

**Universidad Nacional de Córdoba**  
Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales

**Doctorado en Ciencias Biológicas**

**Manuscrito de Tesis para optar al título de Dra. en Ciencias Biológicas**

**Efectos de la fragmentación del hábitat sobre  
himenópteros antófilos (Insecta) en el Bosque Chaqueño  
Serrano**

Doctorando: Bióloga Mariana Laura Musicante

Directora: Dra. Adriana Salvo  
Co-Director: Dr. Leonardo Galetto

Centro de Investigaciones Entomológicas de Córdoba (CIEC)  
Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV-CONICET)

Córdoba, Argentina  
2013

## Comisión Asesora

*Dr. Marcelo Aizen*

Laboratorio Ecotono-Centro Regional Universitario Bariloche (CRUB), Universidad Nacional del Comahue e Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente (INIBIOMA), San Carlos de Bariloche. Departamento de Botánica, Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires.

*Dr. Marcelo Cabido*

Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal-CONICT. Universidad Nacional de Córdoba.

*Dra. Adriana Salvo*

Centro de Investigaciones Entomológicas de Córdoba. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal-CONICT Universidad Nacional de Córdoba.

## Defensa Oral y Pública

Lugar y fecha:

Calificación:

## Tribunal

---

Firma

---

Aclaración

---

Firma

---

Aclaración

---

Firma

---

Aclaración

*A esos pequeños seres que zumbaban ayer  
y a los que todavía zumban **hoy***



## TABLA DE CONTENIDOS

ÍNDICE DE TABLAS .....	iv
ÍNDICE DE FIGURAS .....	vi
AGRADECIMIENTOS.....	ix
RESUMEN .....	xi
ABSTRACT.....	xv
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
Objetivo General .....	5
Objetivos específicos.....	5
METODOLOGÍA GENERAL.....	7
Sistema de estudio .....	7
Área de estudio .....	8
<i>Selección de los sitios de estudio</i> .....	9
<i>Variables independientes y caracterización de los sitios de estudio</i> .....	10
Métodos de captura de insectos.....	13
1.1. Conteo visual .....	13
1.2. Red de arrastre.....	13
1.3. Trampas de agua .....	14
2.1. Búsqueda de nidos de himenópteros antófilos .....	14
2.2. Nidos-trampa.....	14
Distribución espacial y temporal de los muestreos y esfuerzo de búsqueda .....	15
Conservación e identificación del material biológico obtenido.....	16
Variables respuesta obtenidas.....	17
Análisis estadísticos.....	19
Fuentes de error en la obtención de los datos de riqueza y abundancia de himenópteros .....	19
CAPÍTULO I - Diversidad y estructura de las comunidades de himenópteros de tres niveles tróficos y sus fuentes de recursos alimenticios y de nidificación en el Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba.....	21
Introducción .....	21
<i>Objetivo general</i> .....	23
<i>Hipótesis y predicciones</i> .....	23
Materiales y Métodos .....	24
<i>Diversidad y composición de la comunidad de Hymenoptera</i> .....	24
<i>Recursos alimenticios</i> .....	24
<i>Nidificación, sitios y materiales de construcción</i> .....	25
<i>Interacciones</i> .....	25
Resultados .....	28
1. <i>Diversidad y composición de la comunidad de Hymenoptera</i> .....	28
1.2. Polinizadores .....	31
1.3. Predadores .....	32
1.4. Cleptoparásitos .....	32
2. <i>Recursos alimenticios</i> .....	33
2.1. Comunidad de plantas en flor .....	33
2.2. Comunidad de presas usadas para aprovisionamiento de nidos.....	33
3. <i>Nidificación, sitios y materiales de construcción</i> .....	33
3.1. Nidos encontrados en el campo.....	33
3.2. Sitios de nidificación.....	34

3.3. Materiales utilizados en la construcción de nidos .....	34
4. Interacciones .....	35
4.1- Planta-antófilo.....	36
4.2- Himenópteros fundadores–enemigos naturales .....	38
4.2.1- Hospedador-parasitoide .....	38
4.2.2- Fundador-cleptoparásito.....	38
Discusión .....	39
CAPÍTULO II - Diversidad y estructura de la comunidad de abejas (Hymenoptera: Apiformes) en fragmentos de Bosque Chaqueño Serrano: un análisis a dos escalas.....	
Introducción .....	45
<i>Objetivo general</i> .....	47
<i>Hipótesis y predicciones</i> .....	47
Materiales y Métodos .....	49
<i>Criterios de clasificación de las abejas</i> .....	49
<i>Análisis de datos</i> .....	50
Resultados .....	53
1.- Cambios en la riqueza y abundancia de abejas presentes en fragmentos de Bosque Chaqueño de diferente tamaño y aislamiento .....	53
2.- Cambios en la riqueza y abundancia de abejas en relación al tamaño, aislamiento, condiciones locales y de paisaje en fragmentos de Bosque Chaqueño .....	56
Discusión .....	58
CAPÍTULO III - Parasitismo y variación en la estructura de la comunidad de himenópteros antófilos de niveles tróficos superiores (Insecta: Hymenoptera) en fragmentos de Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba .....	
Introducción .....	67
<i>Objetivos</i> .....	69
<i>Hipótesis y predicciones</i> .....	70
Materiales y Métodos .....	71
<i>Análisis de datos</i> .....	72
Resultados .....	74
1.- Cambios en la riqueza y abundancia de himenópteros de niveles tróficos superiores en relación al tamaño y aislamiento de fragmentos de Bosque Chaqueño .....	74
2.- Cambios en la riqueza y abundancia de himenópteros de niveles tróficos superiores en relación al tamaño, aislamiento, condiciones locales y de paisaje en fragmentos de Bosque Chaqueño.....	76
3.- Cambios en el daño ocasionado por enemigos naturales sobre himenópteros fundadores de nidos trampa en relación a la densidad de hospedadores, características del sitio, del paisaje y tamaño y aislamiento de fragmentos de Bosque Chaqueño del centro de Argentina. ....	77
Discusión .....	80
CAPÍTULO IV - Comparación de efectividad de métodos de muestro para la estimación de riqueza de especies y detección de la estructura de comunidades de himenópteros antófilos.....	
Introducción .....	85
<i>Objetivo general</i> .....	86
Materiales y Métodos .....	86
<i>Metodologías de muestreo</i> .....	86
<i>Categorización de las especies</i> .....	87
<i>Análisis de los datos</i> .....	88
Resultados.....	89

Discusión .....	94
CONSIDERACIONES FINALES .....	101
Interrogantes que surgen a partir de esta Tesis y que han dado lugar a estudios ya realizados o en realización. ....	105
BIBLIOGRAFÍA .....	109
ANEXO I. Lista de especies y morfoespecies y su clasificación según Serie y Familia taxonómica, Gremio, organización social, tamaño, nidificación. ....	127
ANEXO II. Lista de especies de himenópteros obtenidos por nidos trampa.....	149
ANEXO III. Lista de especies de plantas visitadas por himenópteros registradas por conteo visual .....	151

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 0-1. Departamento, tamaño, altitud, aislamiento y georeferencias para los 9 sitios de Bosque Chaqueño Serrano utilizados en este estudio.....	11
Tabla 0-2. Densidad floral promedio y porcentaje del suelo cubierto por árboles, arbustos, hierbas, hojarasca y suelo descubierto para los 9 sitios estudiados. ....	11
Tabla 0-3. Índices de diversidad del paisaje y porcentajes de cobertura de cada tipo de hábitat en círculos concéntricos de 250, 500, 1000 y 5000 metros de diámetro con centro en cada uno de los 9 sitios de Bosque Serrano de Córdoba estudiados. ....	12
Tabla 0-4. Metodología de muestreo de insectos y esfuerzo de muestro para cada sitio y temporada.....	16
Tabla I-1. Parámetros cualitativos y cuantitativos de redes regionales de interacción P-A, F-P y F-C del Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba.....	36
Tabla II-1. Variables dependientes e independientes utilizadas en cada modelo de regresión múltiple.....	51
Tabla II-2. Análisis de Correlación de Pearson (coeficientes\probabilidades) entre las variables independientes utilizadas.....	52
Tabla II-3. Análisis de regresión simple para la riqueza de especies de abejas (S) en función del tamaño de nueve remanentes de Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba. ....	54
Tabla II-4. Análisis de regresión simple para la riqueza (S) de abejas en función del aislamiento (distancia al bosque más cercano) de nueve remanentes de Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba.....	55
Tabla II-5. Análisis de regresión simple para la abundancia relativa (N) de abejas en función al aislamiento (distancia al bosque más cercano) de nueve remanentes de Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba. ....	55
Tabla II-6. Análisis de regresión múltiple y resultados de la correlación parcial para riqueza (S) y abundancia (N) de la totalidad de abejas obtenidas en nueve remanentes de Bosque Chaqueño. ....	56
Tabla II-7. Análisis de regresión múltiple y correlación parcial para riqueza (S) y abundancia (N) de abejas con diferente grado de organización social en relación a las características locales y de paisaje de nueve remanentes de Bosque Chaqueño Serrano. ....	56
Tabla II-8. Análisis de regresión múltiple y correlación parcial para riqueza (S) y abundancia (N) de abejas de diferente tamaño corporal en relación a características locales y de paisaje de nueve remanentes de Bosque Chaqueño Serrano. ....	56
Tabla II-9. Análisis de regresión múltiple y correlación parcial para riqueza (S) y abundancia (N) de abejas con diferentes estrategias de nidificación en relación a características locales y de paisaje de 9 remanentes de Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba. ....	57
Tabla II-10. Análisis de regresión múltiple y coeficientes de correlación parcial para riqueza (S) y abundancia (N) de abejas con diferente especificidad de dieta en relación a características locales y de paisaje en nueve fragmentos de Bosque Chaqueño Serrano. ....	57
Tabla II-11. Análisis de regresión múltiple y correlación parcial para riqueza (S) y abundancia (N) de abejas con diferente grado de rareza en relación a características locales y de paisaje de 9 remanentes de Bosque Chaqueño del centro del país. ....	57
Tabla II-12. Análisis de regresión múltiple y correlación parcial para riqueza (S) y abundancia (N) de abejas con diferente frecuencia de ocurrencia en 9 fragmentos de bosque en relación a características locales y de paisaje en Bosque Chaqueño del centro del país.....	57
Tabla II-13. Análisis de regresión múltiple y correlación parcial para riqueza (S) y abundancia (N) de abejas de diferente familia taxonómica en nueve fragmentos de bosque en relación a características locales y de paisaje en Bosque Chaqueño del centro del país.....	58



