemas. A nivel comunitario, se sabe que la riqueza de polinizadores en una comunidad está asociada a la riqueza de plantas sobre las que pueden forrajear (Ebeling et al. 2008). Esta relación podría explicarse por las preferencias específicas de los polinizadores y por un aumento en la disponibilidad espacial y temporal del recurso floral (Steffan-Dewenter y Tscharrntke 2001, Potts et al. 2003, Hegland y Totland 2005, Fontaine et al. 2008, Lázaro y Totland 2010). Es común encontrar en los estudios de interacciones planta-polinizador que se estudia la reproducción de las plantas a nivel de especie (e.g., Sargent y Ackerly 2008) pero no de los polinizadores. Esto podría deberse en parte a que es más sencillo obtener medidas del éxito reproductivo para las plantas que para polinizadores, ya que el estudio de los nidos suele ser muy dificultoso. El uso de trampas nido para estudiar la reproducción de algunas abejas solitarias que nidifican en madera ofrece una excelente posibilidad en este sentido, debido a que las trampas nido son muy utilizadas por algunas especies de abeja y permiten obtener mucha información sobre el éxito reproductivo de las mismas (Dorado et al. 2011). Sin embargo, no se conoce cuál es la importancia de la diversidad de plantas para la reproducción de los polinizadores a nivel de especie.

Se sabe que la distancia de forrajeo de ciertas abejas solitarias disminuye con el aumento de la riqueza de plantas con flor (Gathmann y Tscharrntke 2002), lo que podría resultar en una mayor disponibilidad energética para reproducción. Además, la abundancia de los polinizadores se relaciona positivamente con la proporción de ambientes seminaturales, supuestamente más diversos que los ambientes agrícolas dominados por monocultivos (Steffan-Dewenter et al. 2002). Para la abeja solitaria megaquílida, *Osmia lignaria*, el éxito reproductivo depende de la cercanía del nido a los hábitats naturales (Williams y Kremen 2007). Se sabe también, que esta especie de abeja alimenta a sus larvas con polen proveniente de diferentes especies de plantas a pesar de que ello

implique mayores costos en viajes de forrajeo (Williams y Tepedino 2003). Por lo tanto la aptitud de estas abejas podría estar directamente relacionada con la diversidad local de las especies florales.

La diversidad floral podría afectar el éxito reproductivo de los polinizadores de acuerdo a su grado de especialización. Los polinizadores generalistas podrían verse beneficiados por un aumento en la riqueza de especies florales ya que poseen la capacidad de utilizar un espectro floral amplio, y este efecto iría disminuyendo a medida que los polinizadores se hacen más especialistas. Existen varios mecanismos por los cuales un polinizador generalista podría verse beneficiado por un aumento en la riqueza de flores:

(a) Recursos complementarios: Si las especies de plantas difieren en la producción de tipos de recursos florales, los polinizadores podrían utilizar diferentes especies de plantas para la obtención de diferentes tipos de recursos (Williams y Tepedino 2003, Ghazoul 2006, Geber y Moeller 2006). Existe gran variación interespecífica en la abundancia y la morfología floral, y la cantidad, la calidad y el tipo de recompensa (e.g., néctar, polen, resinas, refugio, materiales para la construcción del nido) ofrecida por una flor o una planta. Si dos especies de planta ofrecen el mismo tipo, calidad y cantidad de recompensa por flor, por ejemplo plantas del mismo género, el polinizador podría usar una u otra indistintamente (Tilman 1982, Moeller 2004, Feldman et al. 2004). Sin embargo, las recompensas suelen no ser completamente sustituibles entre las distintas especies, dada la gran variación interespecífica en el fenotipo. Por lo tanto, un polinizador podría evitar a las especies que ofrecen recompensas pobres en calidad o cantidad (e. g. una mariposa evita las flores que no ofrecen néctar). De este modo, los sitios con alta diversidad de plantas ofrecerían más recursos para los polinizadores, lo que les permitiría alcanzar un mayor éxito reproductivo que en sitios menos diversos. Existen evidencias de que las abejas utilizan recursos complementarios de distintas especies de plantas (Williams y Tepedino 2003, Ghazoul 2006); sin embargo, no hay estudios que

muestren claramente el efecto de dicha utilización sobre el éxito reproductivo de las abejas.

(b) Estabilidad temporal de los recursos: Las comunidades florales diversas estabilizan la dinámica poblacional de los polinizadores al proveer recursos florales más consistentes en el tiempo que las comunidades menos diversas (Moeller 2004; Ghazoul 2006). Por lo tanto, si las comunidades diversas ofrecen una mayor cobertura del espacio fenológico (es decir, mayor disponibilidad de flores a lo largo de la temporada de floración), las abejas que forrajeen en estos sitios alcanzarán un mayor éxito reproductivo que las que lo hagan en sitios menos diversos. Por ejemplo, en comunidades con múltiples especies de plantas del género *Clarkia*, las comunidades más diversas proveen mayor cantidad de recursos a lo largo de la temporada de floración, lo que podría sostener un mayor número de polinizadores por planta (Moeller 2004). Por otro lado existen evidencias de que la abundancia floral no es suficiente para generar una mejora en el éxito reproductivo si no hay estabilidad temporal del recurso (Wesphal et al. 2009).

(c) Relajación de la competencia: La diversidad de recursos podría relajar la competencia interespecífica de las abejas por la utilización de recursos, ya que permitiría la diferenciación de sus nichos ecológicos (Tilman 1982). Si cada especie de polinizador especializara su utilización de recursos de manera de no superponerse con otra especie, tendría más oportunidad de aumentar su progenie. Sin embargo, ha sido muy difícil poner a prueba esta idea para polinizadores debido a la dificultad para manipularlos experimentalmente (Palmer et al. 2003). Por otra parte, existe evidencia de que frente a una disminución del recurso floral los polinizadores tienden a incrementar la amplitud de su nicho individual (Fontaine et al. 2008).

Alternativamente a la diversidad de las plantas, la abundancia del recurso floral y la estabilidad temporal en la producción de flores podrían tener cada uno un efecto causal independiente sobre la

aptitud; a su vez, si los mismos estuviesen correlacionados entre sí, podrían estar también correlacionados con la aptitud de los polinizadores a pesar de existir una relación causal solo con alguna de ellas (un problema clásico de colinearidad entre variables predictoras; Netter et al. 1996). También podría ocurrir que una variable tenga un efecto causal indirecto. Por ejemplo, la diversidad y abundancia de flores podrían influir sobre el éxito reproductivo a través de la estabilidad temporal en la producción de flores (Capítulo 2). Por lo tanto, se deberán estudiar estas variables en conjunto para comprender sus potenciales relaciones causales con la aptitud de las abejas.

En el presente capítulo propongo estudiar el efecto de la diversidad sobre el éxito reproductivo de un grupo de abejas solitarias que nidifican en la madera. Para ello pondré a prueba la hipótesis de que la reproducción de los polinizadores se ve afectada positivamente por el aumento de la diversidad floral, y esta relación es más fuerte cuanto mayor es el grado de generalismo de los polinizadores. Si esta hipótesis es cierta, espero encontrar una correlación positiva entre el éxito reproductivo de diferentes especies de polinizadores y la riqueza floral. Además, espero encontrar una correlación positiva entre el coeficiente de correlación entre riqueza floral y éxito reproductivo para cada especie de abeja, y una medida del grado de generalización de cada especie de polinizador. Estas relaciones serán evaluadas a dos escalas espaciales, teniendo en cuenta la diversidad floral a nivel local alrededor de cada nido y a nivel de sitio. Además, se analizará la importancia de la abundancia floral sobre el éxito reproductivo de las abejas bajo la hipótesis de que ésta tiene un efecto positivo sobre la reproducción de los polinizadores. Si esta hipótesis fuera cierta, espero encontrar una correlación positiva entre la abundancia y el éxito reproductivo de las diferentes especies de polinizadores.

Métodos

Área de estudio y muestreo

El área de estudio, el muestreo de vegetación, y el diseño experimental se describen en el capítulo 2 (ver Fig. 2.1). Las trampas nido consisten en grupos de tacos de madera de 2 x 2 x 15 cm con un orificio de 11 cm donde las diferentes especies de abeja construyen el nido. Éstos tacos fueron partidos al medio para facilitar su posterior apertura en el laboratorio (Fig. 3.1). Los orificios fueron de tres diámetros diferentes para favorecer que más especies de abejas pudieran utilizarlos (5; 8; y 11 mm). Cada trampa contuvo 8 tacos de cada diámetro. Las trampas fueron revisadas en forma semanal desde el 15/10/2008 hasta 08/12/2008. Cuando se encontró un nido ocupado se retiró el taco correspondiente y se reemplazó por uno nuevo. Los nidos fueron llevados al laboratorio donde se mantuvieron a temperatura ambiente hasta que emergieron los adultos. De cada nido se registró la especie, el número de celdillas y el número de adultos.

Para identificar las plantas que utilizó cada especie de abeja se identificó el polen contenido en los capullos. Para ello se extrajo un capullo por nido, excepto en los nidos en los que hubo solo un capullo, en estos casos se priorizó el poder identificar a qué especie de abeja perteneció el mismo. Para identificar el polen, se confeccionó una colección de referencia extrayendo polen de las flores que se encontraron en los sitios de muestreo. Tanto el polen de las flores como el capullo extraído se guardaron en etanol 70%. Para realizar la identificación del polen, se extrajeron tres muestras que fueron examinadas en el microscopio. Primero se registró todo el preparado para detectar las especies florales presentes. Luego, se contaron los granos de cada especie floral en 15 campos por preparado para estimar la proporción de uso. La proporción de uso de las diferentes especies florales por cada especie de abeja fué utilizada en el capítulo siguiente.

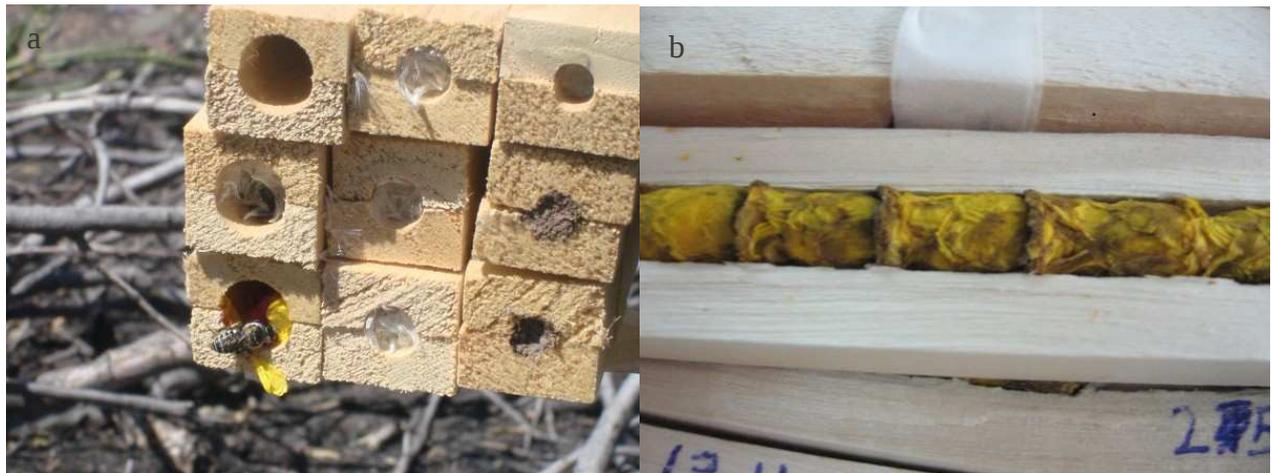


Figura 3.1. Trampas nido utilizadas para el estudio. Las trampas nido consisten en un taco de madera con un orificio longitudinal donde las especies de abeja anidan. a) Hembra de *Megachile* sp. Construyendo el nido con pétalos de *Larrea divaricata*. Los agujeros cubiertos con barro corresponden a especies de *Megachile* y los cubiertos con fibras corresponden a especies de *Anthidium*. b) Nido de *Megachile* sp. cada celdilla contiene polen del que se alimentará la larva.