Tabla III-1. Variables dependientes e independientes utilizadas en cada modelo de regresión múltiple .....	73
Tabla III-2. Relaciones especie y abundancia-área para grupos taxonómicos de himenópteros parasitoides registrados a través de diferentes metodologías de muestreo en nueve sitios de Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba.....	75
Tabla III-3. Relaciones entre el aislamiento y la abundancia y riqueza de especies para familias y superfamilias de himenópteros parasitoides registrados a través de diferentes metodologías de muestreo en nueve sitios de Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba. ....	76
Tabla III-4. Resultados de análisis de regresión múltiple y coeficientes de correlación parcial para la riqueza y abundancia de himenópteros de los niveles tróficos superiores, parasitoides, cleptoparásitos, predadores totales (PT), predadores de insectos (PI) y de de arañas (PA) en relación a variables de escala local (de fragmento) y de paisaje (matriz) en nueve sitios de Bosque Chaqueño del centro de Córdoba .....	76
Tabla III-5. Resultados de análisis de regresión múltiple y coeficientes de correlación parcial para la riqueza y abundancia de parasitoides capturados con diferentes métodos de captura y de diferentes Familias y Superfamilias en nueve sitios de Bosque Chaqueño del centro de Córdoba.....	77
Tabla III-6. Relaciones entre variables a escala local, de fragmento y de paisaje con la proporción de celdas de cría dañadas por enemigos naturales, parasitoides y cleptoparásitos en ocho fragmentos de Bosque Chaqueño del centro de Argentina. ....	80
Tabla IV-1. Metodologías de muestreo de himenópteros y esfuerzos de muestreo según cada metodología y para cada sitio y temporada .....	87
Tabla IV-2. Índices de similitud de Sorensen entre pares de metodologías .....	92

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 0-1. Localización del área de estudio e imagen satelital mostrando tres de los nueve sitios de Bosque Chaqueño Serrano estudiados. 3:Ch 8; 2: Seis; 4: Ocho. ....	9
Figura 0-2. Nido trampa colocado en el campo, mostrando en su interior los entrenudos de caña. ....	15
Figura I-1. a) Riqueza y b) abundancia relativa de las Superfamilias de la Series Aculeata y Parasitica en el total de himenópteros colectados. ....	28
Figura I-2. a) Composición específica y b) abundancia relativa de himenópteros según su gremio trófico. ....	29
Figura I-3. Curvas de rango de abundancia del total de himenópteros y por gremios tróficos. ....	29
Figura I-4. Número de especies en cada Familia de parasitoides mostrando las Familias de la Serie Aculeata y Parasitica. ....	30
Figura I-5. Abundancia relativa de cada familia de parasitoides. ....	30
Figura I-6. Número de especies en cada tribu de polinizadores. ....	31
Figura I-7. Abundancia relativa de cada tribu de polinizadores. ....	31
Figura I-8. a) Número de especies y b) individuos para cada Familia de predadores. ....	32
Figura I-9. Abundancia relativa de cleptoparásitos de las tribus Chrysididae, Halictidae, Apidae y Megachilidae. ....	32
Figura I-10. Número de especies de plantas por familia taxonómica en la que se observaron flores abiertas mediante conteo visual y red de arrastre. ....	33
Figura I-11. Sitios y estrategias de nidificación utilizadas por los himenópteros. ....	34
Figura I-12. Asociaciones tróficas entre especies de plantas y de himenópteros antófilos. ....	37
Figura I-13. Red trófica cuantitativa entre parasitoides y fundadores de nidos trampa. ....	38
Figura I-14. Red trófica cuantitativa entre cleptoparásitos y fundadores de nidos trampa. ....	39
Figura II-1. Relación especies-área (log-log) para la riqueza total de especies de abejas. ....	53
Figura II-2. Número de individuos (abundancia relativa) capturados por cuatro métodos de muestreo. ....	54
Figura II-3. Relación especies-área (log-log) para abejas solitarias, medianas, pertenecientes a la familia Megachilidae y abejas que nidifican en el suelo. ....	55
Figura III-1. a) Relación especies-área y b) abundancia-área para el total de himenópteros antófilos de los niveles tróficos superiores, parasitoides, cleptoparásitos y predadores obtenidos en nueve sitios de Bosque Chaqueño Serrano. ....	75
Figura III-2. Abundancia (número de celdas de cría) de las que emergió <i>Melittobia</i> sp. en un gradiente de fragmentación. ....	75
Figura III-3. Proporción de celdas de cría a) con daño causado por enemigos naturales, parasitoides y cleptoparásitos sobre himenópteros fundadores de nidos trampa y b) sin daño en un gradiente de fragmentación. ....	78
Figura III-4. Número de celdas de cría de a) predadores de arácnidos y b) de avispas Crabronidae dañadas por enemigos naturales (parasitoides + cleptoparásitos) en un gradiente de fragmentación. ....	79
Figura IV-1. Diagrama de Venn mostrando el número de especies obtenidas por cada metodología y las diferentes combinaciones de métodos. ....	89
Figura IV-2. Curvas de rango de abundancia de himenópteros obtenidos por cinco métodos de muestreo. ....	89
Figura IV-3. Curvas de acumulación de especies observadas (líneas claras) y estimadas a través de Jackknife I (líneas oscuras) para cada metodología de muestreo. ....	90

Figura IV-4. Valores de riqueza (observada y corregida por rarefacción), número de individuos e índices de diversidad de Shannon obtenidos con cada metodología de muestreo .....	91
Figura IV-5. Análisis de componentes principales basado en a) riqueza de especies y b) número de individuos de las categorías estudiadas en las comunidades obtenidas por los cuatro métodos de muestreo más eficientes (NT, CV, RED y TA). .....	93
Figura IV-6. Proporción relativa de individuos a) y especies b) de cada categoría en las comunidades de antófilos obtenidas por cinco metodologías de muestreo. ....	94



## **AGRADECIMIENTOS**

Quiero agradecer muy profundamente a mis directores Adriana Salvo y Leonardo Galetto por apoyarme y acompañarme durante todo el desarrollo de esta Tesis. Adri y Leo estuvieron presentes aportando ideas, sugerencias y corrigiendo borradores desde el primer hasta el último día. Recuerdo con alegría las primeras reuniones entre los tres, una tarde de domingo trabajando con Adri en el plan de Tesis, y las discusiones productivas. En mis momentos de “pausa”, al igual que en los de gran agitación, estuvieron siempre a mi lado, siendo pacientes y comprensivos.

A los miembros de la comisión asesora, Marcelo Aizen y Marcelo Cabido por sus aportes que enriquecieron este trabajo.

A los directos del CIEC Graciela Valladares y Walter Almirón y del IMBIV Ana Anton, Leonardo Galetto y Andrea Cocucci, por haberme brindado el lugar donde llevar a cabo mi trabajo.

A CONICET por haberme otorgado las becas de estudio y a FONCyT, SECyT y CONICET por haber otorgado los subsidios para que este trabajo se pudiera llevar a cabo.

A los dueños de las tierras donde se encuentran los remanentes de bosque nativo por permitirme desarrollar mis actividades de campo.

Quiero agradecer a Luciano Cagnolo por llevarme al campo a conocer y elegir los sitios de muestreo, a Claudio Sosa por haberme ayudado en la determinación de muchas abejas, a Carolina Torres y Leonardo Galetto por determinar las especies de plantas, a Adriana Salvo por la identificación de los parasitoides y muy especialmente a Marcel Zak quien midió las variables a escala de paisaje utilizadas en el presente trabajo.

A mis ayudantes de campo en orden de “aparición”: Carlos Buasso, Alejandra Altamirano, Lidwina Beltrand, Evangelina Minuzzi Fan, Ezequiel Montoya, Gastón Martínez, María Cecilia Salas y Virginia García. Por haberse sumado a esta aventura y por su excelente y meticuloso trabajo en el campo.

A mis colaboradoras en el laboratorio: Ale, por su cuidadoso trabajo en la separación y montaje de microhimenópteros. A Lid y Evi por su excelente colaboración en el acondicionamiento y apertura de los nidos trampa.

A las colegas con las que compartimos inolvidables jornadas de campo Julia Astegiano y Mariana Jausoro.

*Musicante M. L.*

A los generosos incautos que me acompañaron alguna vez al campo: Yoyi Sauma (mi mamá!), Paula Musicante, Checho Foglia, Moira Battan y Adriana Salvo.

A mis compañeros de laboratorio: Sil, Mag, Piqui, Rous, Marisa, Andrés, Marti, Eli, Tincho, Lucho, Adri, Gra, Eze y Walter por tantos momentos compartidos, tantos trabajos realizados juntos, por los medios días de debate, de risas y de no risas.

A los “primeros” chicos del lab: Martín, Luciano, Sil y Marisa, y los nuevos Chiquis del lab: Andrés, Piqui y Rous por los consejos, la ayuda, las charlas y la enorme paciencia que me tuvieron siempre.

A Silvi y Mag quiero agradecer su hermosa amistad, los momentos compartidos y su apoyo constante.

A Piqui, Rous, Cele, Gon, Indio, Mag, Sil, Marti, Javi por su compañía y apoyo.

A las del aquelarre mayor: Moi, Pau, Bren y Clau, por estar siempre siempre. Las quiero.

A mi familia, que cambió durante este largo proceso. A mi mamá y mi papá por su apoyo constante, a mi hermanita por su cariño y compañía y a mis queridas sobrinas que son dos cascabeles que alegran todo con su presencia. A los Foglia: Checho, Pablo, Marta y Rodolfo, por su cariño constante, por acompañarme y apoyarme en esas cosas raras que hacemos los biólogos.

Quiero agradecer de todo corazón a Stephan, mi compañero de aventuras que con su presencia pinta todo el universo de colores, por su enorme apoyo y soporte, por estar a mi lado.

A todos los antes nombrados y a tantos otros que falta nombrar, sinceramente gracias por haber compartido este viaje en montaña rusa conmigo.

## **RESUMEN**

En la Argentina, la pérdida de los ambientes nativos es alarmante, especialmente en las selvas subtropicales y el Chaco. En la actualidad, el Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba se reduce a fragmentos de distinto tamaño inmersos en una matriz de cultivos y urbanizaciones, representando solo un 5% de la superficie original. En esta Tesis se analizan los efectos de la fragmentación del hábitat sobre la estructura de la comunidad de abejas y avispas (Hymenoptera), considerando simultáneamente el modo en que los adultos utilizan el ambiente para obtener recursos alimenticios y para nidificar; y la incidencia del parasitismo y cleptoparasitismo sobre sus poblaciones.

Los muestreos se realizaron sobre el faldeo oriental de las Sierras Chicas en los Departamentos Santa María, Colón y Punilla, en 9 sitios de bosque conformando un gradiente de tamaño (desde 0,5 ha a >10.000 ha). Se seleccionaron fragmentos espacialmente dispersos, separados entre sí por al menos 500 m, rodeados de una matriz de cultivos. Para cada sitio se cuantificaron las siguientes variables: densidad floral, riqueza de plantas en flor, riqueza de plantas visitadas, proporción de suelo desnudo, cobertura arbórea, aislamiento (distancia al fragmento más cercano), y alrededor de los fragmentos se cuantificó la cobertura con bosque nativo, bosque con dominancia en especies vegetales exóticas, urbanización, pastizal-matorral abierto y cultivos. En cada sitio se utilizaron cinco métodos de muestreo: conteo visual, trampas de agua, red de arrastre, nidos-trampa y búsqueda de nidos; a partir de los cuales se obtuvieron valores de riqueza de especies y abundancia de individuos. A partir de los nidos trampa se obtuvieron datos de parasitoidismo y cleptoparasitismo. Las especies de Hymenoptera fueron categorizadas en gremios y grupos de acuerdo a su taxonomía, ubicuidad, lugares y materiales utilizados para nidificar, organización social, posición en las cadenas tróficas, etc. El análisis de datos consistió en estadísticas descriptivas, construcción de tramas de interacción y cálculo de diversos índices, regresiones simples y múltiples, dependiendo de la naturaleza de los datos y de las preguntas realizadas.