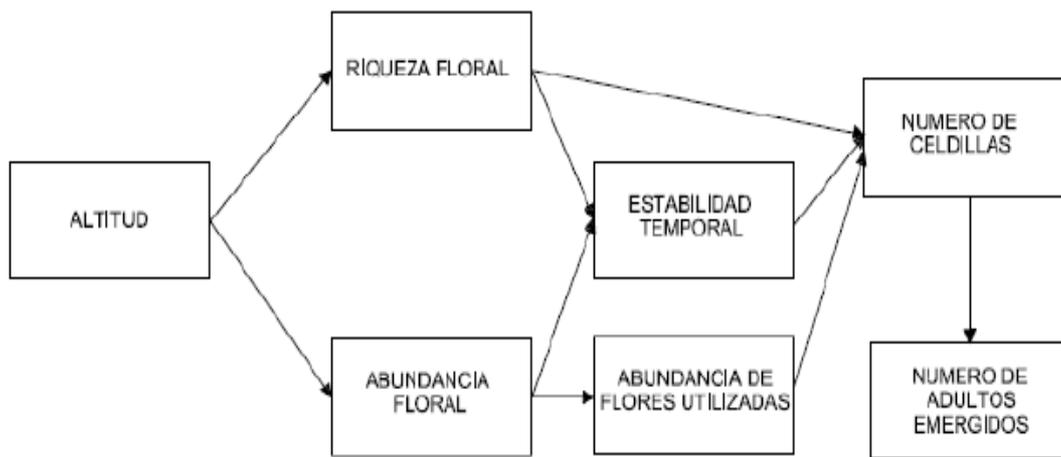
Análisis

Para evaluar si la reproducción de las abejas se ve afectada por la diversidad floral y la abundancia de las especies florales que utilizan, se realizó un análisis de vías que incluyó las variables de abundancia floral total, abundancia floral de las especies utilizadas y estabilidad temporal de los recursos florales. Para evaluar la generalidad de estas relaciones se utilizaron dos escalas espaciales. Las escalas espaciales se tomaron a nivel de todo el sitio y a nivel de la parcela, alrededor de cada trampa. La medida de éxito reproductivo fue el número de celdillas por nido, tanto a nivel de parcela como de sitio. Esta última medida se prefirió antes que el número de adultos emergidos por nido dado que algunas especies de abeja tuvieron altas tasas de parasitismo. Los modelos analizados se describen en la Figura 3.2 para cada escala espacial. Para estimar la diversidad floral

se utilizó la riqueza floral rarefaccionada, la abundancia floral se estimó como flores por m², y la estabilidad temporal en la producción de flores como se describe en el capítulo 2. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software R (www.r-project.org). Los análisis de vías se realizaron con la función `sem` del paquete `sem`. La riqueza se rarefaccionó con la función `rarefy` del paquete `vegan`. Los análisis de multinormalidad de las variables requeridos para el análisis de vías se realizaron con la función `shapiro.test` del paquete `mvnormtest` del mismo software. En los casos en que no hubo multinormalidad, se realizó el análisis con la función `robust_se` del paquete `sem.additions`.

Para evaluar si la relación entre diversidad floral y éxito reproductivo de las abejas se hace más fuerte cuanto mayor es el grado de generalismo de los polinizadores, se realizó una correlación de Spearman entre el coeficiente de vías del efecto de la riqueza floral sobre la medida de éxito reproductivo, y el grado de generalismo de las especies de abeja definido como el número de especies de flores diferentes que utilizó el polinizador. Una relación positiva entre ambas variables indicaría que las abejas más generalistas se benefician más, en términos reproductivos, de la riqueza floral alta que las que son menos generalistas.

a



b

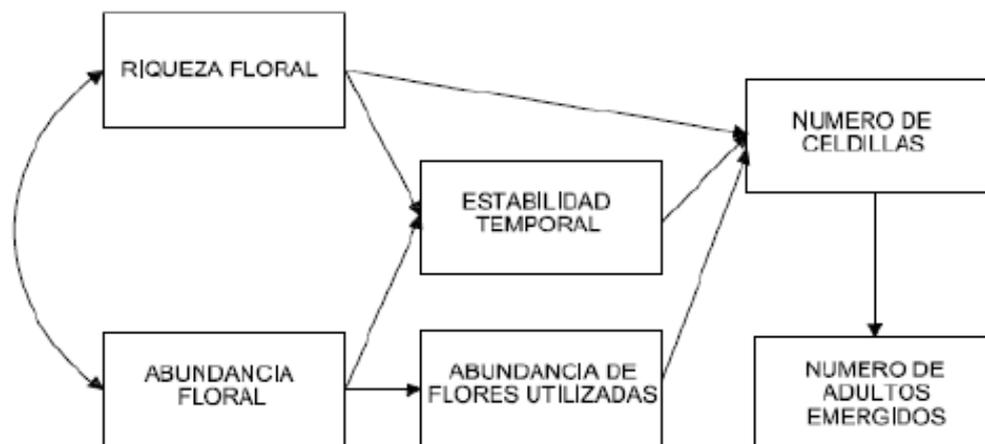


Figura 3.2. Modelos causales utilizados para evaluar el efecto de la diversidad floral sobre el éxito reproductivo. Se incluyó en los modelos algunas variables que podrían influir en la relación de interés. El modelo a evalúa las relaciones a nivel de sitio, por lo que se incluyó la altitud de los mismos. El modelo b evalúa las relaciones a nivel de parcela por lo que la altitud de los sitios se excluyó del análisis.

Resultados

Un total de 597 nidos fueron ocupados por 11 especies de abejas solitarias (Tabla 3.1). Para este estudio se seleccionaron las especies de abeja que ocuparon al menos 30 nidos.

Tabla 3.1. Especies de abejas que ocuparon las trampas nido y el número total de trampas ocupado por cada una de ellas.

Especie de abeja	Número de trampas ocupadas
<i>Anthidium andinum</i> Jörgensen	5
<i>Anthidium decaspilum</i> Moure	52
<i>Anthidium rubripes</i> Friese	31
<i>Anthidium vigintipunctatum</i> Friese	37
<i>Megachile</i> sp. A	221
<i>Megachile</i> sp. C	17
<i>Megachile ctenophora</i> Holmberg	74
<i>Mourecotelles triciliatus</i> Toro y Cabezas	8
<i>Trichothurgus laticeps</i> Friese	58
<i>Xylocopa ordinaria</i> Smith	89
<i>Xylocopa splendidula</i> Lepertier	5

No se encontró una tendencia general en los efectos ni de la riqueza ni de la abundancia floral sobre

el éxito reproductivo de las abejas que nidifican en madera (Tabla 3.2). Tampoco hubo una tendencia entre la estabilidad temporal en la producción de recursos florales y el éxito reproductivo. En el caso de los grupos de *Megachile* y *Anthidium*, pareciera haber una tendencia a un efecto positivo de la riqueza floral sobre el número de celdillas por nido, aunque en ningún caso los coeficientes de vías fueron significativos. Por otro lado analizando las especies en particular se ve que para algunas de ellas hubo efectos significativos en alguna de las variables de éxito reproductivo utilizadas. Por ejemplo, para *Megachile ctenophora* y *Anthidium rubripes*, la riqueza y la abundancia floral tuvieron efectos a nivel de sitio sobre el número de trampas ocupadas, para *Anthidium vigintipunctatum* tuvieron un efecto positivo a nivel de parcela sobre número de celdillas por nido.

Tabla 3.2. Coeficientes de vías de los efectos de la riqueza floral, abundancia de las flores utilizadas por cada especie de abeja, y la estabilidad temporal de la producción floral, sobre el número de celdillas por nido correspondiente a cada modelo de la Fig. 3.2.

especie	Efecto de la riqueza		Efecto de la abundancia utilizada		Efecto de la estabilidad temporal	
	Mod. a	Mod. b	Mod. a	Mod. b	Mod. a	Mod. b
<i>Megachile</i> sp. A	0.5	-0.3*	0.21	0.65*	-0.83*	-0.11
<i>Megachile ctenophora</i>	0.58	0.17	0.00	-0.33*	-0.41	0.15
<i>Anthidium vigintipunctatum</i>	0.42	0.59*	0.46	0.72*	-0.43	-0.29
<i>Anthidium rubripes</i>	0.41	-0.02	0.15	-0.1	-0.12	-0.10
<i>Anthidium decaspilum</i>	0.49	0.31	0.02	0.51*	-0.00	0.09
<i>Trichothurgus latticeps</i>	-0.21	0.36	0.42	0.19	0.36	-0.15
<i>Xylocopa ordinaria</i>	-	-0.3	-	0.13	-	0.04

La correlación entre el coeficiente de vías del efecto de la riqueza floral sobre la medida de éxito reproductivo y el grado de generalismo de las especies de abeja a nivel de sitio para el número de celdillas por nido, mostró una tendencia positiva (Fig. 3.3; $r = 0.69$, $N = 6$, $p = 0.12$), mientras que nivel de parcela no se observó relación ($r = -0.55$, $N = 7$, $p = 0.19$).

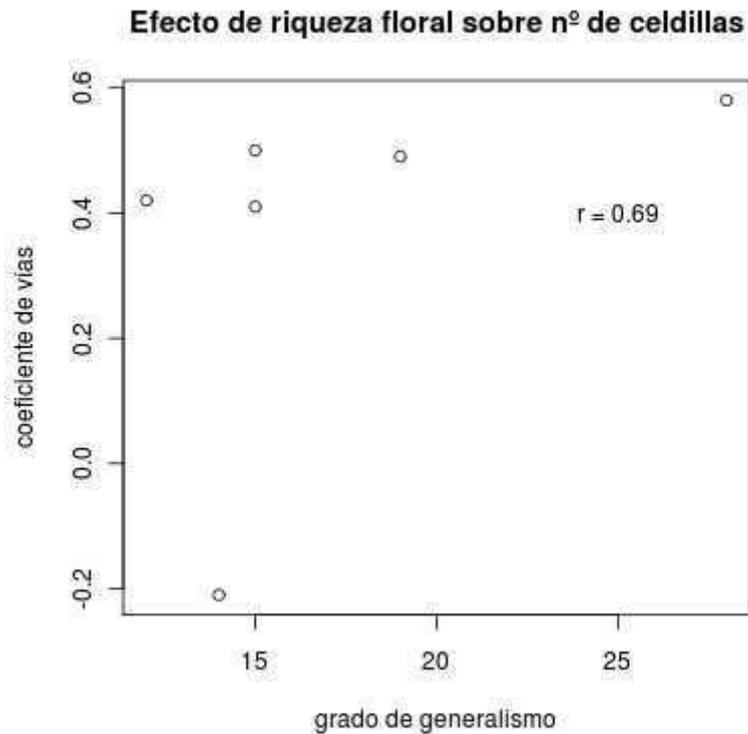


Figura 3.3. Relación entre los coeficientes de vías del efecto de la riqueza floral sobre el número de celdillas evaluado a nivel de sitio, y el grado de generalismo de cada especie de abeja estimado como el número total de especies de planta que utilizó.

Discusión

Este estudio muestra que no hay un efecto generalizado de la diversidad o a abundancia floral sobre el éxito reproductivo para este grupo de abejas. Sin embargo, ese efecto existió en algunos casos particulares. Para el 40% de las especies de abeja estudiadas en el presente estudio hubo una relación positiva entre el éxito reproductivo y la diversidad o la abundancia floral, lo que permite afirmar que estos atributos de las comunidades florales podrían ser de gran importancia para sostener las comunidades de polinizadores. Además, se observó una tendencia a una relación positiva entre el grado de generalización y el efecto de la diversidad sobre el éxito reproductivo, aunque esta última relación no fue significativa y deberá confirmarse con futuros estudios que incorporen un mayor número de especies en el análisis.

Si bien la riqueza de polinizadores en una comunidad está asociada a la riqueza de plantas sobre las que pueden forrajear (Ebeling et al. 2008), la riqueza de plantas podría no estar ligada a una mayor aptitud reproductiva de las abejas. Se sabe que la diversidad floral atrae a los polinizadores a un parche (Lázaro y Totland 2010). Esto podría explicar la relación positiva entre la riqueza de polinizadores en una comunidad y la riqueza de plantas. De esta manera, es razonable pensar que a nivel poblacional no todas las especies responden de la misma forma a determinadas variables ecológicas, y que simplemente la relación aquí estudiada sea especie dependiente.

Es difícil generalizar los resultados de este estudio a un nivel comunitario, por varios motivos. Primero, podría ocurrir que para otros grupos de abejas la relación entre diversidad floral y éxito reproductivo fuera diferente, debido al hecho de que las especies aquí estudiadas están muy emparentadas a nivel filogenético (familia Megachilidae). Si bien por un lado, se puede afirmar que para ésta familia, la relación es especie específica, no sabemos como sería para otras especies menos relacionadas. Segundo, la ausencia de trabajos previos sobre otras especies que evalúen la relación aquí estudiada no permiten contrastar estos resultados con otros. Este es el primer estudio que evalúa la influencia de la diversidad y la abundancia floral sobre el éxito reproductivo de las abejas. Tercero, si bien se realizó un esfuerzo de muestreo muy grande en el campo, el número de nidos obtenidos para cada especie fue variable y en algunos casos bastante bajo considerando el tipo de análisis utilizado ya que los modelos estudiados contienen una gran cantidad de variables. Esto hace que los coeficientes de vías sean más conservativos. Por ejemplo, en la Tabla 3.2 puede observarse que el efecto de la riqueza floral sobre el éxito reproductivo en el Modelo a presenta una tendencia positiva para los grupos *Megachile* y *Anthidium* pero todos los coeficientes de vías resultaron no significativos a pesar de ser relativamente altos.

Si bien para algunas especies de abeja se encontró que tanto la diversidad como la abundancia floral tienen un efecto positivo sobre el éxito reproductivo, es evidente que deben existir otros factores no incluidos en este estudio que estarían regulando la reproducción de este grupo de abejas en forma más directa. Estos factores podrían ser netamente ambientales como luz, humedad y temperatura, o bien ecológicos como la depredación o la competencia. Por otra parte, los atributos comunitarios estudiados en este capítulo son claves a la hora de realizar planes de manejo y conservación, por lo que comprender su importancia sobre las comunidades de polinizadores podría ser de gran ayuda en el futuro.

Capítulo 4: Nicho individual y especialización en abejas solitarias

Resumen

El nicho de una población puede ampliarse a través de dos mecanismos: que cada individuo amplíe su nicho individual, o que cada individuo varíe en los recursos utilizados, divergiendo de sus competidores conespecíficos. Hasta el momento, sólo se ha evaluado el segundo de los mecanismos, la divergencia entre individuos. En el presente capítulo pondré a prueba la hipótesis de que estos mecanismos no son mutuamente excluyentes y que el tipo y la magnitud del mecanismo utilizado por la población de una determinada especie para ampliar el nicho dependerá de su grado de generalización. Los resultados mostraron que en algunas especies ocurre la ampliación del nicho individual y que los dos mecanismos descritos ocurren en simultáneo con diferentes intensidades. Por otro lado, no se encontró relación de los mecanismos que operan en las especies de abeja y su grado de generalismo. Este es el primer estudio que evalúa los dos mecanismos propuestos y que muestra que ambos pueden operar en forma simultánea en las especies.

Introducción

En la naturaleza, la especialización individual es común entre especies generalistas (Bolnick et al. 2003), lo que implica necesariamente que existe gran variación en el nicho entre individuos de una misma población. Los estudios sobre uso de recursos y dinámica poblacional frecuentemente consideran que los individuos de una población son equivalentes en términos ecológicos (Kingsland 1985, McIntosh 1991). Esta simplificación sólo se justificaría si la variación en el nicho de los individuos fuera rara o débil y si esta variación no afectara los procesos ecológicos que afectan los parámetros demográficos de una especie.

La hipótesis de variación de nichos predice que los individuos de poblaciones con nichos amplios varían más entre sí en el uso de los recursos que los de poblaciones con nichos acotados (Van Valen 1965). Van Valen (1965) propuso dos mecanismos para explicar el incremento de la amplitud de nicho en una población: ampliación de nicho (AN), en el que cada individuo amplía su nicho individual, pasando a usar todo el espectro de recursos utilizado por la población (Fig. 4.1a); y divergencia de nicho (DN), en el que cada individuo diverge de sus competidores conespecíficos disminuyendo la superposición en el uso de los recursos pero utilizando el mismo espectro de recursos que antes, es decir que no amplían su nicho individual (Fig. 4.1b). Hasta el momento sólo se ha evaluado en qué medida la divergencia de nicho contribuye a la amplitud del nicho de una población (Bolnick et al. 2007, Costa et al. 2008), pero no la ampliación de nicho individual. Estos mecanismos no son mutuamente excluyentes, por lo que se espera que en la naturaleza existan especies con estrategias intermedias donde ambos mecanismos operen simultáneamente para generar la ampliación del nicho poblacional. En este estudio se aprovechará la variación interpoblacional en la amplitud de nicho de una cada especie de abeja como experimento natural para explorar cómo los individuos responden ante la variación interpoblacional en amplitud de nicho.

La magnitud de los mecanismos que operan en la ampliación de nicho poblacional de una especie podría estar relacionada con su grado de especialización. Se espera que las especies generalistas principalmente diverjan en sus nichos individuales (DN) , ya que estas especies tienen una gran capacidad para incluir diferentes ítems alimentarios en su dieta; por lo tanto, si sus individuos usan sólo una porción del nicho poblacional podrán divergir entre sí. La limitación de los individuos pertenecientes a especies generalistas para ampliar su nicho individual podría explicarse por la presencia de restricciones biomecánicas, cognitivas, o fisiológicas en los individuos. Por ejemplo, en los polinizadores generalistas es común encontrar una alta especialización individual que es explicada por la constancia floral. La constancia floral consiste en la tendencia temporal de los individuos de visitar secuencialmente flores conespecíficas durante los vuelos de forrajeo, y es atribuida principalmente a restricciones en el aprendizaje y en la memoria (Waser 1986), y pueden llamarse restricciones temporales. De esta manera, es más probable que los individuos de una especie generalista estén más influenciados en su dieta por restricciones de memoria y aprendizaje y que, por lo tanto, tengan la capacidad de divergir entre sí en cuanto al uso de recursos sin incrementar su nicho individual cuando se amplía el nicho poblacional. En cambio, se espera que las especies especialistas amplíen su nicho individual, ya que los individuos de estas especies tendrán restricciones compartidas por todos y no podrán divergir mucho entre ellos. Estas restricciones no son temporales, como en las especies generalistas, sino fijas, ya que consisten en la especialización sobre un pequeño grupo de especies florales compartido por todos los individuos de la misma especie de polinizador. Las restricciones de memoria y aprendizaje de las especies generalistas no implican una especialización evolutiva, mientras que las restricciones fijas de los especialistas sí lo hacen. Los individuos de especies especialistas, sometidos a restricciones fijas, serán menos capaces de divergir entre sí. Como estos dos tipos de restricciones no son mutuamente excluyentes (Cane y Sipes 2006) y además pueden variar en la intensidad en la que están presentes

en una determinada especie, es esperable encontrar situaciones intermedias entre ambos mecanismos.

El nicho consiste en un espacio multidimensional ocupado por una especie. Una de las medidas de nicho más comúnmente utilizada es el nicho trófico, que consiste en el estudio de la dieta de los individuos (Elton 1927). El análisis de la composición alimentaria en trampas nido para abejas solitarias que nidifican en madera constituye una excelente herramienta para estudiar la amplitud del nicho trófico individual y poblacional de estas especies. Las trampas nido proveen información sustancial sobre los hábitos alimentarios de las abejas porque contienen grandes cantidades de polen (Krombein 1967, Michener 2000). La identificación de este polen puede permitirnos identificar las especies de plantas visitadas por cada especie de abeja (Capítulo 5, Dorado et al. 2011). Por lo tanto mediante el uso de esta técnica podemos inferir la amplitud del nicho poblacional e individual para un grupo de especies de abejas filogenéticamente cercanas entre sí pero con especializaciones contrastantes.

En el presente capítulo pondré a prueba la hipótesis de que los mecanismos de ampliación y divergencia de nicho no son mutuamente excluyentes y que el tipo y magnitud del mecanismo que opera en una población de una determinada especie para ampliar su nicho dependerá del grado de su generalización. De esta manera, una especie generalista estará mayormente influida por restricciones de tipo cognitivas y de memoria, las cuales le permiten a sus individuos divergir entre ellos sin ampliar sustancialmente su nicho individual, mientras que una especie especialista estará mayormente influida por restricciones fijas, las cuales favorecerán la ampliación del nicho individual y a la vez impedirán que sus individuos diverjan entre sí. Bajo esta hipótesis, predigo que al aumentar la amplitud del nicho poblacional habrá un aumento de la amplitud del nicho individual, o un aumento en la divergencia de nichos entre individuos, o un aumento de ambos (Fig.

4.2). Si correlacionamos un índice que nos dé idea de la importancia o la magnitud de AN versus la importancia magnitud de DN para cada especie en estudio, espero entonces que las especies se ubiquen en la porción superior derecha del gráfico, por encima de la diagonal (Fig. 4.2) y que al menos una especie se sitúe en la zona media por encima de la diagonal, eso indicaría que en ésta especie están operando ambos mecanismos. Aunque es posible que haya especies en la esquina superior derecha del gráfico (por encima de zona gris de la Fig 4.2), eso es poco probable ya que para que un punto se sitúe en esa zona del gráfico, debería tener valores altos para ambos índices. Los errores de muestreo hacen que las estimaciones de las variables sean poco precisas, lo cual puede resultar en estimaciones de los índices más bajas que las reales. De esta manera queda definida un área de mayor probabilidad donde se ubicarán los puntos (zona gris de la Fig. 4.2). Es importante notar que la hipótesis no sería apoyada si los puntos se ubicaran agrupados en los extremos de la diagonal definida en la Figura 4.2 pero no en el centro, ya que dicha distribución de puntos indica que los mecanismos explicados, AN y DN, son mutuamente excluyentes. Además, si la ocurrencia de estos mecanismos dependiera del grado de generalismo de las especies, espero encontrar una correlación negativa entre AN y el número de ítems alimentarios que las especies utilizan, y una correlación positiva entre DN y el número de ítems alimentarios que las especies utilizan.

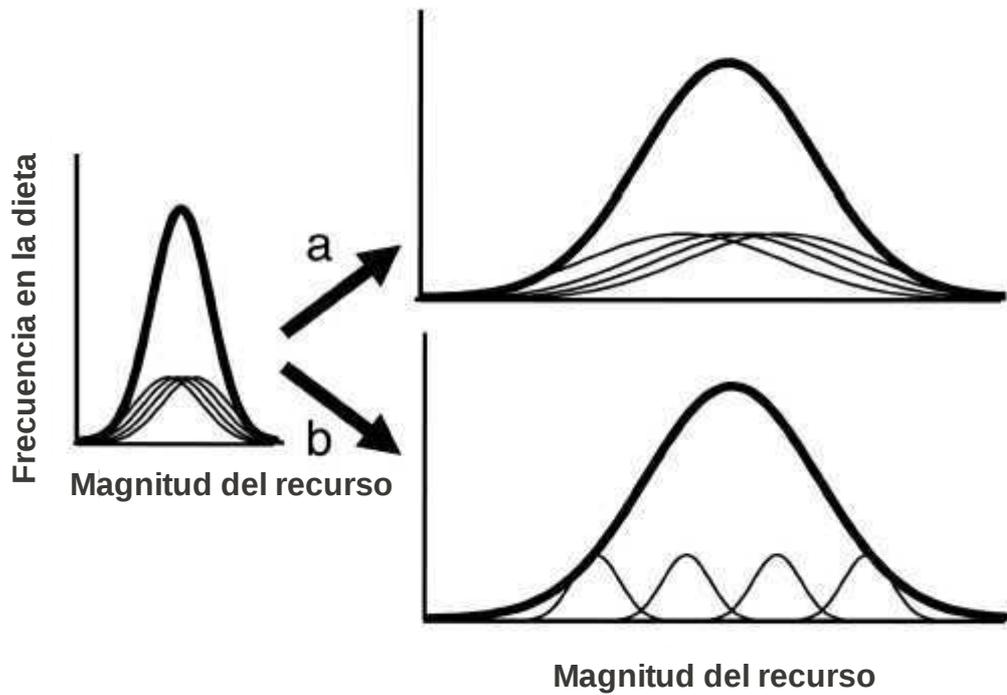


Figura 4.1. Mecanismos por los cuales una población puede ampliar su nicho. Las líneas de trazo grueso indican la amplitud del nicho poblacional y las líneas de trazo fino indican la amplitud de nicho individual a. Ampliación de nicho (AN): todos los individuos se vuelven más generalistas ampliando su nicho individual cuando la población también lo hace. b. Divergencia de nicho (DN): los individuos divergen entre sí sin ampliar su nicho individual cuando la población amplía su nicho.