En total se registraron 7.806 individuos del Orden Hymenoptera pertenecientes a 586 especies y morfoespecies en 40 familias y 113 géneros agrupados en cuatro gremios tróficos. Los parasitoides presentaron la mayor riqueza de especies, los polinizadores el mayor número de individuos, los predadores presentaron riqueza y abundancia intermedia y los cleptoparásitos fueron los menos representados en número de especies e individuos. A través de la metodología de conteo visual se registraron 240 especies de plantas en flor, de las cuales el 56% recibió al menos la visita de un himenóptero. De acuerdo a lo esperado, la red de interacciones planta-antófilo presentó una estructura anidada. Mediante el uso de nidos trampa se registraron interacciones tróficas y no tróficas, así como los materiales de construcción utilizados. El barro fue el preferido por más de la mitad de las especies, mientras que otras utilizaron porciones de plantas vasculares para la construcción de sus celdas de cría. Las especies predatoras aprovisionaron sus nidos con presas pertenecientes a ocho familias de arañas (Arachnida: Araneae) o a insectos adultos de Orthoptera y larvas de Lepidoptera. El 52% de las especies

fundadoras de nidos trampa fueron atacadas por parasitoides y el 30% por cleptoparásitos. Las redes antagonistas obtenidas no difirieron de una estructura al azar. En la red Fundador-Cleptoparásito se observaron dos compartimentos: herbívoros que roban a herbívoros y predadores que roban a predadores, indicando una clara diferenciación de nicho entre estos dos grupos de especies de cleptoparásitos.

En cuanto a la influencia de la fragmentación sobre los Hymenoptera, se observó que tal como se esperaba, la riqueza total de especies de abejas, y de varios de sus grupos, la riqueza y abundancia de parasitoides Pteromalidae y Chalcididae, la abundancia de himenópteros de los niveles tróficos superiores, la riqueza de especies de cleptoparásitos, así como el daño causado por enemigos naturales sobre las avispas predadoras de arañas, se relacionó de manera directa con el tamaño de los fragmentos. Por su parte, contrariamente a lo esperado, la mortalidad por enemigos naturales, el parasitoidismo y la riqueza de parasitoides Ichneumonoidea se relacionó de manera inversa con el área. El parasitoidismo total presentó una relación densodependiente inversa con la abundancia de sus hospedadores, mientras que el causado por *Melittobia* sp. fue densoindependiente. A escala de paisaje, se encontró que el parasitoidismo y la mortalidad generada por enemigos naturales se relacionan de manera directa con la cobertura de cultivo en el círculo de 250 metros, sugiriendo que este ambiente puede actuar como fuente de enemigos naturales en los fragmentos más pequeños. También en concordancia con lo esperado, el aumento de distancia al remanente más cercano disminuyó la riqueza y abundancia de varios grupos de abejas, la abundancia de predadores, la riqueza de parasitoides Pteromalidae y el cleptoparasitismo.

A escala local, la riqueza de plantas en flor se relacionó de manera directa con la riqueza de predadores y la riqueza de plantas habitualmente visitadas por himenópteros se relacionó con la riqueza y abundancia de varios grupos de abejas. La densidad floral se relacionó de forma directa con la riqueza de himenópteros de los niveles tróficos superiores. La disponibilidad de recursos florales es esencial para la supervivencia de los himenópteros ya que son la principal fuente de alimento para los estados adultos y la más importante para los estados inmaduros de los Apoideos Apiformes, cuya principal fuente de proteínas se encuentra en el polen. Como era de esperar según la capacidad de vuelo y desplazamiento, los himenópteros respondieron a escalas mayores que las de fragmento. La presencia de bosque nativo en la matriz que rodea los fragmentos influyó de manera positiva sobre la riqueza total de polinizadores (500m), varios grupos de abejas (500m), predadores de arañas (250m) y cleptoparásitos (250m).

Las metodologías de muestreo utilizadas contribuyeron a completar una imagen del estado de la comunidad de Hymenoptera estudiada a través de su alta complementariedad. La red de arrastre capturó el mayor porcentaje de especies, seguido por las trampas de agua, el conteo visual permitió el registro de las interacciones planta-antófilo, mientras que los nidos trampa permitieron el registro de interacciones antagonistas. Las metodologías red de arrastre y trampas de agua fueron las más eficientes para captar parasitoides, mientras que el conteo visual fue mejor para polinizadores. Los cleptoparásitos y predadores fueron mejor capturados por los nidos trampa.



Conservar lo que queda de bosque nativo es esencial para ayudar a mantener una comunidad de himenópteros diversa y con funcionamiento heterogéneo que podría proveer de servicios ecosistémicos estables, como predación, parasitoidismo y polinización a lo largo del tiempo. A fin de prevenir futuras extinciones y extinciones demoradas, la calidad de los hábitats naturales remanentes y la matriz en la que están inmersos deben ser mejorados. Los efectos de las modificaciones en el Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba en las comunidades de himenópteros aportan evidencias sobre las consecuencias de la dramática reducción y fragmentación del bosque y su potencial efecto en los servicios ecosistémicos que prestan los himenópteros.



## **ABSTRACT**

In Argentina, the loss of native environments is alarming, especially subtropical semi-deciduous forests and Chaco. Currently, the Chaco Serrano Forest of Cordoba is reduced to fragments of different sizes within a matrix of crop fields and neighborhoods, representing 5% of its original surface. This thesis analyzes the effects of habitat fragmentation on community structure of bees and wasps (Hymenoptera), considering how adults use the environment to obtain food and nesting resources, and also the incidence of parasitism and cleptoparasitism on their populations.

Samplings were conducted on the eastern slope of the “Sierras Chicas” hills, in the Santa Maria, Colón and Punilla Departments, in 9 forest fragments ranging in size from 0.5ha to > 10,000ha. Spatially dispersed fragments were selected, separated by at least 500m and surrounded by a matrix of crops. For each site, the following variables were quantified: floral density, richness of flowering plants, richness of plants visited by hymenopterans, proportion of bare soil, tree cover, isolation (distance to nearest fragment), and around the fragments native forest cover, forest dominance by exotic plant species, urbanization, open scrub - grassland and crop were also quantified. At each site, five sampling methods were used: visual counting, pan traps, sweep netting, trap-nests and visual searching of nests, obtaining values of species richness and abundance of individuals. Parasitism and cleptoparasitism rates were obtained from trap-nests data. Hymenoptera species were categorized into guilds and groups according to their taxonomy, ubiquity, places and materials used for nesting, social organization, position in food chains, etc. Data analysis consisted of descriptive statistics, food webs construction and calculation of indices, simple and multiple regressions, depending on the nature of the data and the questions.

A total of 7,806 individuals of Hymenoptera belonging to 586 species and morphospecies in 40 families and 113 genera were recorded, which were grouped into four trophic guilds. Parasitoids had the highest species richness, pollinators the highest number of individuals, predators richness and abundance showed intermediate values and cleptoparasites were the least represented in number of species and individuals. Through the visual counting method 240 species of flowering plants were recorded, of which 56% received at least one hymenopteran visit. As expected, the plant-anthophilous network presented a nested structure. Trap-nests provided a record of trophic and non-trophic interactions and also showed the materials used for nesting. Mud was preferred by more than half of the species, while other parts of vascular plants were used to construct brood cells. The predator species provisioned their nests with preys belonging to eight families of spiders (Arachnida: Araneae), adult insects (Orthoptera) and larvae of Lepidoptera. 52% of trap-nests were attacked by parasitoids and 30% by cleptoparasites. Antagonist networks obtained did not differ from a random structure. In the cleptoparasite-founder web two compartments were observed: herbivores which steal from herbivores, and predators who steal from predators, indicating a clear niche differentiation between these two groups of cleptoparasite species.

As expected, fragmentation affected Hymenoptera, with a positive relationship to total species richness of bees, and richness of several subgroups of bees, the richness and abundance of Chalcidid and Pteromalid parasitoids, abundance of higher trophic levels of Hymenoptera, cleptoparasite species richness, as well as to the damage caused by natural enemies on spider-preying wasps.

On the other hand, contrary to expectations, mortality from natural enemies, parasitoidism and Ichneumonoidea richness were inversely related to the fragment area. Overall parasitism presented an inverse relationship with their hosts abundance, whereas that caused by *Melittobia* sp. was independent of density. At the landscape scale, we found that parasitoidism and total mortality caused by natural enemies were directly related to crop cover within the 250m radius, suggesting that this environment may be acting as a source for natural enemies in these smaller fragments. Also in line with our expectations, increasing distance to the nearest remnant decreased the richness and abundance of several groups of bees, the abundance of predators, Pteromalid parasitoids and cleptoparasitism.

At the local scale, richness of flowering plants was directly related to predator richness and the richness of plants commonly visited by Hymenoptera was related to the richness and abundance of several groups of bees. Floral density was directly related to the richness of hymenopterans at higher trophic levels. The availability of floral resources is essential for the survival of the Hymenoptera because they are the main source of food for adult stages and the most important food for the immature stages of Apoidea Apiformes, whose main source of protein is found in pollen. As expected according to the capacity of flight and displacement, the Hymenoptera responded to scales larger than a forest fragment. The presence of native forest in the matrix surrounding the fragments had a positive influence on the total pollinator richness (500m), several groups of bees (500m), predators of spiders (250m) and cleptoparasites (250m).

The sampling methods used contributed to obtain a complete picture of the Hymenoptera community due to their high complementarity. Sweep nets provided the highest percentage captured species, followed by pan traps. Visual counting recorded plant-anthophilous interactions, while nest traps recorded antagonistic interactions. Sweep nets and pan traps were the most efficient ways to capture parasitoids, while the visual counting was the best for pollinators. Cleptoparasites and predators were captured mainly by the trap nests.

Conserving what remains of native forests is essential to help maintain a diverse and heterogeneous Hymenoptera community, and also to preserve the sustainable ecosystem services they provide, such as predation, parasitism and pollination. In order to prevent future extinctions and delayed extinctions, the quality of remaining natural habitats and the matrix in which they are embedded must be improved. The reduction in the Chaco Serrano Forest of Córdoba and its effects on the communities studied, provides evidence for the impact of these dramatic changes and their potential effects on the ecosystem services provided by Hymenoptera.

## **INTRODUCCIÓN GENERAL**

A nivel global, los cambios ambientales y en la cobertura terrestre provocados por la expansión de la frontera urbana, la utilización de hábitats nativos para explotación de recursos naturales, producción agropecuaria, forestal, etc., han alterado la estructura y distribución de los ecosistemas naturales durante las últimas décadas (Saunders et al. 1991, Dale 1997, Frankie et al. 2002). Como consecuencia de ello, en la actualidad el planeta afronta una tasa de pérdida de especies sin precedentes (Harrison 1999, Harrison & Bruna 1999, Davies et al. 2000, Sala et al. 2000, Novacek & Cleland 2001, Primack et al. 2001, Butchart et al. 2010).

En la Argentina, la pérdida de bosques ha alcanzado grandes magnitudes, especialmente en las selvas subtropicales y el Chaco (Gavier & Bucher 2004). El Bosque Serrano de Córdoba, lejos de ser la excepción, ha perdido durante los últimos 30 años el 94% de su superficie original, quedando en la actualidad fragmentos de bosque nativo, inmersos en una matriz de cultivos y urbanizaciones muy diferentes al original (Cabido et al. 1991, Zak et al. 2004, Aizen et al. 2009). Las actividades humanas también modifican la calidad de los remanentes naturales de diversas maneras. Baste mencionar, a modo de ejemplo, el incremento de radiación solar y viento en los bordes de los fragmentos, con modificaciones del microclima y disponibilidad de recursos abióticos a consecuencia de la pérdida de cobertura arbórea (Rathcke & Jules 1993, Aizen & Feinsinger 1994a, Murcia 1995, McIntyre & Hobbs 1999, Parra-Tabla et al. 2000).