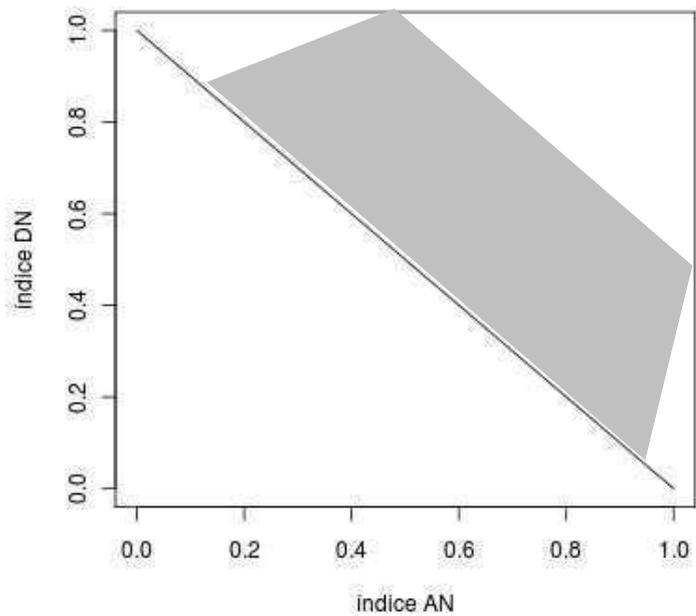


Figura 4.2. Relación entre un índice que indica la importancia de la ampliación de nicho (AN) vs. otro que indica la importancia de la divergencia de nicho (DN) para cada especie. Si ambos mecanismos no son mutuamente excluyentes, se espera que las especies se ubiquen en la porción superior derecha del gráfico entre un índice que indica la importancia de AN vs. otro que indica la importancia de DN para cada especie, con una mayor probabilidad dentro del área gris.

Métodos

El área de muestreo, el diseño experimental y el procesamiento de las trampas nido y del polen contenido en los capullos se describen en los capítulos 2 y 3. Los análisis se realizaron comparando entre diferentes poblaciones para cada especie. Cada sitio donde la especie estuvo presente constituyó una población.

Índices utilizados

El índice r_{AN} representa la magnitud de AN y se calcula como la correlación entre la amplitud de nicho poblacional (TNW, del inglés, total niche width – ver cálculo más abajo) y la variación intraindividual de la dieta (WIC, del inglés, within individual component). El decir, que si la

amplitud de nicho poblacional está mayormente explicada por la variación intraindividual de la dieta, el valor de r_{AN} será alto. El índice r_{DN} representa la magnitud de DN y se calcula como la correlación entre la amplitud de nicho poblacional y la variación interindividual de la dieta (V – ver cálculo más abajo; Bolnick et al. 2002). Es importante señalar que en otros estudios se ha utilizado otra medida de V , normalmente llamada BIC (between-individual component; Bolnick et al. 2002); sin embargo, V ha sido utilizado con mayor frecuencia en los últimos estudios (Bolnick et al. 2002, 2007, Costa et al. 2008) y brinda una estimación menos sesgada de la variación de la dieta entre individuos que BIC. También en este caso, si la amplitud de nicho poblacional es mayormente explicada por la variación interindividual de la dieta, el valor de r_{DN} será alto.

La amplitud poblacional (TNW) se calculó usando el índice de Shannon-Weaver para datos discretos según Roughgarden (1979), $TNW = - \sum_j q_j \ln q_j$, donde q_j es la proporción de los ítems alimentarios en el nicho poblacional en la categoría j . Este índice es 0 cuando la población entera usa un solo ítem alimentario y aumenta cuando incrementa el número de categorías y la equitatividad de los ítems alimentarios.

La variación de la dieta entre individuos (V) se calculó en función de la similitud entre las proporciones de los ítems de la dieta para cada individuo y la población (Bolnick et al. 2002, 2007), $V = 1 - \sum_j \min(p_{ij}, q_j) = 0,5 \sum_j |p_{ij} - q_j|$, donde p_{ij} es la proporción de los ítems alimentarios consumidos por individuo i que está de la categoría j . El índice V varía entre 0, cuando todos los individuos usan el total de categorías de alimento usadas por la población, y 1, cuando los individuos son especialistas extremos; los valores intermedios entre 0 y 1 indican que los individuos son relativamente heterogéneos y usan subconjuntos de la dieta de la población (Bolnick 2007).

La variación en la dieta para cada individuo (WIC) se estimó como $WIC = \sum_i p_i \cdot (- \sum_j p_{ij} \ln p_{ij})$

donde p_i es la proporción de los recursos totales usados por la población que son utilizados por el individuo i , $p_i = \sum_j n_{ij} / (\sum_i \sum_j n_{ij})$, donde n_{ij} es el número de elementos presentes en la dieta del individuo i que corresponden a la categoría j (Bolnick et al. 2002).

Análisis estadísticos

Para evaluar si los dos mecanismos, AN y DN, pueden operar simultáneamente en las especies, es decir que no son mutuamente excluyentes, se realizó un gráfico de r_{AN} vs. r_{DN} donde cada especie está representada por un área proporcional al número de especies de planta utilizadas por ésta. Si las especies se ubican dentro de la matriz triangular superior, la hipótesis estará apoyada por la evidencia según la Figura 4.2. Además se espera obtener una correlación negativa de los puntos si la probabilidad de que los mismos caigan en la parte superior del gráfico es menor por errores de muestreo. La hipótesis no será apoyada si las especies se ubican agrupadas solo en los extremos de la diagonal definida en la Figura 4.2, en este caso los mecanismos serían mutuamente excluyentes.

Para evaluar si la importancia relativa de los mecanismos está relacionada con el grado de generalismo de la especie se realizaron correlaciones de Spearman entre los índices r_{AN} y r_{DN} y el número de plantas que utiliza cada especie de abeja. Una correlación negativa entre r_{AN} y el número de especies de planta utilizado, indicará que la importancia relativa de AN (Fig. 4.1a) se hace más fuerte a medida que las especies son más especialistas, mientras que una correlación positiva entre r_{DN} y el grado indicará que la DN (Fig. 4.1b) se hace más fuerte a medida que las especies se vuelven más generalistas.

Todos los cálculos y análisis fueron realizados con el programa estadístico R (<http://www.r-project.org>).

Resultados

Si bien en la mayoría de las especies opera uno u otro mecanismo, en *Megachile ctenophora* operan los dos, mientras que en *Xylocopa ordinaria*, *Anthidium vigintipunctatum* y *Anthidium rubripes* hubo una tendencia a que operen ambos mecanismos (Tabla 4.1). Esta tendencia se ve claramente reflejada en el gráfico de r_{AN} vs. r_{DN} donde las especies se ubicaron de manera distribuida en el área gris definida en la Figura 4.2 (Fig. 4.3). Además, los índices se correlacionaron negativamente ($r = -0.9$, $N = 7$, $p = 0.005$; Fig. 4.3).

No hubo una correlación significativa entre el grado de generalismo (medido como el número de especies de plantas utilizadas) y los índices r_{AN} y r_{DN} (r_{AN} : $r = -0.36$, $N = 7$, $p = 0.42$; r_{DN} : $r = 0.25$, $N = 7$, $p = 0.58$). No hubo relación entre el grado de generalismo y el tipo de mecanismo utilizado por las especies para ampliar su nicho individual (Fig. 4.3).

Tabla 4.1. Índices r_{AN} y r_{DN} para cada especie de abeja r_{NA} correlación de Spearman entre la amplitud de nicho poblacional (TNW) y la variación en el nicho individual (dentro del individuo, WIC; Fig. 4.1a). r_{DN} es la correlación de Spearman entre la amplitud de nicho poblacional (TNW) y la variación en la dieta entre individuos de una población (V; Fig. 4.1b). En la segunda fila de la tabla, r es el coeficiente de correlación de Spearman, p es la probabilidad de que esta relación ocurra por azar y N el número de observaciones.

Especie	r_{AN} (TNW vs. WIC)		r_{DN} (TNW vs. V)		población
	r	p	r	p	N
<i>Megachile</i> sp. A	0,49	0,12	0,85	7,00E-004	12
<i>Megachile ctenophora</i> Holmberg	0,65	0,02	0,81	1,30E-004	12
<i>Anthidium rubripes</i> Friese	0,8	0,02	0,58	0,12	7
<i>Anthidium vigintipunctatum</i> Friese	0,66	0,05	0,52	0,14	9
<i>Anthidium decaspilum</i> Moure	0,37	0,49	0,81	0,04	6
<i>Trichothurgus laticeps</i> Friese	1	<<0.0001	0.30	0,39	10
<i>Xylocopa ordinaria</i> Smith	0,72	0,01	0,51	0,09	12

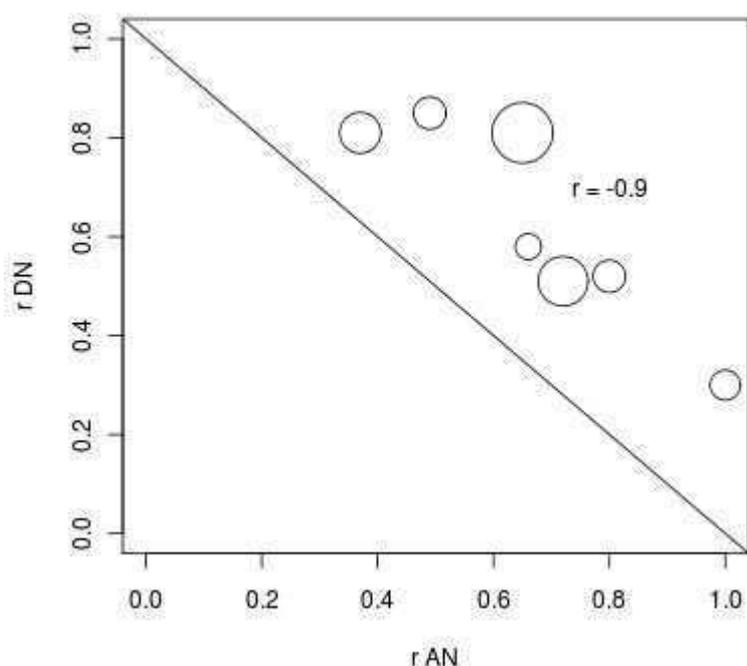


Figura 4.3. Relación entre r_{AN} y r_{DN} . Estos índices representan la magnitud de los mecanismos AN y DN descritos en la Figura 4.1 para cada especie de abeja cuando se amplía su nicho poblacional. El área de los círculos es proporcional al número de especies de planta que utilizó cada especie de abeja, cuanto mayor el área más generalista es la especie. Si hubiera relación entre el grado de generalismo de las especies y el tipo de mecanismo que opera con mayor importancia debería haberse observado un gradiente en el tamaño de área a medida que avanza cualquiera de los ejes x o

y. Esto no se observó.

Discusión

Este es el primer estudio que muestra mediante el análisis de dieta que las especies pueden ampliar su nicho poblacional mediante dos mecanismos alternativos (Fig. 4.1), los cuales pueden ocurrir en simultáneo. Por otro lado no se encontró relación de los mecanismos utilizados por las especies de abeja y su grado de generalismo, lo que sugiere que es otra característica propia de las especies la que determina la importancia relativa de cada mecanismo.

Mis resultados sugieren que los dos mecanismos propuestos de ampliación del nicho poblacional (Fig. 4.1.) están operando. Tres especies, *Megachile* sp. A, *M. ctenophora* y *A. vigintipunctatum*, se ajustaron a la hipótesis de divergencia de nichos, ya que la variación entre individuos aumentó con la amplitud del nicho poblacional (r_{DN} ; Tabla 4.1). Además, para *M. ctenophora* se registró un aumento en la variabilidad dentro de los individuos (WIC), es decir que sus individuos ampliaron su nicho individual cuando aumentó el nicho poblacional (r_{AN} ; Tabla 4.1). Esto significa que aunque los individuos son más especializados en comparación con la población, también son más generalistas que los individuos de poblaciones con nichos más acotados. Es decir que para esta especie ocurre una situación intermedia donde ambos mecanismos explican la ampliación del nicho poblacional. Para otras tres especies estudiadas, *X. ordinaria*, *A. vigintipunctatum* y *A. rubripes*, se registraron tendencias similares a la de *M. ctenophora*. Por otro lado, para *T. laticeps* sólo se registró un aumento de la variación entre individuos con la TNW (Tabla 4.1). Esto indica que los individuos amplían su nicho al ampliarse el nicho de la población, es decir que los individuos se vuelven generalistas cuando la población también lo hace. Por lo tanto, los dos mecanismos que explican la ampliación del nicho poblacional constituyen estrategias poblacionales inversas que pueden ocurrir en simultáneo.

Si bien estudios anteriores habían planteado la existencia de dos mecanismos por los cuales una población puede ampliar su nicho poblacional (Fig. 4.1), hasta el momento sólo se había reportado la ocurrencia de la divergencia de nicho (DN; Fig. 4.1b), mientras que ningún estudio previo reportó la ampliación de nicho (AN; Fig. 4.1a; Bolnick et al. 2007, Costa et al. 2008). El presente estudio demuestra que si bien algunas especies se comportan según lo documentado por los estudios anteriores, esto sólo ocurrió para tres especies donde se registró una correlación positiva entre la variabilidad entre individuos (V) y la amplitud de nicho poblacional (TNW; Tabla 4.1), mientras que para las otras la correlación no fue estadísticamente significativa. Estos resultados contradicen las predicciones de Bolnick et. al (2007), quienes proponen que DN sería el mecanismo (Fig. 4.1b) más general.

Por último, no se encontró relación entre el grado de generalismo de las especies y el mecanismo que utilizan para ampliar su nicho poblacional. Podría ocurrir que las relaciones filogenéticas entre las especies estuvieran enmascarando la relación entre el mecanismo y el grado de generalización de las especies; sin embargo, esto es improbable ya que las especies no se encuentran en el gráfico agrupadas filogenéticamente. Además, se sabe que la magnitud en la variación de la dieta entre individuos depende del nivel de competencia intra o interespecifica, las oportunidades ecológicas y la predación (Bolnick et al. 2010, Araújo et al. 2011). Por otro lado, podría pensarse que el generalismo de los polinizadores se debe no tanto a restricciones como a flexibilidades comportamentales. Las abejas podrían tener, y frecuentemente difieren muy marcadamente entre especies, en la capacidad de aprendizaje y por lo tanto serían condicionables temporariamente. Así, en conjunto, la población de abejas de cierta especie podría ser generalista aunque los individuos se concentren en una o pocas fuentes florales. Alternativamente, las abejas podrían carecer de esa flexibilidad de aprendizaje, no mostrar condicionamientos individuales y, por lo tanto, tener similar

amplitud de nicho en todos los individuos de la población. Por otro lado, el grado de generalismo medido como el número de especies de planta que las abejas consumen podría no ser el más adecuado para reflejar el generalismo de cada especie (Vázquez et al. 2009, Dorado et al. 2011), ya que se dispone de información sobre lo consumido en un área determinada, pero esta medida no necesariamente reflejaría la especialización evolutiva de cada especie de abeja (Janzen 1980). Esta medida permite conocer el nicho realizado de cada especie, pero no podemos conocer cuál es el nicho potencial (Vázquez y Aizen 2006, Devictor et al. 2010), que sería la medida más adecuada para usar en este estudio. Por lo tanto, la especialización a nivel evolutivo de las especies sigue siendo una posible causa para explicar la magnitud de los mecanismos que operan sobre las mismas.

Este trabajo aportó evidencias que refuerzan la teoría de variación de nichos, aunque, a diferencia de estudios anteriores, no lo propone como el mecanismo más general que explica la ampliación del nicho poblacional. Este estudio demostró que los dos mecanismos propuestos para explicar la ampliación de nicho poblacional (Fig. 4.1) están operando en las especies y de manera simultánea. Por lo tanto es importante en futuros estudios evaluar la ocurrencia de ambos.

Capítulo 5: Rareza y especialización en redes planta-polinizador

Resumen

La mayoría de las especies raras aparecen como especialistas extremos en las redes planta-polinizador. Esta observación podría ser producto de procesos ecológicos o de artefactos de muestreo. Para contrarrestar posibles artefactos de muestreo, se han propuesto varios métodos, pero todos ellos poseen la limitante de estar basados en datos de visitas a las flores. De esta manera, los visitantes raros quedan poco representados. En este trabajo se propone el análisis de la composición de dieta de trampas de nido de abejas solitarias para evaluar la confiabilidad de las inferencias sobre la especialización de las especies raras de la red. Para ello, se compararon datos de una red planta-polinizador muestreada por observaciones de visitas a las flores y datos del contenido de trampas nido muestreadas en los mismos sitios y años. Este estudio mostró que el análisis del contenido de las trampas nido resultó bueno para estimar el grado de algunas especies raras de la red. Las especies raras en la red aparecieron como más especialistas de lo que en realidad son, y el sesgo en las estimaciones se incrementó con la rareza de la especie. El bajo grado de las especies raras en la red resultó de un muestreo insuficiente de las interacciones raras, lo que podría tener consecuencias importantes para la interpretación de la estructura de la red.

Introducción

Las redes planta-polinizador describen las interacciones interespecíficas entre plantas y polinizadores en un contexto comunitario (Memmott 1999, Bascompte y Jordano 2007). Estas redes se construyen comúnmente con observaciones de visitas de los polinizadores a las flores (redes de visitas). Una observación común en este tipo de estudios es que la mayoría de las especies raras parecen ser especialistas (Bascompte et al. 2003, Jordanos et al. 2003, Vázquez y Aizen 2004). En otras palabras, el número de conexiones interespecíficas de una especie (de acá en adelante grado de la especie) y la frecuencia de observación de visitas están positivamente correlacionadas. Esta correlación podría resultar de mecanismos ecológicos reales o de artefactos de muestreo (Vázquez et al. 2009a). Los mecanismos ecológicos incluyen dos tipos distintos de procesos: las interacciones neutrales y el acople de caracteres. La interacción neutral se refiere al efecto de la abundancia en la probabilidad de los encuentros interespecíficos, de tal modo que las especies abundantes tienden a encontrarse más frecuentemente con las raras. El acople de caracteres se refiere a la correspondencia entre características fenotípicas de los individuos interactuantes. Un artefacto de muestreo es probable porque las especies raras de polinizadores y sus interacciones tienen baja probabilidad de ser observados en las flores, y entonces aparecen como especialistas extremas cuando en realidad son generalistas.

La baja probabilidad de detectar los enlaces interespecíficos de las especies puede distorsionar los patrones de las redes y en consecuencia nuestra interpretación en los estudios comunitarios. Para contrarrestar los artefactos de muestreo potenciales se han propuesto tres métodos. El primero, consiste en incrementar el esfuerzo de muestreo, ya sea invirtiendo mayor tiempo en los muestreos visuales por unidad de tiempo (Vázquez y Aizen 2003, Nielsen y Bascompte 2007) o incrementando el periodo de tiempo por el cual se realiza el estudio, por ejemplo sumar datos de varios años (Petanidou et al. 2008). El segundo método, es aplicar métodos estadísticos para

remover los artefactos de muestreo (Blütgen et al. 2006, Dormann et al. 2009). El tercero, consiste en estudiar el polen transportado por el polinizador (Bosch et al. 2009, Alarcón 2010), que provee información acumulada de la identidad de plantas que fueron visitadas previamente. De todos modos, estos métodos tienen la limitante de estar basados en datos de visitas, que deja submuestreadas a las interacciones que involucran visitantes raros.

En este estudio propongo el análisis de la composición alimentaria de trampas nido de abejas como una herramienta para evaluar la confiabilidad de las estimaciones de especialización de las redes de visita planta-polinizador. Las trampas nido constituyen una herramienta simple pero muy eficaz para estudiar los hábitos alimentarios de las abejas, ya que contienen grandes cantidades de polen (Krombein 1977, Michener 2000). Al identificar el polen contenido en las trampas, se puede conocer la identidad de las plantas que fueron visitadas por la abeja que construyó el nido. Si hubieran flores que solo fueron visitadas por la abeja adulta para alimentarse o coleccionar néctar, estas especies deberían estar representadas en pequeñas cantidades en los nidos (Williams y Tepedino 2003, Rust et al. 2004). Aunque las trampas son utilizadas por un pequeño grupo de abejas, las especies que los utilizan ocupan gran cantidad de nidos, proveyendo mucha información sobre la especialización de algunas especies raras de la red.

En este capítulo hipotetiza que el grado estimado mediante los datos de visita para las especies raras está muy sesgado hacia la especialización, y que las trampas nido proveen de información más precisa para estimar el grado de las especies que los datos de visitas, por que cada especie de abeja ocupa muchas trampas y deja de ser rara con este método de muestreo y porque cada trampa nido contiene polen de muchas visitas realizadas por un individuo. Para poner a prueba esta hipótesis se evaluaron cuatro predicciones comparando los datos obtenidos de las trampas y de las visitas.

Primero, las identidades las especies de plantas registradas en las observaciones de visitas a las

flores deberían ser un subgrupo de las registradas en las trampas. Segundo, el grado de las especies usando los datos de visitas y los de las trampas no debería estar correlacionados, lo que indica que los dos métodos no son equivalentes para estimar el grado. Tercero, la relación positiva entre el grado de las especies y la frecuencia de observación registradas para los datos de vista debería desaparecer cuando se utilizan los datos de las trampas nido. Cuarto, las estimaciones del grado realizados con los datos de visitas y de las trampas deberían converger a medida que aumenta la frecuencia de observación. Por último se realizó una simulación para evaluar las consecuencias en la estructura de la red cuando se mejora la información.

Métodos

Muestreo de visitas planta-polinizador

Se utilizaron datos de una red planta-polinizador descrita por Vázquez et al. (2009b). Las observaciones fueron realizadas durante los años 2006 y 2007 en cuatro sitios en el desierto de Monte en la Reserva Natural Villavicencio, Mendoza, Argentina. Las observaciones de visitas consistieron en censos de 5 de min a una rama florecida para arbustos y arboles, o a toda la planta, o a un grupo de plantas en el caso de hierbas. Durante cada periodo de observación, se registró cada visitante floral que contactó partes reproductivas de la planta. Se realizaron 894 censos (75 hs aproximadamente de observación), de los cuales 556 involucraron especies de plantas presentes en este análisis. En el caso de los visitantes florales y la plantas que no pudieron ser identificados en el campo, se colectó el ejemplar para su posterior identificación en el laboratorio. Los resultados de la red incluyeron 41 especies de planta, 97 especies de visitantes florales, y 6301 interacciones. De los 97 visitantes florales, 50 fueron observados una sola vez.

Algunos especímenes colectados en los censos fueron reidentificados luego del estudio de Vázquez et al. (2009). Como resultado, dos especímenes que fueron identificados como una de las especies

incluidas en el análisis (*Megachile* sp. A) fueron identificados como otra especie diferente y excluidos del presente estudio. También se eliminaron algunas observaciones cuyo ejemplar no pudo ser colectado y la identificación era dudosa. Como los resultados no difirieron significativamente la hacerse estos cambio aquí solo se reportan los resultados con los datos corregidos.

Muestreo con trampas nido

Se llevó a cabo un muestreo con trampas nido al mismo tiempo y en los mismos lugares donde se muestreó la red de interacciones arriba descrita, de manera que las mismas interacciones pudieran ser registradas en las trampas nido y en los censos de vista. En cada sitio se colocaron trampas en 30 puntos espaciados en por lo menos 20 m. En cada punto se colocaron 9 trampas que consistieron de tacos de madera (2 x 15 cm) con un agujero longitudinal de 5 u 8 mm de diámetro; las piezas de diferentes diámetros se intercalaron. Las trampas fueron revisadas semanalmente y las ocupadas se reemplazaron por trampas nuevas. Cada trampa constituyó un nido de abejas (Fig. 3.1a). Una vez en el laboratorio los nidos fueron abiertos para registrar los números de celdillas (Fig. 3.1b). Una celdilla de cada nido fue extraída para identificar el polen. La identificación taxonómica se realizo comparando con una colección de referencia de las especies de plantas colectadas en los sitios de muestreo. El resto de las celdas se mantuvo en las trampas nido a temperatura ambiente en el laboratorio hasta que los adultos emergieron. Se registró el número e identidad de los adultos, parásitos y cleptoparásitos. Cuando fue posible, los adultos emergidos fueron liberados en los sitios de origen. Los parásitos y cleptoparásitos emergidos de las trampas no fueron incluidos en este análisis porque el polen del nido no representó visitas a las flores de los adultos correspondientes.

Análisis estadísticos

Para evaluar si el polen de las trampas da buena información para inferir el grado de las especies, se

comparó la identidad de las especies de plantas registradas en los datos de visitas y de las trampas nido. Si la identidad de las plantas provenientes de los datos de visitas fuera un subgrupo de las registradas en las trampas nido, se concluiría que el análisis del polen de las trampas nido es bueno para estimar la especialización de las abejas. Alternativamente, si la identidad de las plantas obtenidas de los datos de trampas nido fuera un subgrupo de lo obtenido con los datos de visita, se concluiría que el polen de las trampas provee una información incompleta para inferir el grado de las especies.

Para evaluar si los datos de visitas y de trampas son equivalentes para inferir el grado de las especies, se realizó una correlación de Spearman entre éstas; la falta de correlación indicaría que los dos métodos no son equivalentes para estimar el grado de las especies. Para evaluar si las estimaciones del grado obtenidas a partir de datos de visita resultan de un artefacto de muestreo, se compararon correlaciones de Spearman entre el grado de las especies y la frecuencia de visita, en un caso el grado se estimó de los datos de las observaciones de visita y en el otro de las trampas nido; una correlación positiva para los datos de visita pero no para los datos de las trampas indicaría que el artefacto de muestreo es importante en generar el grado observado en las redes. Para evaluar si las estimaciones del grado de visitas y de trampas se vuelve similar a medida que aumenta la frecuencia de observación de visitas, se evaluó una correlación de Spearman entre una diferencia estandarizada entre el grado calculado con los datos de trampas y de visitas (de aquí en adelante diferencia en el grado visita-trampa) y la frecuencia de observación para cada especie de abeja; una correlación negativa indicaría que para los datos de visita el sesgo en la estimación del grado aumenta con la rareza de las especies. La estandarización en la diferencia en el grado visita-trampa se realizó dividiéndola por el número total de interacciones registrada para cada especie. Los análisis de correlación se realizaron usando la función `cor.test` del software estadístico R (<http://www.r-project.org/>).