Considerando que la fragmentación reduce y aísla remanentes de hábitat naturales, como pequeñas islas en el océano, se ha utilizado la "Teoría de Biogeografía de Islas" como contexto teórico para estudios sobre los efectos de este proceso sobre comunidades terrestres (Collins et al. 2009). El tamaño de un hábitat es una de las principales características consideradas al momento de conservar especies (Saunders et al. 1991, Hill & Curran 2001, 2003), teniendo como referencia la relación positiva entre área de hábitat y número de especies, o relación "especies-área" (Connor & McCoy 1979, Holt 1992, Rosenzweig 1995, Connor & McCoy 2001, Scheiner 2003). Varios son los mecanismos propuestos que explican el patrón especies-área. Los parches grandes presentarían una menor tasa de extinción que los fragmentos pequeños; es más probable que contengan áreas poco disturbadas, que capturen un mayor rango de condiciones ambientales que constituyan hábitats para especies con diferentes requerimientos y es más probable que retengan, simplemente por azar, especies de distribución agregada (MacArthur & Wilson 1967, Harner & Harper 1976, Connor & McCoy 1979, Fox 1983, Harris 1984).

En los hábitats de menor tamaño las poblaciones se encuentran confinadas y pueden sostener menores abundancias (Powel & Powel 1987), viendo incrementada su vulnerabilidad ante la estocasticidad ambiental y demográfica (Roughgarden 1975, Clark et al. 1990, Saunders et al. 1991, Davies et al. 2000, Keller & Waller 2002, Hobbs & Yates 2003, Matthies et al. 2004). El aislamiento de las poblaciones remanentes puede impedir el "rescate" o llegada de nuevos individuos desde otras poblaciones, siendo la tasa de colonización mucho menor en fragmentos aislados que conectados (Hanski 1999).

Se ha sugerido que muchos factores aumentan los riesgos de extinción de las especies. Por ejemplo, especies de niveles tróficos superiores, sufren los efectos directos en sus poblaciones e indirectos a través de los efectos sobre las poblaciones de sus hospedadores y presas (Holt et al. 1999, Tschardt et al. 1999, Davies et al. 2000, Gibb & Hochuli 2002, Tschardt & Brandl 2004). Esta disminución en diversidad y abundancia puede ocasionar fuertes reducciones en las tasas de mortalidad provocadas por estos grupos (Kruess & Tschardt 1994, Ronald & Taylor 1997, Kruess & Tschardt 2000, Elzinga et al. 2005, Valladares et al. 2006) liberando de la presión de predación y parasitoidismo a las poblaciones de sus presas y hospedadores (Suttle 2003). La pérdida de una especie en la relación mutualista polinizador-planta puede, indirectamente, causar la pérdida de otras especies en la comunidad (Rathcke & Jules 1993, Cane & Tepedino 2001), provocando un efecto cascada que involucre muchas otras especies (Aizen & Feinsinger 1994b, Olesen & Jain 1994). Se espera que las especies que son especialistas de hábitat o nicho (Steffan-Dewenter & Tschardt 2000) sean más vulnerables a la pérdida de hábitat y al aumento del aislamiento (Murcia 1996, Parra-Tabla et al. 2000, Steffan-Dewenter 2002, Steffan-Dewenter & Tschardt 2002, Tschardt et al. 2002a, Tschardt et al. 2002c). Profundizar en la identificación de los rasgos que afectan la vulnerabilidad de las especies, puede contribuir a la tipificación de grupos prioritarios para la conservación (Steffan-Dewenter 2002).

Los hábitats terrestres no son verdaderas islas, y algunas especies pueden aprovechar tanto los fragmentos como la matriz que los rodea (Cook et al. 2002, Fischer et al. 2006). La percepción de la escala espacial, de la complejidad del paisaje y las respuestas a la estructura del mismo (facilitar o impedir el movimiento entre parches de hábitat) varían entre grupos de organismos (Kareiva et al. 1990, Taylor et al. 1993, Holt 1997, Wiens et al. 1997, With & King 1999, With et al. 2002). Asimismo, los factores a escala local afectan a las comunidades de manera diferente, dependiendo del organismo, ecosistema y las interacciones entre ellos (Collinge et al. 2003, Stoner & Joern 2004, Summerville & Crist 2004, Tschardt et al. 2005, Taki

et al. 2007). Estudios teóricos y empíricos han demostrado que el tamaño, la distancia, la calidad y conectividad de los hábitats, así como la composición del paisaje, pueden afectar la búsqueda de alimento por parte de los animales, la dinámica de las poblaciones, las interacciones dentro y entre niveles tróficos y finalmente la estructura de las comunidades (Kareiva 1987, Gering et al. 2003, Hanski & Gaggiotti 2004, Tscharrntke & Brandl 2004, van de Koppel et al. 2005).

Como ocurre en todos los insectos holometábolos, las larvas y adultos de himenópteros antófilos poseen requerimientos nutricionales y características de movilidad totalmente diferentes (Cane 2001, Cane & Tepedino 2001, Jules & Shahani 2003). Mientras que las larvas no tienen posibilidades de desplazarse grandes distancias y dependen de sus progenitores para obtener el alimento, los adultos alados deben moverse continuamente desde el sitio donde se encuentra el alimento hasta los lugares de descanso y nidificación. Para explicar esta peculiaridad en el uso del ambiente surgieron los conceptos de "hábitats complementarios" o "hábitats parciales" (Dunning et al. 1992, Westrich 1996). Mientras que para los antófilos de pequeño tamaño los lugares de pecoreo y nidificación son espacialmente cercanos o coinciden, para otras especies de mayor tamaño los dos ambientes pueden ser muy disímiles y distantes obligando a los insectos a recorrer grandes distancias (Kearns & Inouye 1997, Gathmann & Tscharrntke 2002, Dramstad et al. 2003).

Los visitantes florales son insectos que se visitan las flores, buscando en ellas polen, néctar o tejidos florales para satisfacer sus necesidades nutricionales, para coleccionar aceites o en busca de resguardo (Kevan 1999). La Superfamilia Apoidea incluye a las abejas melíferas y a un gran número de abejas y abejorros silvestres que constituyen el grupo más rico en especies de visitantes florales que dependen completamente del polen como fuente de proteínas. Al visitar con asiduidad las flores, las abejas son insectos polinizadores por excelencia desempeñando un papel imprescindible en la reproducción vegetal de plantas silvestres o cultivadas (Corbet 1987, Didham et al. 1996, Kremen & Ostfeld 2005).

Otro grupo de himenópteros antófilos son las "avispa", cuya función como polinizadores ha sido demostrada en algunos casos, y desempeñan un papel igualmente importante en el ecosistema, actuando principalmente como parasitoides o predadores y regulando las poblaciones de sus hospedadores y presas (Harris 1994). Las avispas predadoras pueden reducir el número de las poblaciones de Lepidoptera plaga, utilizando larvas de algunas de estas especies como alimento para su prole (Harris 1994). Sin embargo, otras especies se alimentan de arañas, predadores benéficos en programas de control biológico (Wearing & Harris 1999).

Los himenópteros a través de la polinización, predación y parasitismo, establecen relaciones interespecíficas fundamentales para el funcionamiento de los sistemas terrestres que se ven alterados por la degradación del ambiente (Tschamtker et al. 1998, Cane 2001, Goverde et al. 2002, Steffan-Dewenter 2002, Steffan-Dewenter et al. 2002), lo que señala a este grupo de insectos como un sistema muy interesante para ser abordado en relación a la retracción de las áreas naturales.

En el sistema de estudio existen trabajos previos donde se registraron especies de Hymenoptera en dos gremios tróficos, polinizadores y parasitoides. Sosa (2006) describe la diversidad de apoideos y sus interacciones con plantas nativas y hortícolas, mientras que Ashworth et al. (2004) describen aspectos relacionados a los polinizadores y la polinización en plantas nativas. En sistemas agrícolas y naturales se estudió la diversidad y composición de parasitoides de minadores de hojas (Salvo 1996, Salvo & Valladares 1998, 1999, 2004, Salvo et al. 2005). En fragmentos de bosque, se detectó una relación positiva entre la diversidad de parasitoides asociados a minadores de hojas y la intensidad del parasitismo con el tamaño de los fragmentos de bosque (Cagnolo 2006, Valladares et al. 2006, Cagnolo et al. 2009, Salvo et al. 2011), y negativos sobre la riqueza y de polinizadores y sus efectos en la polinización (Galletto et al. 2007).

En esta Tesis se analizan los efectos de la fragmentación del hábitat sobre la estructura de la comunidad de abejas y avispas desde una perspectiva amplia, considerando simultáneamente el modo en que los adultos utilizan el ambiente para obtener recursos alimenticios y para nidificar; y también la incidencia del parasitismo y cleptoparasitismo sobre sus poblaciones. Así, se analizan distintos factores que inciden sobre riqueza y abundancia de las especies de himenópteros, de acuerdo a las actividades que desarrollen en el ambiente. La gran capacidad de vuelo que poseen algunos himenópteros les permite recorrer grandes distancias, por lo que en este trabajo se explora la respuesta de diferentes gremios de abejas y avispas ante la diferente cobertura de la matriz que rodea los fragmentos. Por otra parte, las abejas y avispas poseen numerosos enemigos naturales. Los nidos son atacados por cleptoparásitos y parasitoides, la mayoría pertenecen al Orden Hymenoptera (Blandford 1991). Parasitismo y cleptoparasitismo influyen directamente sobre la abundancia de los insectos y son también evaluados en este trabajo.



### ***Objetivo General***

Evaluar los efectos de la fragmentación del hábitat sobre la diversidad y estructura de comunidades de himenópteros en remanentes de Bosque Serrano del centro de Argentina, considerando tanto sus requerimientos nutricionales y de nidificación, como los niveles de daño por enemigos naturales.

### ***Objetivos específicos***

1. Identificar los recursos alimenticios y de nidificación que explotan los himenópteros en una región de Bosque Chaqueño Serrano.
2. Construir redes de interacción regional planta-antófilo, hospedador-parasitoide y hospedador-cleptoparásito en Bosque Chaqueño Serrano.
3. Analizar el efecto de la fragmentación del Bosque Serrano sobre la fauna de himenópteros antófilos pertenecientes a diferentes gremios tróficos.
4. Conocer la relación entre el nivel de parasitismo y cleptoparasitismo de la comunidad de himenópteros antófilos y la fragmentación del hábitat
5. Comparar el aporte de diferentes métodos de captura en el registro de las comunidades de himenópteros.