Simulación de la información de las interacciones mejorada

Se realizó una simulación para evaluar cómo cambiaría la estructura de la red si se mejorara la información para todas las especies. Para ello, primero se asignó una probabilidad de error en la estimación del grado a cada especie de la red. Para las especies que utilizaron las trampas, esta probabilidad fue estimada como la diferencia en el grado visita-trampa, asumiendo que las trampas revelan la información verdadera. Luego, se utilizó la relación entre la diferencia en el grado visita-trampa y la frecuencia de observación para estimar la probabilidad de error del resto de los visitantes florales que no utilizaron las trampas, truncando la relación y asignando cero a la probabilidad para las especies con valores negativos en la ordenada. Para las especies con valores mayores a cero, se asignó un nuevo número de enlaces entre k y 9, donde k es el grado original de la especie y 9 el máximo grado observado para las especies que utilizaron las trampas ($k < 9$ para las especies que reciben enlaces nuevos). El nuevo número de enlaces se asignó usando una distribución binomial de probabilidades para cada error correspondiente a cada especie (con parámetros n y p), donde n es el número de pruebas ($n=9$) y p es la probabilidad de error para cada especie. Luego, se adicionaron enlaces en la matriz de interacción original asignando a cada planta una probabilidad proporcional al producto del grado de la planta y su abundancia en el campo. Se compararon tres atributos de la red muy utilizados en estudios de redes, la conectancia, el grado promedio, y el anidamiento, entre la matriz original y la corregida. La conectancia es la proporción de los enlaces potenciales que realmente ocurren, definida como $C = L/(I \times J)$, donde L es el número de entradas diferentes de cero en una red binaria de interacciones e I y J son el número de especies de animales y plantas en la red. El grado promedio es el número de interacciones interespecificas promedio para una especie en la red. El anidamiento es la tendencia de las especies especialistas a interactuar con generalistas, o más precisamente, el grado de asimetría en la distribución de la ausencias inesperadas y presencias definidas por la diagonal de la matriz (Almeida-Neto et al.

2007). El anidamiento fue calculado utilizando la medida NODF (Almeida-Neto et al. 2008), que corrige por sesgos resultantes en las dimensiones de la matriz. Valores de cero indican que no hay anidamiento, valores de 100 que el anidamiento es perfecto. Esta medida se calculó usando la función `nestednodf` del paquete bipartite (Dorman et al. 2008) del software estadístico R. El paquete bipartite fue utilizado también para calcular la conectancia y el grado promedio.

Resultados

Un total de 460 trampas nido fueron ocupadas por siete especies de abejas solitarias, 121 de las cuales fueron utilizadas para el análisis de polen (25 en 2006 y 96 en 2007). Las cinco especies más abundantes en las trampas fueron también observadas en las visitas: dos especies de *Megachile* sin identificación (de aquí en adelante llamadas *Megachile* sp. A y *Megachile* sp. C), *Megachile ctenophora* Holmberg, *Anthidium vigintipunctatum* Fries, y *Trichothurgus laticeps* Friese. Las dos especies restantes, *Anthidium rubripes* Friese y *Anthidium decaspilum* Moure, fueron observadas solo en unas pocas trampas y ausentes en las visitas. Por ello en este trabajo solo se incluyeron las cinco especies más abundantes para las cuales se registró un total de 33 visitas a flores. El número total de visitas y trampas nido registrado para cada especie de abeja, lo mismo que el número de periodos de observación para cada especie de planta se reportan en la Tabla 5.1.

Para todas las especies de este estudio, el grado estimado de las trampas nido fue mayor que el estimado con datos de visitas (Tabla 5.1). Para todas menos una especie las plantas registradas en las visitas fueron un subgrupo de las registradas en las trampas nido (Tabla 5.1); la excepción fue *Megachile* sp. A, que fue registrada visitando dos especies de plantas que no fueron registradas en el polen de las trampas. Por ello mientras que las especies aparecen como especialistas extremas en los datos de visita, aparecen mas generalistas en los datos de las trampas. Por ejemplo, *M. ctenophora* y *A. vigintipunctatum* fueron observadas solo una vez en las visitas y por ello su grado es de uno en la

red, pero se vuelve mucho mas grande (7 y 8) en las trampas nido.

No hubo relación entre el grado estimado con los datos de visitas y de las trampas nido ($r = -0.28$, $N = 5$, $p = 0.64$). Esto muestra que un estimador no puede ser predicho por el otro.

Se encontró una relación positiva entre el grado de las especies y la frecuencia de visitas cuando se utilizó los datos de visitas para estimar el grado ($r = 0.91$, $N = 5$, $p = 0.028$; Fig. 5.1a), lo que es consistente con estudios previos de redes planta-polinizador, donde las especies raras tienen bajo grado (Bascompte et al. 2003, Jordano et al. 2003, Vázquez y Aizen 2003, 2004). Esta correlación desapareció cuando el grado fue estimado con datos de las trampas nido ($r = -0.5$, $N = 5$, $p = 0.391$; Fig. 5.1b).

Tabla 5.1. Grado de las especies registrado mediante trampas nido y observaciones de visitas a las flores en una red planta polinizador en la Reserva Natural Villaviciencio, Mendoza.

	<i>Megachile</i> sp. A		<i>Megachile</i> sp. C		<i>Megachile ctenophora</i> Holmberg		<i>Anthidium vigintipunctatum</i> Friese		<i>Trichothurgus laticeps</i> Friese		<i>Anthidium rubripes</i> Friese		<i>Anthidium decaspilum</i> Moure	
	Visitas (19)‡	Trampa nido (48)§	Visitas (7)	Trampa nido (3)	Visitas (1)	Trampa nido (8)	Visitas (1)	Trampa nido (37)	Visitas (5)	Trampa nido (22)	Visita (0)	Trampa nido (2)	Visitas (0)	Trampa nido
<i>Larrea divaricata</i> auct. non Cav. (170)†	15	48	5	3	–	7	1	20	–	1	–	2	–	1
<i>Prosopis flexuosa</i> L. C. (60)	–	4	–	1	–	6	–	30	–	1	–	1	–	–
<i>Opuntia sulphurea</i> G. Don in Loudon (64)	–	2	2	1	–	3	–	–	5	22	–	–	–	–
<i>Tymophylla pentachaeta</i> (DC.) Small (DC.) Strother (12)	–	4	–	–	–	5	–	4	–	3	–	1	–	–
<i>Lecanophora heterophylla</i> (Cav.) Krapov (22)	–	1	–	1	1	2	–	1	–	1	–	–	–	–
<i>Zuccagnia punctata</i> Cav. (59)	–	3	–	–	–	1	–	3	–	–	–	–	–	–
<i>Menodora decemfida</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) A. Gray (56)	–	–	–	–	–	4	–	4	–	–	–	–	–	–
<i>Senna aphylla</i> (Cav.) H. S. Irwin & Barney (28)	2	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Lycium</i> spp. (22)	–	–	–	–	–	–	–	3	–	–	–	–	–	–
<i>Buddleja mendozaensis</i> Benth. (7)	–	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	–	–	–
<i>Larrea nitida</i> Cav. (29)	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Helenium donianum</i> (Hook. & Arn.) Seckt (27)	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

† Número de periodos de observación llevados a cabo en una especie particular de planta.

‡ Número de individuos de una especie particular de abeja registrados en las observaciones de visitas.

§ Número de trampas nido registrados para una especie particular de abeja.

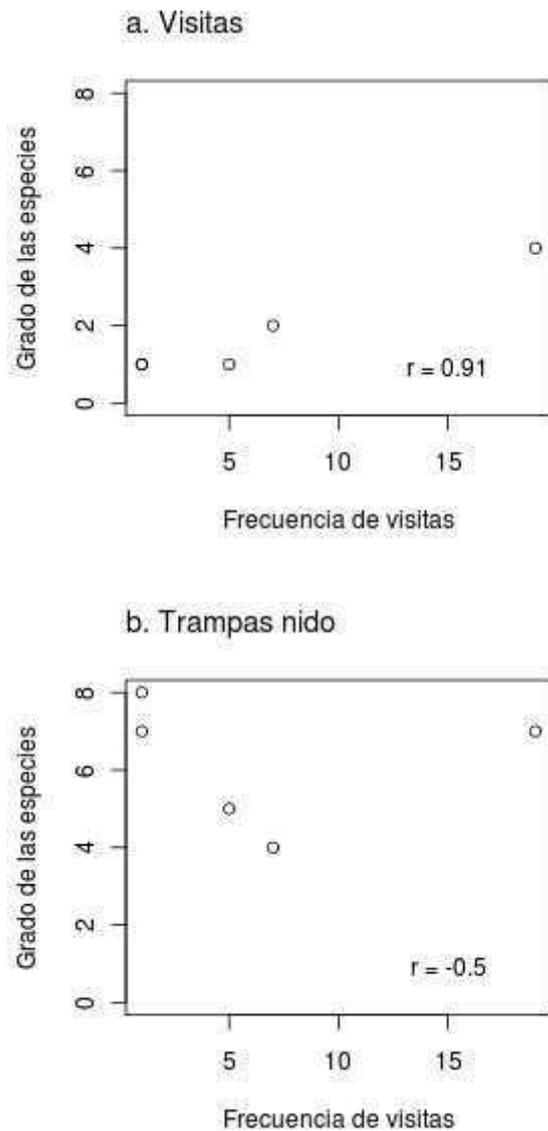


Figura 5.1. Correlación entre el grado de las especies y la frecuencia de observación de visitas. (a) Grado de las abejas (número de interacciones interespecíficas) estimado de los datos de observación de visitas (Vázquez et al. 2009). Notar que se ven cuatro puntos en vez de cinco, porque hay dos especies superpuestas en la frecuencia de observación igual a uno. (b) Grado de las especies estimado de las trampas nido. Cada trampa constituye un nido de abeja.

Hubo una relación negativa entre la diferencia del grado visita-trampa y la frecuencia de observación de visitas ($r = -0.97$, $N = 5$, $p = 0.0048$; Fig. 5.2). Esta relación negativa muestra que la estimación del grado para visitas y trampas nido se hace cercana a medida que la frecuencia de observación aumenta.

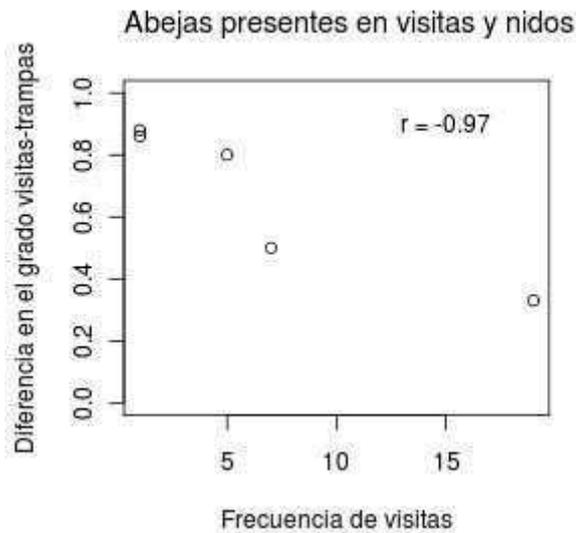


Figura 5.2. Diferencia en el grado visita-trampa vs. Frecuencia de observación de visitas para especies raras que utilizaron las trampas nido. La diferencia en el grado visita-trampa entre los grados (número de interacciones interespecíficas) estimada de las visitas y las trampas nido se dividió por el total de interacciones registrada para cada especie de abeja.

La simulación mostró que la información con datos mejorados resulta en un incremento de la conectancia de 60% (de 0.081 a 0.134), el grado promedio incrementó en 60% (de 2.33 a 3.85), y el anidamiento aumentó en un 50% (de 21 a 42).

Discusión

Este estudio demostró que el muestreo con trampas nido permite mejores estimaciones del grado de las especies que las observaciones de visitas a las flores. Las trampas nido también permitieron la

detección de especies que no fueron registradas con las observaciones de visitas. Por lo tanto, estos resultados mostraron claramente que las especies raras en las redes de visitas aparecen más especializadas de lo que en realidad son, y el sesgo en la estimación del grado de las especies incrementa con la rareza de éstas. El bajo grado de las especies raras en la red de visitas resultó de un muestreo insuficiente de las interacciones raras, que podría tener consecuencias importantes en la estructura de la red.