Para el desarrollo de estos objetivos, la Tesis se organizó en cuatro capítulos. En el Capítulo I se describe la comunidad regional de himenópteros antófilos en términos de su composición taxonómica, morfológica y funcional. Además, se describen tres redes de interacción en las que los himenópteros ocupan diferentes niveles tróficos y establecen interacciones mutualistas (red mutualista planta-visitante floral) y antagonistas (redes hospedador-parasitoide y hospedador-cleptoparásito). En los Capítulos II y III se evalúan los cambios en la estructura y composición de las comunidades de himenópteros en un gradiente de fragmentación, considerando tamaño, aislamiento y características estructurales de los sitios y también variables a escala de paisaje en fragmentos de Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba. En el capítulo III, además, se analizan la incidencia de parasitoidismo y cleptoparasitismo sobre los himenópteros fundadores de nidos trampa para posteriormente estimar los efectos de la fragmentación del hábitat sobre estos procesos tróficos. En el Capítulo IV se valoran las ventajas y desventajas de diferentes metodologías de captura de himenópteros con el fin de establecer procedimientos adecuados de muestreo y estrategias de investigación para estudiar insectos de este Orden en los hábitats naturales.

En cada capítulo se expone el marco teórico sobre la temática particular a tratar, así como las hipótesis y predicciones para cada objetivo particular y las metodologías específicas que no se hayan desarrollado en la sección “Metodología General”. Por último, en “Consideraciones Finales” se retoman e integran los resultados más relevantes.

## **METODOLOGÍA GENERAL**

### **Sistema de estudio**

Hymenoptera es uno de los grandes órdenes de insectos después de Coleoptera y Lepidoptera (Mason et al. 2006, Price et al. 2011). Cuenta con 115 000 especies descritas (Triplehorn & Johnson 2005) y se estima que existen en total unas 300 000 o 3 000 000 especies, lo que constituiría cerca del 10% de las especies que habitan sobre la tierra (Sharkey 2007). Hymenoptera es un grupo extremadamente diverso. Según La Salle y Gauld (1993a), la enorme diversidad morfológica de Hymenoptera se ve reflejada en la falta de un nombre vernáculo que unifique a todo el orden. Por ejemplo, los insectos del orden Coleoptera son conocidos como escarabajos, los de Lepidoptera como polillas y mariposas, los Diptera como moscas y mosquitos, mientras que para Hymenoptera se utilizan los nombres como avispas, abejas, hormigas, abejorros, etc., etc. claramente diferenciables entre sí para las comunidades humanas en general.

Tradicionalmente se ha dividido a Hymenoptera en dos subórdenes: Symphita y Apocrita. El primer grupo reúne a los miembros más primitivos del orden (Mason et al. 2006). Apocrita (himenópteros con constricción o cintura) contiene a la vasta mayoría de Hymenoptera, y se divide en dos Series: Parasítica (=Terebrantes) y Aculeata (La Salle & Gauld 1993a, b). Parasítica (himenópteros sin aguijón) está comprendido por avispas en su mayoría parasitoides. Aculeata (himenópteros con aguijón) comprende a los insectos comúnmente conocidos como hormigas, abejas y avispas (Fernández 2002).

Cerca de un 75% de las especies de apócritos (himenópteros con cintura) pertenecen a la Serie Parasítica. Durante su estado larval son habitualmente parasitoides, alimentándose de otros insectos o de arañas, aunque como adultos presenten una vida independiente y se alimenten de fluidos de sus hospedadores o de vegetales (incluyendo el néctar de las flores). Las larvas de estas avispas se desarrollan a expensas de sus hospedadores, devorándolos de diferentes maneras, terminando este proceso siempre con la muerte del hospedador.

En los Aculeata se han modificado los fluidos que lubrican el ovipositor para funciones adicionales, una defensiva y otra agresiva, la de paralizar o matar a sus presas. Muchas de las especies sociales de avispas y hormigas son carnívoras, cazan y capturan insectos o arañas y los llevan al nido, donde son compartidos por las larvas y adultos de la colonia. Algunos grupos han abandonado la forma de vida carnívora para volver a dietas de origen vegetal, aunque en formas especializadas: Las abejas (Apiformes) se alimentan de polen y néctar, las avispas gallícolas

(Cynipidae), forman agallas en las plantas, dentro de las cuales se alimentan las larvas. Algunos grupos se alimentan dentro de semillas en desarrollo o tallos herbáceos; algunas hormigas son omnívoras, carroñeras o frugívoras (La Salle & Gauld 1993a, b, Michener et al. 1994, Fernández 2002, Mason et al. 2006).

En la actualidad, la clasificación suprafamiliar del Orden Hymenoptera está siendo cuestionada. Sin embargo, las categorías Symphyta y Apocrita, así como las Series Parasitica y Aculeata, siguen siendo útiles para separar grandes grupos de himenópteros en el aspecto biológico (Goulet & Huber 1993, Mason et al. 2006), y así serán utilizadas en el desarrollo de esta Tesis.

### *Área de estudio*

El Distrito Chaqueño Serrano pertenece al bosque seco más grande de Sudamérica, se extiende sobre las laderas bajas de cerros y quebradas de las Sierras Subandinas y Pampeanas en las provincias de: Jujuy, Salta, Tucumán, Catamarca, La Rioja, el extremo este de San Juan; el sur de Santiago del Estero; gran parte del oeste de Córdoba (Cabrera 1976). El Chaco Serrano en Córdoba abarca una faja en el noroeste, que se extiende a lo largo de los tres cordones principales de las sierras, Sierras Chicas, Sierras Grandes y Sierras de Pocho-Guasapampa, entre los paralelos 31° y 33° S y entre los 500 y 1300 m de altitud (Cabrera 1976, Luti et al. 1979). A menor altitud es remplazado por el Chaco Occidental. Las precipitaciones anuales de 949 mm en promedio, se concentran principalmente en la estación cálida (octubre-abril). La temperatura media del mes más frío es de 10,7°C y la temperatura media del mes más cálido es 23,7° (Luti et al. 1979, Moglia & Giménez 1998).

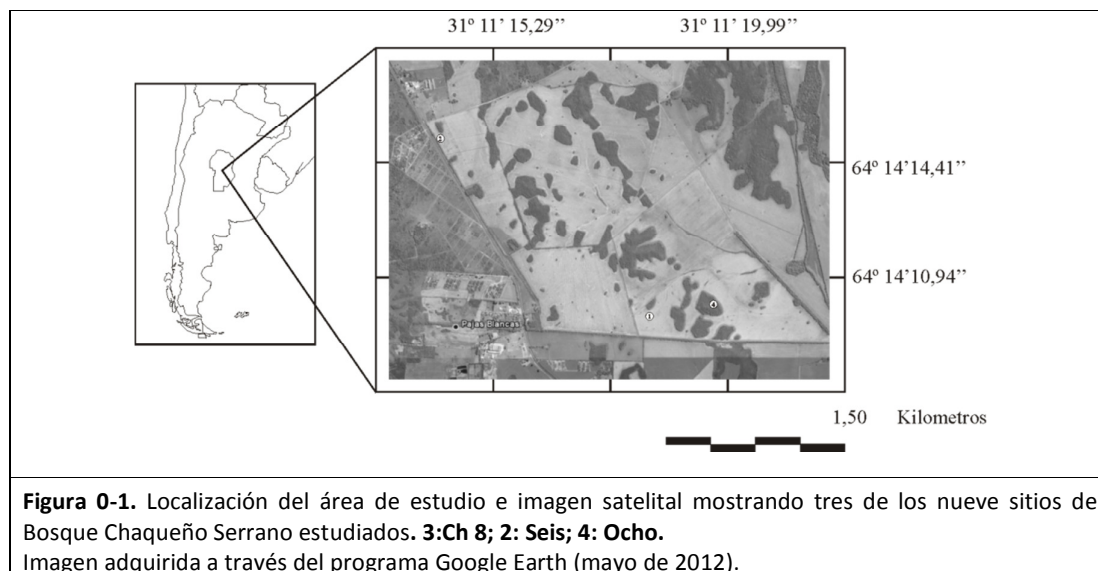
Los sitios de estudio se encuentran en un área de transición o ecotono entre el Chaco Serrano y el Chaco Occidental (Cabido com. pers. 2013). La vegetación natural resultante puede considerarse muy diversa e incluye especies de árboles pequeños, arbustos espinosos, hierbas, epífitas y lianas, siendo la mayoría especies xerofíticas. El estrato arbóreo (8 a 12m de altura), generalmente abierto, está dominado por quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco* Schlttdl.), algarrobo (*Prosopis* spp.), coco (*Zanthoxylum rhoifolium* Lam.) y molle (*Lithrea molleoides* (Vell.) Engl.); el estrato arbustivo (1,5-3m) es dominado por tala (*Celtis ehrenbergiana* (Klotzsch) Liemb.), espinillos y aromos (*Acacia* spp.) (Luti et al. 1979, Cabido et al. 1991).

En este tipo de ambientes estacionales, la floración de las especies vegetales es relativamente agregada, probablemente como consecuencia de las limitaciones climáticas, y su polinización es efectuada principalmente por animales (Schenone 1999, Morales & Galetto 2003).

En la actualidad, el Chaco Serrano ha perdido en Córdoba el 94% de su cobertura original (Zak et al. 2004) presentando el aspecto de un mosaico, compuesto por manchones de comunidades boscosas relativamente bien conservadas y en general de poca extensión, alternando con matorrales y pastizales de sustitución como consecuencia de la degradación por tala y quema a la que han sido sometida (Luti 1982, Vervoorst 1982, Cabido et al. 1991, Gavier 2002, Gavier & Bucher 2004, Zak et al. 2004). Los fragmentos remanentes de bosque quedan habitualmente incluidos en una matriz de soja (*Glycine max*) o maíz (*Zea mays*), dependiendo de la época del año.

#### *Selección de los sitios de estudio*

Los sitios de estudio se encuentran en la Provincia de Córdoba, sobre el faldeo oriental de las Sierras Chicas en los Departamentos Santa María, Colón y Punilla, (Tabla 1). A partir de imágenes satelitales (Landsat TM) y visitas al campo, se seleccionaron 9 sitios de bosque conformando un gradiente de tamaño (desde 0,5ha a >10000ha; Tabla 1, Figura 1). Se seleccionaron fragmentos espacialmente dispersos, separados por al menos 500 m rodeados de una matriz de cultivos.



### *Variables independientes y caracterización de los sitios de estudio*

Debido a que es imposible en la práctica encontrar fragmentos de bosque con condiciones homogéneas y que muchas características del ambiente a escala local y de paisaje pueden afectar la abundancia y riqueza de especies de himenópteros antófilos, los sitios fueron caracterizados con las siguientes variables:

- **Cobertura del suelo:** Se estimó el porcentaje de cobertura promedio de herbáceas, arbustos, árboles, suelo desnudo y hojarasca en 20 cuadratas de 1 m<sup>2</sup> ubicadas al azar en la zona interior de cada fragmento (a 10 m como mínimo del borde) (Ricketts 2001). Esta metodología se repitió en dos temporadas (verano 2006 y otoño 2007) (Tabla 2). Para los análisis estadísticos se utilizó un promedio entre ambas temporadas.
- **Densidad floral:** Se contó el número de flores o inflorescencias disponibles (abiertas, no marchitas) presentes en las parcelas en las que se registraron los himenópteros (ver metodología de captura de insectos punto 1.1). La densidad floral se calculó como el promedio de la suma total de flores presentes dividido el área total observada durante cuatro temporadas de muestreo (veranos y otoños de los años 2006-2007) (Tabla 2).
- **Riqueza de plantas observadas:** Se identificó y contó el número de especies de plantas en flor presentes en parcelas de 2 metros cuadrados, utilizadas para registrar himenópteros a través de conteo visual (ver punto 1.1 más adelante en esta sección).
- **Riqueza de plantas visitadas:** A través de la red de interacciones planta-antófilo, se identificó las especies de plantas que recibieron al menos una visita.
- **Aislamiento:** Se definió como la distancia al remanente o parche de bosque más cercano (Steffan-Dewenter & Tscharrntke 1999) y varió entre 50 y 200 m (Tabla 1).
- **Características de la matriz:** La cobertura de la tierra se cuantificó en círculos concéntricos de 250, 500, 1000 y 5000 metros de diámetro alrededor de los fragmentos estudiados. Se distinguieron las siguientes coberturas: bosque nativo, bosque con dominancia en especies vegetales exóticas, urbanización, pastizal-matorral abierto y cultivos (datos provistos por M. Zak). Se utilizaron dos parámetros: a) proporción de cada hábitat y b) diversidad (Hs) de hábitats o diversidad del paisaje, que se calculó como:  $Hs = - \sum p_i * \ln p_i$ , donde  $p_i$  es la proporción de cada cobertura (Tabla 3). Todos los hábitats fueron incluidos en el cálculo del índice de diversidad, ya que podrían aportar especies vegetales en flor o sitios para que nidifiquen los himenópteros. Los diferentes radios fueron seleccionados en base a la literatura y a las capacidades de vuelo de los diferentes gremios de Hymenoptera (Gathmann & Tscharrntke 2002, Bhattacharya et al. 2003, Steffan-Dewenter 2003, Westphal et al. 2006, Greenleaf et al. 2007, Chacoff et al. 2012).

**Tabla 0-1.** Departamento, tamaño (hectáreas), altitud (m.s.n.m), aislamiento (m) y georeferencias para los 9 sitios de Bosque Chaqueño Serrano utilizados en este estudio.

Sitio	Departamento	Tamaño	Altitud	Aislamiento	Georeferencias
Ch 8	Colón	0,57	625	100	S 31°12'5,1" W 64°15'4,2"
Seis	Colón	1,14	654	200	S 31°11'4,4" W 64°17'1,8"
CONAE	Santa María	3,58	694	75	S 31°31'3,1" W 64°27'3,9"
Ocho	Colón	10,07	615	50	S 31°12'6,7" W 64°15'2,1"
Sra	Santa María	13,77	654	75	S 31°34'5,8" W 64°26'3,9"
Picadas	Colón	29,53	516	200	S 31°17'4,8" W 64°1'0,0"
CSD	Colón	1.587	644	0	S 31°11'0,8" W 64°15'3,7"
Dique	Colón	4.200	837	0	S 31°09'12" W 64°20'31,8"
CFdC	Punilla	10.514	658	0	S 31°27'12,4" W 64°25'17,3"

**Tabla 0-2.** Densidad floral promedio ( $\Sigma$ número de flores/m<sup>2</sup>)/ n° de temporadas de muestreo) y porcentaje del suelo cubierto por árboles, arbustos, hierbas, hojarasca y suelo descubierto para los 9 sitios estudiados.

Sitio	Árboles		Arbustos		Herbáceas		Hojarasca		Suelo		Densidad floral
	otoño	verano	otoño	verano	otoño	verano	otoño	verano	otoño	verano	
	2007	2006	2007	2006	2007	2006	2007	2006	2007	2006	
Ch 8	74,75	65,25	26,75	25,50	55,75	74,50	44,25	19,50	0,25	0,00	27
Seis	70,75	44,00	26,50	8,25	66,75	85,50	28,25	13,50	3,75	0,00	88
CONAE	48,50	47,75	14,50	70,75	69,50	27,50	29,75	21,95	0,00	0,50	274
Ocho	81,25	55,75	11,25	10,75	65,00	72,40	34,75	26,75	0,25	0,00	33
Sra	37,75	39,50	28,00	14,50	67,75	66,50	25,75	20,00	4,75	7,50	138
Picadas	21,50	s/d	26,25	s/d	67,25	s/d	23,25	s/d	4,00	s/d	85
CSD	36,50	37,75	22,50	6,50	55,75	59,25	37,75	34,25	6,50	0,25	88
Dique	31,25	34,50	53,50	4,75	28,75	62,50	39,75	10,75	9,25	13,20	128
CFdC	45,75	34,00	5,25	18,00	40,00	59,25	40,25	17,25	11,25	32,25	42

**Tabla 0-3.** Índices de diversidad del paisaje (Hs) y porcentajes de cobertura de cada tipo de hábitat en círculos concéntricos de 250, 500, 1000 y 5000 metros de diámetro con centro en cada uno de los 9 sitios de Bosque Serrano de Córdoba estudiados.

Sitio	Bosque Chaqueño Serrano				Bosque con dominio en exóticas				Cultural				Urbano				Pastizal-matorral abierto				Índices de diversidad del paisaje			
	5000	1000	500	250	5000	1000	500	250	5000	1000	500	250	5000	1000	500	250	5000	1000	500	250	5000	1000	500	250
Ch 8	11,4	5,6	0,9	2,2	1,1	0,02	0	0	69,6	88,7	93,3	87,2	1,0	0	0	0,0	18,0	5,7	5,8	10,7	90,3	43,3	27,3	44,2
Seis	27,9	0,6	0	0	4,8	0,4	0,5	0	33,7	52,6	49,9	43,7	1,3	5,4	9,7	18,2	37,0	41,4	40,4	38,2	129,3	91,2	96,4	104,0
Conae	28,7	3,9	11,9	41,6	0,2	0	0	0	32,5	73,3	66,3	32,7	0,7	0,8	0	0	37,9	22,0	21,8	25,7	113,9	72,6	85,8	107,9
Ocho	10,9	1,7	36,3	47,3	1,5	3,8	0	0	71,3	80,1	51,7	43,8	0,9	0	0	0	15,4	14,4	11,9	9,0	87,4	65,0	96,2	93,2
Sra	23,0	18,8	26,0	35,5	0	0	0	0	63,0	76,6	58,9	27,4	0,9	0	0	0	13,2	4,6	15,1	37,2	93,9	65,9	94,8	109,0
Picadas	2,9	26,8	63,1	69,8	0	0	0	0	86,4	46,5	21,3	27,4	0,6	2,1	2,4	0	10,1	24,6	13,1	2,9	49,1	113,6	97,6	70,8
CSD	46,9	62,2	72,9	95,8	7,6	10,1	6,2	0	26,9	6,3	6,0	0,1	0	0	0	0	17,4	21,4	14,9	4,2	120,8	103,1	85,6	17,8
Dique	72,4	88,9	25,2	99,9	6,2	0,2	0	0	4,6	0,6	0	0	4,6	0,6	0	0	16,8	10,2	1,8	0	99,1	41,5	42,0	0
CFdC	62,3	55,1	78,6	99,0	0,3	0,1	0	0	19,0	12,9	8,1	0,2	3,1	15,1	8,7	0	15,4	16,8	4,6	0,9	102,3	118,4	74,6	6,6



### ***Métodos de captura de insectos***

A fin de determinar la estructura, abundancia y composición específica de la comunidad de himenópteros que explotan recursos de nidificación y alimentación en los fragmentos de bosque estudiados, se utilizaron los siguientes métodos de muestreo cuantitativos:

#### **1.1. Conteo visual (CV)**

Se registraron todos los himenópteros antófilos que visitaron flores en parcelas semicirculares de 2 m<sup>2</sup> desde el nivel del suelo y hasta 1,80 m de altura. Cada parcela se observó por un lapso de 10 minutos, tiempo sugerido para observar, capturar y acondicionar visitantes florales (Terás 1983, Kearns & Inouye 1993). Esta metodología de muestreo se repitió en tres horarios diferentes: entre las 0900 y las 1000, entre las 1200 y las 1300 hs y entre las 1600 y las 1700 hs. En cada horario se observaron cinco parcelas. Cada fragmento fue visitado dos veces en cada uno de los tres horarios mencionados, en secuencia que fue asignada al azar, totalizando 45 horas de observación por sitio (Tabla 4). Los himenópteros fueron capturados con la ayuda de una red de arrastre y sacrificados inmediatamente en frasco de matanza que contenía en su interior acetato de etilo (Ross 1973). Los vapores de este veneno provocan que el insecto muera con su probóscide extendida, lo que facilita su posterior determinación taxonómica (Claudio Sosa, 2004 com. pers.). Posteriormente fueron acondicionados en tubos plásticos, etiquetados y transportados al laboratorio donde se conservaron en congelador hasta su posterior montaje y determinación taxonómica.

#### **1.2. Red de arrastre (RED)**

Se realizaron 10 colectas de tres golpes de red cada una en cinco transectas lineales de 2 x 50 metros y desde el nivel del suelo hasta 1,80 m de altura, en la vegetación con flores abiertas. La apertura de la red fue de 30 cm de diámetro, los insectos se sacrificaron inmediatamente en frasco de matanza que contenía en su interior acetato de etilo (Ross 1973). En cada colecta la red se vació en un sobre entomológico de papel blanco para evitar la pérdida y la destrucción de los ejemplares. Los sobres fueron almacenados en bolsas de plástico etiquetadas dentro de un refrigerador hasta la determinación de los himenópteros. Este método de muestreo permite la captura de especies pequeñas o poco conspicuas de abejas, avispas y parasitoides antófilos (Tabla 4).

Las plantas, donde se recolectaron los visitantes florales obtenidos con las metodologías CV y RA, fueron determinadas a campo o en laboratorio.

### **1.3. Trampas de agua (TA)**

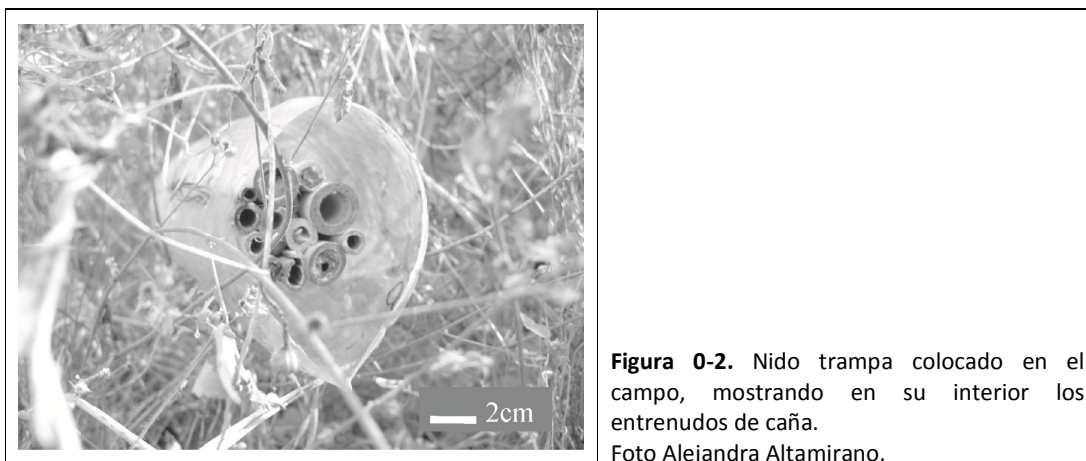
Cinco trampas de agua fueron situadas separadamente (10 m) en cada fragmento durante un período de 5 horas, al cabo del cual se colectaron los insectos que allí se encontraron (Tabla 4). Las trampas consistieron en recipientes amarillos (28 cm de diámetro y 6,5 cm de altura), en los que se colocó medio litro de agua y tres gotas de detergente para facilitar la ruptura de la tensión superficial del agua por parte de los insectos (Aizen & Feinsinger 1994b, Gibb & Hochuli 2002 y trabajos citados allí). Se utilizaron trozos de voile para colar el líquido de las trampas y recuperar los insectos, se almacenaron en bolsas de plástico etiquetadas, las cuales fueron trasladadas al laboratorio y conservadas en refrigerador hasta la posterior determinación de los insectos.