Las trampas nido proveyeron información útil para estimar el grado de las especies de la mayoría de las abejas de este estudio, ya que las interacciones interespecíficas registradas en las visitas fueron un subgrupo de las registradas en las trampas nido. La excepción fue *Megachile* sp. A (Tabla 5.1), que tuvo dos especies de plantas que fueron registradas en las visitas y no en las trampas, *Larrea nitida* y *Helenium donianum*. Una posible explicación es que esta especie de abeja usa estas plantas solo para tomar néctar; de todas maneras, ésta no es la explicación más probable para justificar la ausencia de estas plantas en el registro de las trampas. El uso exclusivo de *L. nitida* para néctar es poco probable dado que *L. divaricata*, es una especie morfológicamente similar, es usada mayormente como fuente de polen. Alternativamente, *L. nitida* pudo haber estado presente en las trampas pero no haber sido registrada, ya que sus granos de polen son indistinguibles de los de *L. divaricata*. En este análisis se asumió que todos los granos de *Larrea* observados en las trampas nido pertenecieron a *L. divaricata*, porque esta especie florece muy abundantemente durante el período de anidamiento de las abejas, mientras que *L. nitida* florece brevemente al comienzo de la temporada; de todas maneras, debe tenerse en cuenta que esta suposición puede ser incorrecta. Por otro lado, también es improbable que *H. donianum* fuera usada solo para néctar porque sus granos de polen aparecen en trampas colectadas en otros sitios no incluidos en este análisis. Por lo tanto los datos de visitas pueden complementar a los de las trampas, pero el último método es sustancialmente más sensible que el primero.

Los resultados de este estudio muestran que las especies resultaron más generalistas de lo que aparecen en los datos de visitas, indicando que el gran número de especies raras que son especialistas en las redes planta-polinizador resultan de un artefacto de muestreo, como se había conjeturado en estudios previos (Vázquez et al. 2009a). Esta conclusión viene de la observación de que los grados estimados con ambos métodos no se correlacionan, indicando que no son equivalentes, y que la relación positiva entre el grado de las especies y la frecuencia de observación de visitas (Fig. 5.2a) desaparece cuando se utiliza el grado estimado con datos de trampas nido (Fig. 5.2b). Los últimos resultados concuerdan con los de Bosch et al. (2009), donde el número de especialistas extremos en la red decreció en 0.6 veces cuando se incluyó la información del polen transportado por los polinizadores, sugiriendo que la especialización ecológica es comunmente sobrestimada en las redes de visita planta-polinizador.

Es posible que el sesgo de muestreo observado resulte de un bajo esfuerzo de muestreo sobre algunas especies raras de plantas usadas como fuente de polen por las abejas de este estudio, ya que la intensidad de muestreo en este estudio (y en la mayoría de los estudios de redes planta-polinizador) está positivamente correlacionada con la abundancia de plantas. Sin embargo, esta es una explicación poco probable, porque las abejas utilizaron tanto plantas abundantes como raras y el sesgo se vio en ambos grupos de plantas (ver Tabla 5.1). Se puede notar por ejemplo que para *L. divaricata*, la planta más abundante, que las observaciones de visitas detectaron solo la mitad de las interacciones registradas en las trampas nido. Consecuentemente es lógico pensar que el sesgo está dado por la dificultad de muestrear las interacciones que involucran polinizadores raros en las visitas y no por la distribución del esfuerzo de muestreo entre las plantas.

Este estudio también muestra que el sesgo de muestreo se vuelve más grande a medida que

incrementa la rareza de las especies, como se ve en la Figura 5.3 donde la diferencia del grado visita-trampa incrementa cuando decrece la frecuencia de observación. Un valor alto de diferencia del grado visita-trampa significa que la estimación de la especialización mediante los datos de visitas está sesgada hacia la especialización por falta de información comparado con las estimaciones de la especialización de los datos de las trampas nido. Aunque se trabajó con un número pequeño de especies que nidifican en madera, lo mismo podría pasar con otras especies raras de la red. Por ello, como otros han advertido antes (Blüthgen et al. 2006, 2008, Petanidou et al. 2008), definir la especialización de las especies mediante el grado podría ser bastante impreciso.

La simulación utilizando datos mejorados mostró que el tipo de artefacto de muestreo considerado aquí puede tener influencia en toda la estructura de la red. Como se ve en la conectancia, el grado promedio, y el anidamiento, donde se produjo un incremento en más de un 50% cuando se asumió que el mismo sesgo dependiente de la frecuencia de observación ocurre para todas las especies de la red. Esta suposición es cuestionable, ya que los diferentes grupos de insectos de la red tienen diferentes historias de vida, y restricciones morfológicas, fisiológicas, y comportamentales comparados con las abejas de este estudio. De todas maneras, esta suposición nos permitió hacer una simulación como ejercicio para proveer una estimación grosera de la dirección de los cambios en los parámetros que definen la estructura de la red cuando ocurren estos sesgos de muestreo. Por otro lado, es notable que los cambios en los parámetros de la red provenientes de la simulación tienen la misma tendencia que los encontrados por Bosch et al. (2009) cuando se comparó la red de visitas con la red que incorpora los datos del polen transportado por los polinizadores.

En resumen, los resultados aquí reportados indican que los artefactos de muestro pueden modificar las conclusiones que obtenemos sobre la estructura de las redes planta-polinizador. Se resalta la necesidad de aplicar métodos que remuevan estos artefactos. El incremento de la información sobre

historia natural como la provista por las trampas nido es invaluable para lograr este objetivo.

Capítulo 6: Síntesis

En esta tesis se estudiaron algunos aspectos de las interacciones planta-polinizador vistas desde la perspectiva de los polinizadores. A continuación realizo una síntesis de los resultados, poniéndolos en un contexto general.

Este es el primer estudio que evaluó la relación diversidad-estabilidad para la producción floral como recurso para los polinizadores a lo largo de una temporada de floración (capítulo 2). Desde hace tiempo se ha generado un amplio debate sobre la relación diversidad-estabilidad (Griffin et al. 2010). Los estudios previos evaluaron esta relación para la producción de biomasa vegetal (Caldeira et al. 2005, Tilman et al. 2006) y en comunidades de microcosmos (e.g., Steiner et al. 2005, Zhang y Zhang 2006, Petchey et al. 2002, Gonzales y Descamps-Julien 2004). Mi aporte permite evaluar la generalidad de esta relación. Aunque, existe bastante consenso acerca de que la diversidad estabiliza la producción temporal de los recursos a nivel comunitario (McCann 2000), el debate todavía está abierto. Mi estudio constituye una evidencia más a favor de esta relación a nivel comunitario. Mi estudio también revela la gran influencia de la abundancia del recurso estudiado, en este caso la abundancia floral, sobre la estimación de la estabilidad temporal. De esta manera se recalca que esta abundancia debe ser controlada en los trabajos experimentales o incluida en los análisis cuando no pueda ser controlada en los estudios observacionales, como sucede en los estudios de gradientes naturales. Además, se pone en evidencia la importancia de incluir otros factores ambientales en los estudios observacionales, como por ejemplo la altitud y los disturbios, para prevenir resultados espurios.

Esta tesis también realiza un aporte al conocimiento del funcionamiento ecosistémico sobre los factores que influyen en la reproducción de diferentes especies de abejas (capítulo 3). Este tipo de estudios es importante para entender las causas de la declinación de las poblaciones de

polinizadores (Buchmann y Nabhan 1996, Kearns et al. 1998, NRC 2007) y el debate que actualmente hay al respecto (Ghazoul 2005, Aizen y Harder 2009), y para poder tomar medidas acertadas para la conservación del servicio ecosistémico que prestan estas poblaciones. Al centrarse en especies pertenecientes a una familia de abejas (Megachilidae), mi estudio evita los problemas derivados de la comparación de grupos taxonómicos dispares. Por otro lado, un estudio centrado en una familia tiene la limitante de que no se pueden extrapolar los resultados a otros grupos. Por lo tanto, será necesario en el futuro repetir este estudio con otros grupos de polinizadores para evaluar la generalidad de los resultados. Esto podría no resultar tan sencillo, ya que otros grupos de polinizadores tienen hábitos de nidificación que los hacen más difíciles de estudiar con el tipo de metodología utilizada para las abejas que nidifican en madera.

La teoría de nicho ha sido ampliamente desarrollada (Chase y Leibold 2003), pero usualmente en un nivel por encima del individual, aunque se sabe que la variación entre individuos de una población es común (Bolnick et al. 2003). Los dos mecanismos que explican la ampliación del nicho poblacional (ampliación de nicho, en el que cada individuo amplía su nicho individual, y divergencia de nicho, en el que cada individuo diverge de sus competidores conespecíficos) han sido propuestos hace tiempo (Van Valen 1965), pero solo recientemente se ha evaluado la generalidad de la divergencia de nicho en términos de nicho trófico para diferentes taxa, demostrándose que el mecanismo evaluado opera en todos los casos (Bolnick et al. 2007, Costa et al. 2008). En el capítulo 4 se evaluaron ambos mecanismos, demostrándose que ambos pueden operar simultáneamente. Por otro lado, hasta el momento se ha considerado que la magnitud de la variación de la dieta entre individuos depende del nivel de competencia intra o interespecífica, las oportunidades ecológicas y la predación (Bolnick et al. 2010, Araújo et al. 2011). El capítulo 4 exploró una alternativa, si el grado de especialización de las especies podría tener implicancias en la ocurrencia de uno u otro mecanismo como una alternativa a lo ya propuesto. Este capítulo permitió

avanzar en el conocimiento general de la teoría del nicho individual, evidenciando la necesidad de incluir ambos mecanismos en los estudios futuros.

En el capítulo 5 se evaluó cuán confiables son las inferencias sobre las especies raras en las redes planta-polinizador. Una observación común en estas redes es que las especies raras aparecen como especialistas extremas (Bascompte et al. 2003, Jordano et al. 2003, Vázquez y Aizen 2003, 2004). Esta observación se podría deber a un sesgo de muestreo que hasta ahora no había sido puesto a prueba (Vázquez et al. 2009a). Este estudio confirma por primera vez que tal sesgo existe (Dorado et al. 2011). Esto constituye un aporte metodológico que obliga a cambiar la manera en que se interpreta la especialización en las redes planta-polinizador. Para evaluar la generalidad de mis resultados, debería estudiarse qué ocurre con las especies raras en otros tipos de redes, como las redes tróficas.

En términos generales esta tesis permitió avanzar en el conocimiento del funcionamiento de las interacciones planta-polinizador desde la perspectiva de los polinizadores. Cada capítulo hace un aporte conceptual en diferentes áreas de la ecología general que puede aplicarse más allá del sistema estudiado. Por supuesto, aunque respondí algunas preguntas que permiten avanzar nuestro conocimiento del funcionamiento de estas interacciones, se han abierto otras que podrán servir como guía para estudios futuros.