### **2.1. Búsqueda de nidos de himenópteros antófilos (BN)**

Con el fin de completar el inventario de especies que nidifican en los fragmentos se realizó un muestreo sistemático de nidos siguiendo las mismas transectas mencionadas en el punto 1.2 (RED). Cada transecta se recorrió por 30 minutos en busca de nidos en el suelo o en la vegetación (Tabla 4).

### **2.2. Nidos-trampa (NT)**

Este método de muestreo consistió en ofrecer lugares para la nidificación de abejas y avispas solitarias que nidifican en orificios preexistentes. En este estudio, la utilización de nidos-trampa completa el registro de especies en cada fragmento, evalúa la potencialidad de los fragmentos como lugares de refugio y nidificación de especies de Hymenoptera y permite la obtención de datos de riqueza de especies de enemigos naturales y tasas de parasitoidismo y cleptoparasitismo que sufren las especies fundadoras de nidos (Tscharntke et al. 1998). Los nidos trampa fueron contruidos con tubos plásticos (botellas de 15 cm de diámetro y 20 cm de profundidad) que contenían entre 15 y 30 entrenudos de caña de bambú dorado de *Phyllostachys aurea* Carr. Ex A. & C. Rivière (Poaceae) (Figura 2). Se utilizaron distintos diámetros de caña para cubrir las necesidades de un mayor número de especies (un rango de diámetros desde los 0,2 cm hasta 1,5 cm) (Garófalo et al. 1993). Los nidos trampa se colocaron en el interior de los fragmentos sujetados a árboles a una altura entre 1 a 1,5 m, a más de 10 m del borde del fragmento y separados entre sí por al menos 10 metros. Fueron llevados a los sitios de muestreo en primavera (mes de octubre) y se retiraron en otoño (abril) (Tscharntke et al. 1998). En el laboratorio, cada uno de los nidos individuales (entrenudo de caña) fue abierto, examinado y acondicionado en una bolsa de voile, etiquetado y colocado en una jaula entomológica hasta la emergencia de abejas, avispas, y enemigos naturales luego del período invernal (Tabla 4).



### *Distribución espacial y temporal de los muestreos y esfuerzo de búsqueda*

A fin de que la heterogeneidad espacial fuera comparable, las transectas, parcelas y trampas (de agua y nidos-trampa) se dispusieron igualmente espaciadas en los fragmentos de distinto tamaño y en el bosque continuo (Gibb & Hochuli 2002). La fragmentación del hábitat introduce el “efecto borde” que resulta de la transición abrupta entre dos sistemas, el fragmento de bosque nativo remanente y la matriz de origen antrópico que lo rodea. Desde los bordes hacia el interior se producen cambios microclimáticos, en las características del suelo, en la intensidad del viento, y en la incidencia de la luz, etc. (Murcia 1995, Gehlhausen et al. 2000). Considerando que en los fragmentos pequeños el efecto borde podría estar actuando sobre toda su superficie, se realizó el muestro de insectos a una distancia promedio de 10 m del borde, en los sitios de todos los tamaños, de esta manera se espera equiparar el efecto en los sitios de mayor tamaño.

Para realizar las colectas con las metodologías conteo visual, red de arrastre y búsqueda de nidos, se trabajó en el período comprendido entre las 9 y las 17 hs, en días soleados y de escaso viento (Frankie et al. 2002, Steffan-Dewenter et al. 2002). Estos muestreos se repitieron abarcando los momentos en que la vegetación del centro del país se encuentra en máxima floración: noviembre – diciembre y marzo – abril, (Leonardo Galetto, 2004 com. pers.), en los años 2005, 2006 y 2007. Para poder completar el esquema de muestreo en días con las características señaladas, en ocasiones se extendió la temporada de trabajo de campo hasta el mes de enero (para la temporada noviembre – diciembre) o mayo (para la temporada entre marzo y abril). Esto fue necesario ya que los momentos de mayor floración en la región coinciden con los de mayor precipitación.

El esfuerzo de muestreo fue equivalente en cada uno de los nueve sitios estudiados tal como se detalla en la Tabla 4.

**Tabla 0-4.** Metodología de muestreo de insectos y esfuerzo de muestro para cada sitio y temporada CV: conteo visual, RED: red de arrastre, TA: trampas de agua, BN: búsqueda de nidos, NT: nidos trampa.

Año	Estación	Metodología				
		CV nº de parcelas	RED nº de transectas	TA nº de trampas	BN nº de transectas	NT nº trampas
2004	Primavera					15
2005	Verano-Otoño	30	5	5	5	
	Primavera					20
	Primavera-Verano	30	5	5	5	
2006	Verano-Otoño	30	5	5	5	
	Primavera					20
	Primavera-Verano	60	5	5	5	
2007	Verano-Otoño	60	5	5	5	
	Primavera-Verano	60				

#### *Conservación e identificación del material biológico obtenido*

Los himenópteros obtenidos por los métodos de muestreo anteriormente descritos fueron montados, rotulados y colocados en cajas entomológicas. Para los Aculeata de mayor tamaño se empleó montaje simple, mientras que para los parasitoides y aculeados de menor tamaño se empleó montaje doble (Brewer & Arguello 1980). Los especímenes de cada tipo morfológico fueron determinados con la mayor resolución taxonómica posible; siguiendo claves entomológicas (Willink 1951, 1953, Coville 1982, Michener et al. 1994, Menke & Fernández 1996, Carpenter & Garcete-Barrett 2002, Fernández & Sharkey 2006), con la ayuda de expertos o por comparación con colecciones de referencia. En caso de no estar disponibles las claves a nivel de especie, los Hymenoptera Aculeata fueron asignados a morfoespecies utilizando criterios taxonómicos específicos de cada familia y género. Especies de Halictidae fueron identificadas por el Dr Claudio Sosa<sup>1</sup> y la entomofauna de la serie Parasítica por la Dra Adriana Salvo<sup>1-2</sup>. Las especies vegetales fueron herborizadas y llevadas al laboratorio donde fueron determinadas por los Dres Leonardo Galetto<sup>2</sup> y Carolina Torres<sup>2</sup> (<sup>1</sup>Centro de Investigaciones Entomológicas de Córdoba; <sup>2</sup>IMBIV- UNC). Especímenes de cada morfoespecie fueron depositados en la Colección Entomológica de la Cátedra de Entomología Fac. Cs. Ex., Fís. y Nat. (UNC), y los ejemplares vegetales fueron depositados en el Museo Botánico de la misma Facultad.

### *Variables respuesta obtenidas*

- Riqueza de especies: número de especies registrado por sitio con un esfuerzo de muestreo equivalente (Tabla 4).
- Abundancia o número de individuos registrado en cada categoría, grupo, método de muestreo, total o por sitio.
- El parasitoidismo y cleptoparasitismo (total y causado por cada especie parasítica) se calculó como: número de celdas de cría dañadas / número de celdas de cría disponibles. El daño causado por enemigos naturales se midió a distintas escalas: a nivel de especie o grupo de himenópteros, de nido y a escala de sitio

A fin de describir la comunidad de himenópteros se seleccionaron las siguientes características morfológicas y ecológicas de las especies:

### **Categorías taxonómicas**

Las categorías taxonómicas utilizadas fueron: Serie, Superfamilia, Familia, Tribu, Género y Especie-morfoespecie.

### **Gremios tróficos y grupos funcionales**

La función ecosistémica desempeñada por los insectos antófilos depende del origen del alimento que busca la hembra adulta para aprovisionar sus nidos y que recibe el himenóptero en su estado larval. Las especies se clasificaron en: "**polinizadores**" (abejas= himenópteros apiformes) consumidoras de primer orden que utilizan principalmente polen y néctar para alimentar sus larvas; "**predadores**" (avispa aculeada) predadores de primer y segundo orden, que matan y consumen varias presas durante su vida; "**parasitoides**" (avispa, en general parasítica) de comportamiento intermedio entre predador y parásito, las hembras colocan un huevo en o sobre su huésped del que se alimenta la larva causándole finalmente la muerte y "**cleptoparásitos**" grupo particular de parásitos cuyas larvas "roban" el alimento de otros himenópteros en sus nidos provocando la muerte de la prole del fundador. Los Formicidae no fueron distinguidos en grupos funcionales y se los nombra como "**hormigas**" en este trabajo.

### **Ubicuidad**

De acuerdo a la frecuencia de ocurrencia en los nueve sitios, se consideró que una especie es "poco frecuente" si estuvo presente en uno o dos sitios, de "frecuencia media" si se la encontró entre 3 y 6 sitios, y "muy frecuente" cuando fue registrada en 7 o más sitios.

### **Rareza**

A partir de la curva de rango de abundancia (Magurran 2004), se designaron como “raras” a las especies localizadas en el cuartilo inferior de la curva y “comunes” a las del cuartilo superior, fueron consideradas como “intermedias” aquellas contenidas en los cuartilos intermedios (Gaston 1994).

### **Organización social**

Esta categorización se utilizó para agrupar las especies de Aculeata. En base a la clasificación propuesta por Michener et al.(2007). Se consideraron “solitarias” las especies que realizan sus nidos en forma individual, “subsociales” a las que realizan su nido individualmente, pero luego de la emergencia de sus hijas la fundadora permanece al cuidado del nido y “eusociales” a aquellas que presentan una clara organización social, con separación de castas y división de tareas.

### **Sitios de nidificación**

Esta clasificación combina el sustrato (i.e. suelo, madera, rama de un árbol, etc.) y la modalidad de construcción que utilizan los insectos (i.e. excavando por ellos mismos, orificio hallado en la naturaleza, construido, etc.). Se designaron a “excavados”: nidos excavados en el suelo por el propio insecto; “orificios preexistentes”: la cavidad u orificio es hallado por el insecto, se trata de tallos huecos, caracoles, orificios realizados por coleópteros barrenadores de la madera, etc.; “madrigueras abandonadas”; “cacharros”: nidos construidos con barro sobre diferentes sustratos; “panales”: construidos principalmente con materiales de origen vegetal, ya sea pendiendo o sobre los árboles; “orificios taladrados”: perforaciones en la madera realizadas por el insecto con sus propias piezas bucales; “variable”: utilizan diferentes sustratos y modalidades, son considerados generalistas en la nidificación y; “sin nido”: especies parasitoides que no construyen nidos, buscan un hospedador y lo oviponen en el lugar donde este se encuentre.

### **Material utilizado en la construcción de las celdas de cría**

Abejas y avispas que utilizan nidos trampa se valen de diversos materiales para la construcción de celdas de cría. Así, en este trabajo se clasificaron las especies en cuatro categorías según usen barro, materiales de origen vegetal, ambos materiales anteriormente mencionados y tierra juntamente con materiales de origen vegetal. El barro es un material ampliamente utilizado, los himenópteros lo utilizan para modelar tabiques (paredes que separan una celda de cría de otra) o cacharros (celdas de cría individuales), los materiales vegetales pueden ser pequeños círculos de pétalos u hojas, trozos de hojas masticados o no, resinas, inflorescencias, etc. La tierra se presenta negra y suelta, y los insectos la utilizan en combinación con pequeñas ramitas.