Bibliografía

- Aizen, M. A. y Harder, L. D. 2009. The global stock of domesticated honey bees is growing slower than agricultural demand for pollination. *Current Biology* 19: 1-4
- Aizen, M. A. y P. Feinsinger. 1994. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine “chaco serrano.” *Ecological Applications* 4: 378-392
- Alarcón, R. 2010. Congruence between visitation and pollen-transport networks in a California plant-pollinator community. *Oikos* 119: 35-44
- Almeida-Neto, M., P. Guimarães, P. R. Guimarães Jr., R. D. Loyola, y W. Ulrich. 2008. A consistent metric for nestedness analysis for ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117: 1227-1239
- Almeida-Neto, M., P. R. Guimarães Jr., y T. M. Lewinsohn. 2007. On nestedness analyses: rethinking matrix temperature and anti-nestedness. *Oikos* 116: 716-722
- Araújo, M. S., D. I. Bolnick, y C. A. Layman. 2010. The ecological causes of individual specialization. *Ecology Letters* 14: 948-958
- Bascompte, J., P. Jordano, C. J. Melián, y J. M. Olesen. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 100: 9383-9387
- Bascompte, J., y P. Jordano. 2007. The structure of plant–animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 38: 567-593
- Biesmeijer, J. C., S. P. M. Roberts, M. Reemer, R. Ohlemüller, M. Edwards, T. Peeters, A. P. Schaffers, S. G. Potts, R. Kleukers, C. D. Thomas, J. Sttele, y W. E. Kunin. 2006. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and Netherlands. *Science* 313: 351-354
- Blüthgen, N., F. Menzel, and N. Blüthgen. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology* 6. doi: 10.1186/1472-6785-6-9

- Blüthgen, N., J. Fründ, D. P. Vázquez, y F. Menzel. 2008. What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecology* 89: 3387-3399
- Bolnick, D. I., L. H. Yang, J. A. Fordyce, J. M. Davis, y R. Svanbäck. 2002. Measuring individual-level resource specialization. *Ecology* 83: 2936-2941

- Bolnick, D. I., R. Svanbäck, J. A. Fordyce, L. H. Yang, J. M. Davis, C. Darrin Hulsey, y M. L. Forister. 2003. The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. *American Naturalist* 161: 1-28
- Bolnick, D. I., R. Svanbäck, M. S. Araújo, y L. Persson. 2007. Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Proceedings of National Academy of Sciences* 104: 10075-10079
- Bolnick, D. I., T. Ingram, W. E. Stutz, L. K. Snowberg, O. L. Lau, y J. S. Paull. 2011. Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width. *Proceedings of The Royal Society* 277: 1789-1797
- Bosch, J., A. M. Martín González, A. Rodrigo, y D. Navarro. 2009. Plant-pollinator networks: adding the pollinator's perspective. *Ecology Letters* 12: 409-419
- Buchmann, S. L., y G. P. Nabhan. 1996. *The forgotten pollinators*. Island Press, Washington, D. C., USA.
- Caldeira, M. C., A. Hector, M. Loreau, y J. S. Pereira. 2005. Species richness, temporal variability and resistance of biomass production in a Mediterranean grassland. *Oikos* 110:115-123
- Cane J. H. y S. Sipes. 2006. Characterizing floral specialization by bees: analytical methods and a revised lexicon for oligolecty. In *Plant–pollinator interactions. From specialization to generalization*. N. M. Waser and J. Ollerton. The University of Chicago Press. Chicago and London.
- Chapin, F. S, E. S. Zavaleta, V. T. Eviner, R. L. Naylor, P. M. Vitousek, H. L. Reynolds, D. U. Chase, J. M. y Leibold, M. A. 2003. *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. University of Chicago Press, Chicago.
- Costa, D. C., D. O. Mesquita, G. R. Colli, y L. J. Vitt. 2008. Niche Expansion and the Niche Variation Hypothesis: Does the Degree of Individual Variation Increase in Depauperate Assemblages? *American Naturalist* 172: 868-877

- Devictor, V., J. Clavel, R. Julliard, S. Lavergne, D. Mouillot, W. Thuiller, P. Venail, S. Villéger y N. Mouquet. 2010. Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology* 47: 15-25
- Dorado, J., D. P. Vázquez, E. L. Stevani, y N. P. Chacoff. 2011. Rareness and specialization in plant-pollinator networks. *Ecology* 92: 19-25
- Dormann, C. F., B. Gruber, and J. Fründ. 2008. The bipartite Package. Version 0.73. R project for Statistical Computing.
- Dormann, C. F., J. Fründ, N. Blüthgen, y B. Gruber. 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal* 2: 7-24
- Ebeling, A., A. M. Klein, J. Sumacher, W. W. Weisser, T. Tschardtke. 2008. How does plant richness affect pollinator stability and temporal stability of flower visits? *Oikos* 117: 1808-1815
- Elton, C. S. 1927. *Animale Ecology*. Sidwick and jackson, London.
- Elton, C. S. 1958. *Ecology of invasions by animals and plants*. Chapman and Hall. London.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34:487-515
- Feldman, T. S., W. F. Morris, y G. Wilson. 2004. When can two plant species facilitate each other's pollination? *Oikos* 105:197-207
- Fontaine, C., C. L. Collin, y I. Dajoz. 2008. Generalist foraging of pollinators: diet expansion at high density. *Oikos* 96: 1002-1010
- Garibaldi, L. A., M. A. Aizen, A. M. Klein, S. A. Cunningham, y L. D. Harder. 2011. Global growth and stability of agricultural yield decrease with pollinator dependence. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108: 5909-5914
- Gathmann, A., y T. Tschardtke. 2002. Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology* 71: 757-764
- Geber, M. A., y D. Moeller. 2006. Pollinator responses to plant communities and implications for

- reproductive character evolution. En: Harder, L. D., y S. C. H. Barrett. The ecology and evolution of flowers. Oxford University press.
- Ghazoul, J. 2005. Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 367-373
- Ghazoul, J. 2006. Floral diversity and the facilitation of pollination. *Journal of Ecology* 94: 295-304
- Gonzalez A. y B. Descamps-Julien. 2004. Population and community variability in randomly fluctuating environments. *Oikos* 106: 105-116
- Goulson, D., G. C. Lye, y B. Darvill. 2008. Decline and conservation of bumble bees. *Annual Review of Entomology* 53: 191-208
- Griffin, J., E. O'Gorman, M. Emmerson, S. Jenkins, A. M. Klein, M. Loreau, y A. Symstad. 2010. Biodiversity and the Stability of Ecosystem Functioning. En *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing*. Oxford University Press.
- Hegland, S. J. y O. Totland. 2005. Relationships between species'floral traits and pollinator visitation in a temperate grassland. *Oecologia* 145: 586-594
- Hegland S. J. y L. Boeke. 2006. Relationships between the density and diversity of floral resources and flower visitor activity in a temperate grassland community. *Ecological Entomology* 31: 532-538
- Hooper, S. Lavorel, O. E. Sala, S. E. Hobbie, M. C. Mack, y S. Diaz. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242
- Janzen, D. H. 1980. When is it coevolution? *Evolution* 34: 611-612
- Jordano, P., J. Bascompte, y J. M. Olesen. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. *Ecology Letters* 6: 69-81
- Kearns, C. A., D. W. Inouye, y N. M. Waser. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 83-112
- Kingsland, S. E. 1985. *Modeling nature*. University of Chicago Press. Chicago

- Klein, A. M., B. E. Vaissière, J. H. Cane, I. Steffan-Dewenter, S. A. Cunningham, C. Kremen, y T. Kremen, C., N. M. Williams, R. L. Bugg, J. P. , y R. W. Thorp. 2004. The area requirements of an ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California. *Ecology Letters* 7: 1109-1119
- Kremen, C., N. M. Williams, y R. W. Thorp. 2002. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 16812-16816
- Krombein, K. V. 1967. *Trap-Nesting Wasps and Bees: Life Histories, Nests and Associates*. Smithsonian. Washington, DC.
- Lázaro, A. y O. Totland. 2010. Local floral composition and the behaviour of pollinators: attraction to foraging within experimental patches. *Ecological Entomology* 35: 652-661
- Lehman, C. L. and D. Tilman. 2000. Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities. *The American Naturalist* 156: 534-552
- MacArthur, R. 1955. Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability. *Ecology* 36: 533-536
- McCann, K. S. 2000. The diversity–stability debate. *Nature* 405: 228-233
- McIntosh, R. P. 1991. Concept and terminology of homogeneity and heterogeneity in ecology. Kolasa, J. y Pickett, S. T. A. *Ecological heterogeneity*. Springer. Berlin.
- Memmott, J. 1999. The structure of a plant–pollinator food web. *Ecology Letters* 2: 276-280
- Michener, C. D. 2000. *The Bees of the World*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Moeller, D. 2004. Facilitative interactions among plants via shared pollinators. *Ecology* 85: 3289-3301
- Netter, J., M. H. Kutne, C. J. Nachtsheim y W. Wasserman. 1996. *Applied linear statistical models*. 4th edition. R. D. Irwin Inc. Chicago.
- Nielsen, A., y J. Bascompte. 2007. Ecological networks, nestedness and sampling effort. *Journal of Ecology* 95: 1134-1141

- HRC [U. S. National Research Council]. 2007. Status of pollinators in North America. The National Academies Press, Washington, D. C., USA.
- Palmer, T. M., M. L. Stanton y T. P. Young. 2003. Competition and coexistence: Exploring mechanisms that restrict and maintain diversity within mutualist guilds. *American Naturalist* 162: 63-79
- Petanidou, T., A. S. Kallimanis, J. Tzanopoulos, S. P. Sgardelis, y J. D. Pantis. 2008. Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. *Ecology Letters* 11: 564-575
- Petchey, O. L., T. Casey, L. Jiang, P. T. McPhearson y J. Price. 2002. Species richness, environmental fluctuations, and temporal change in total community biomass. *Oikos* 99: 23-240
- Potts S. G., B. Vulliamy, A. Dafni, G. Ne'eman, y P. Willmer. 2003. Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities? *Ecology* 84: 2628-2642
- Ricketts T. H. 2004. Tropical forest fragments enhance pollinator activity in nearby coffee crops. *Conservation Biology* 18: 1262-1271
- Ricketts T. H., J. Regetz, I. SteffanDewenter, S. A. Cunningham, C. Kremen, A. Bogdanski, B. Gemmil Herren, S. S. Greeneaf, A. M. Klein, M. M. Mayfield, L. A. Morandin, A. Ochieng, y B. F. Viana. 2008. Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? *Ecology Letters* 11: 499-515
- Roig, F. A. 1972. Bosquejo fisionómico de la vegetación de la provincia de Mendoza. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 13: 49-80
- Roughgarden, J. 1972. Evolution of Niche Width. *American Naturalist* 106: 683-718
- Roughgarden, J. 1979. *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction*. Macmillan Publishing Company, New York, 612 pp.

- Rust, R. W., G. Cambon, J. P. Torregrossa, y B. E. Vaissière. 2004. Nesting biology and foraging ecology of the wood-boring bee *Lithurgus chrysurus* (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 77: 269-279
- Sargent, R. D. y D. D. Ackerly. 2008. Plant-pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 123-130
- Steffan-Dewenter, I, U. Münzenberg, C. Bürger, C. Thies, y T. Tscharntke. 2002. Scaledependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* 83: 1421-1432
- Steffan-Dewenter, I., y T. Tscharntke. 2001. Susccession of bee communities on falows. *Ecoghaphy* 24: 83-93
- Steiner, C. F. 2005. Temporal stability of pond zooplankton asemblages. *Freshwater Biology* 50: 105-112
- Tilman D., P. B. Reich, J. M. H. Knops. 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* 441: 629-632
- Tilman, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*, Monographs in Population Biology. Princeton University Press, Princeton. 296 pp
- Tilman, D. 1999. Diversity by default. *Science* 283: 495-496
- Tschrnkte T. 2007. Importance of pollinator in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society of London B* 274: 303-313
- Van Valen, L. 1965. Morphological Variation and Width of Ecological Niche. *American Naturalist* 99: 377-390
- Vázquez, D. P. y M. A. Aizen. 2006. Community-wide patterns of specialization in plant-pollinator interactions revealed by null models. N. M. Waser y J. Ollerton. *Plant-pollinator interacions. From specialization to generalization*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Vázquez, D. P., N. Blüthgen, L. Cagnolo, y N. P. Chacoff. 2009a. Uniting pattern and process in

- plant–animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany* 103: 1445-1457
- Vázquez, D. P., N. P. Chacoff, y L. Cagnolo. 2009b. Evaluating multiple determinants of the structure of plant–animal mutualistic networks. *Ecology* 90: 2039-2046
- Vázquez, D. P. y M. A. Aizen. 2003. Null model analyses of specialization in plant–pollinator interactions. *Ecology* 84: 2493-2501
- Vázquez, D. P. y M. A. Aizen. 2004. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology* 85: 1251-1257
- Waser, N. M. 1986. Flower constancy: definition, cause and measurement. *American Naturalist* 127: 593-603
- Westphal, C., I. Steffan-Dewenter, y T. Tschardt. 2003. Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. *Ecology Letters* 6: 961-965
- Westphal, C., I. Steffan-Dewenter, y T. Tschardt. 2009. Mass flowering oilseed rape improves early colony growth but not sexual reproduction of bumblebees. *Journal of Applied Ecology* 46: 187-193
- Williams, N. M. y C. Kremen. 2007. Resource distribution among habitats determine solitary bee offspring production in a mosaic landscape. *Ecological Applications* 17: 910-921
- Williams, N. M. y V. J. Tepedino. 2003. Consistent mixing of near and distant resources in foraging bouts by the solitary mason bee *Osmia lignaria*. *Behavioral Ecology* 14: 141-149
- Williams, N. M., R. L. Minckley, y F. A. Silveira. 2001. Variation in native bee faunas and its implications for detecting community changes. *Conservation Ecology* 5(1): 7
- Williams, N. M., y V. J. Tepedino. 2003. Consistent mixing of near and distant resources in foraging bout by solitary mason bee *Osmia lignaria*. *Behavioral Ecology* 1: 141-149
- Winfrey, R., R. Aguilar, D. P. Vázquez, G. LeBuhn, y M. A. Aizen. 2009. A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology* 90: 2068-2076
- Zhang, Q. y D. Zhang. 2006. Resource availability and biodiversity effects on the productivity,

temporal variability and resistance of experimental algal communities. *Oikos* 3: 385-396