### *Análisis estadísticos*

Los análisis estadísticos utilizados en particular en cada capítulo serán oportunamente detallados.

### *Fuentes de error en la obtención de los datos de riqueza y abundancia de himenópteros*

La obtención y captura de himenópteros a través de las metodologías empleadas presentaron las siguientes dificultades:

1.- En los muestreos de CV, la captura de los himenópteros que visitan flores depende de la capacidad de manejo de la red y del frasco de matanza. Los himenópteros que no fueron capturados fueron determinados a campo y se asignaron a la menor categoría taxonómica posible (género, tribu, familia, etc., etc.) y no fueron considerados a la hora de obtener los valores de riqueza.

2.- La curva de acumulación de las especies obtenidas por la metodología de CV no alcanzó la meseta (Figura 3 del capítulo IV), lo que indica que el registro de especies de himenópteros que visitan flores no fue completo. Sin embargo, al haber realizado un muestreo sumamente preciso en cuanto al tiempo de observación por sitio, a la hora del día en que se realizó y las condiciones climáticas reinantes en el día, se estima que el esfuerzo de muestreo es el suficiente para cumplir con los objetivos propuestos en esta Tesis.

3.- La adecuación metodológica utilizada para los nidos trampa en esta Tesis consistió en retirar toda la trampa en un sólo momento, siguiendo lo propuesto por Tscharrntke et al. (1998), en oposición al remplazo de las cañas ocupadas por nuevas, como suele utilizarse en trabajos donde se quiere evaluar la variación estacional de la abundancia y diversidad de las especies. Esta metodología permitió la obtención de adultos de la generación diapausante, pero impidió la recuperación de adultos que emergieron en el campo antes de haber sido llevadas las trampas al laboratorio. En estos casos y a través de la arquitectura de cada nido, los mismos pudieron ser asignados a un género, tribu o familia particular. Sin embargo, la metodología de trabajo cumplió con el objetivo de registrar acabadamente las especies que nidifican en orificios preexistentes, como lo demuestra la curva de acumulación de las especies (ver Figura 2, Capítulo IV).





# **CAPÍTULO I - Diversidad y estructura de las comunidades de himenópteros de tres niveles tróficos y sus fuentes de recursos alimenticios y de nidificación en el Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba**

## **Introducción**

El estudio de la biodiversidad es central en Ecología (Gotelli & Rhode 2002) y debería ocupar un lugar prioritario en las agendas de investigación, dado que conforma la línea de base para profundizar el estudio de la Ecología de comunidades, y desarrollar programas de manejo y conservación de los ecosistemas (Purvis & Hector 2000). En sentido amplio, biodiversidad significa diversidad o variedad biológica e indica el número, abundancia, composición y distribución espacial de las especies (Díaz et al. 2006) o según Magurran (2004) "la variedad y abundancia de las especies en una unidad de estudio definida".

Numerosos sistemas complejos pueden ser representados como redes de interacción, algunos ejemplos son las neuronas en el cerebro (Bullmore & Sporns 2009 y trabajos citados allí), el patrón de difusión de una epidemia (Barthélemy et al. 2004, Ortiz-Pelaez et al. 2006), o la recomendación de música entre personas (Cano et al. 2006), entre muchos otros. Los avances en la teoría de redes se nutren de herramientas desarrolladas por las ciencias sociales y teorías de la información (Ings et al. 2009). Las redes tróficas son las más ampliamente estudiadas en ecología (Montoya et al. 2006). Estas representan a especies conectadas a través del alimento y todas dependiendo en última instancia de las plantas verdes (Elton 1927, Price et al. 2011). La utilización de redes tróficas puede ser valiosa en estudios de diversidad biológica en los que interesa, no sólo la diversidad específica, sino también la diversidad de vínculos tróficos, incorporando así aspectos funcionales de la comunidad en estudio (Dunne 2005, Dunne et al. 2005). En ocasiones, las redes de interacción resultan de la detección de interacciones no tróficas (Polis 1991), como es el caso de los himenópteros cleptoparásitos que utilizan los nidos de otros himenópteros para colocar sus huevos y que son denominadas en idioma inglés como "*cuckoo wasps*" debido a que utilizan una estrategia similar a las aves parásitas comúnmente llamadas "cucos".

La forma o topología que adoptan los ensambles de especies en una comunidad no es aleatoria y ha despertado un gran interés desde las primeras incursiones en este campo de estudio (Cohen 1978, Pimm 1982, Mikkelsen 1993). Una de las principales propiedades

estructurales de las redes ecológicas es la distribución de los enlaces entre las especies que la conforman, la cual ha sido relacionada con su estabilidad (Ings et al. 2009). Lewinsohn et al. (2006) proponen diferentes tipos de patrones de organización que pueden observarse en los ensambles de especies interactuantes. La presencia de “compartimentos” surge de grupos de especies que interactúan entre ellas con más frecuencia que con el resto de la red. En una estructura “anidada” las especies con pocas interacciones interactúan mayoritariamente con especies de numerosas interacciones, mientras que las especies con numerosos vínculos tienden a interactuar entre ellas, de modo que la red se organiza alrededor de un núcleo central de especies generalistas con numerosas interacciones entre ellas (Bascompte et al. 2003, Jordano et al. 2006). También es posible encontrar estructuras compuestas, donde se observan anidamientos en el interior de alguno de los compartimentos. Los compartimentos podrían ser producto de la asociación entre especies relacionadas filogenéticamente (Fonseca & Ganade 1996, Prado & Lewinsohn 2004) o reflejar la asociación de especies en hábitats similares (Pimm & Lawton 1980). Si bien se ha sugerido que la compartimentalización de las redes tiene relación con la estabilidad de las comunidades (Krause et al. 2003, Melián & Bascompte 2004), la presencia de compartimentos ha sido demostrada en unos pocos estudios (Fonseca & Ganade 1996, Dicks et al. 2002, Prado & Lewinsohn 2004). Por otra parte, y a fin de acotar el universo de relaciones interespecíficas que realmente ocurren en la naturaleza (tróficas y no tróficas), que serían en la práctica imposibles de analizar, en algunos trabajos se estudia en forma combinada la ocurrencia de gremios tróficos y sus relaciones, en redes de interacción (Polis 1991, Memmott & Godfray 1993)

En la actualidad, los proyectos de conservación están dirigiendo sus esfuerzos hacia los sistemas ecológicos de manera integral, es decir a escalas de hábitat, ecosistema o región, dejando de lado la idea de conservación de especies individuales (Waser et al. 1996). Este nuevo enfoque es especialmente apropiado para sistemas de relaciones mutualistas y antagonistas debido a la amplitud de las redes de interacciones que conectan las especies (Kearns & Inouye 1997). Sin embargo, son muy pocos los estudios que utilizan este enfoque, principalmente debido al intenso muestreo requerido y a las dificultades que conlleva la resolución taxonómica de las especies interactuantes (Memmott 1999).

En este Capítulo se ofrece una descripción y análisis de la comunidad de himenópteros y sus interacciones de polinización, parasitismo y cleptoparasitismo en localidades del Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba a escala de región. Se ofrece una visión amplia de la comunidad que permite conocer su estado general (línea de base) para luego en capítulos posteriores evaluar

como la comunidad cambia en relación a la pérdida de ambientes naturales y, finalmente, ofrecer propuestas para estrategias de conservación a escala regional. Se presenta también una descripción de los recursos alimenticios (plantas y presas), y de los materiales y sitios de nidificación que se encuentran disponibles en el ambiente.

### *Objetivo general*

Describir a escala regional la comunidad de himenópteros que explotan recursos alimenticios y de nidificación en localidades del Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba en términos de su composición taxonómica y funcional.

### *Objetivos particulares*

- Describir patrones de abundancia de los diferentes gremios en la comunidad de himenópteros antófilos.
- Analizar y comparar la estructura de las redes de interacción Planta-Antófilo, Fundador-Parasitoide y Fundador-Cleptoparásito.

### *Hipótesis y predicciones*

*Las formas que adoptan las curvas de rango de abundancia de los gremios de himenópteros antófilos difieren según los gremios tróficos considerados.*

Se espera que los ensambles constituidos por numerosos individuos y cuyas especies presenten una mayor amplitud de nicho o una alta equitatividad, como los polinizadores y parasitoides, presenten una distribución de abundancia de las especies que se ajuste a una distribución log normal o palo quebrado. Se espera en cambio, que los ensambles pequeños o con alta dominancia, como el de cleptoparásitos, presenten curvas de rango de abundancia que ajusten a modelos geométricos o log series.

*La topografía de las redes depende del modo de interacción entre los nodos intervinientes.*

Se espera que redes mutualistas como la de planta-antófilo y antagonistas como las de fundador-parasitoide o fundador-cleptoparásito, presenten una estructura anidada, con un núcleo central de especies muy conectadas entre sí y conectadas a las especies con pocas interacciones. Además, se espera encontrar compartimientos, es decir, subconjuntos de especies que interactúan más fuertemente entre sí que con el resto de las especies integrantes de la red.

## **Materiales y Métodos**

### *Diversidad y composición de la comunidad de Hymenoptera*

La obtención del material entomológico se realizó siguiendo las cinco metodologías de muestreo detalladas en Metodología General en la sección “Métodos de captura de insectos”. Los especímenes de cada tipo morfológico fueron guardados y clasificados según se describe en la sección “Conservación e identificación del material biológico obtenido” en Metodología General.

Para conocer la estructura de la comunidad de himenópteros se categorizaron las especies en base a distintos criterios, para posteriormente analizar la representación relativa de cada una de ellas (Begon et al. 1986). Las categorías funcionales se definieron según el modo en que las especies explotan los recursos alimenticios (i.e. gremio trófico *sensu* Root (1973)) y de nidificación, y también se utilizaron caracteres morfológicos, taxonómicos y atributos de historia de vida. La descripción detallada de estos grupos se encuentra en el apartado “Categorización de las especies” en Metodología General.

La estructura de las comunidades en términos de la abundancia proporcional de cada especie fue descrita a través de la relación gráfica entre el valor de importancia de las especies en función de un arreglo secuencial por intervalos de las especies de la más a la menos importante (curvas de rango-abundancia de especies o gráficas de Whittaker) (Krebs 1972, Magurran 1988, Magurran 2004). Estas curvas resultan más informativas que los índices de diversidad y dominancia ya que proveen mayor información de la distribución de la abundancia entre las especies y permiten probar el ajuste de distintos modelos teóricos a los datos observados. Las formas que adoptan las curvas son utilizadas para inferir la dominancia o equitatividad de las especies en un ensamble al comprobar su ajuste a modelos clásicos de distribución (Cousins 1991, Magurran 2004, Fattorini 2005). El ajuste de los datos a la distribución subyacente “series geométricas”, “serie logarítmica”, “log-normal” y “palo quebrado” se evaluó mediante pruebas de bondad de ajuste  $\chi^2$  (Magurran 2004).

### *Recursos alimenticios*

Las especies de plantas en flor observadas durante las capturas de himenópteros mediante las técnicas de red de arrastre y conteo visual, fueron colectadas, herborizadas y determinadas a campo o en laboratorio. La estructura taxonómica de la comunidad vegetal se analizó en base al número de registros de cada especie.

Las presas (arañas, larvas o langostas) capturadas por las hembras fundadoras de nidos trampa y utilizadas para alimentar a su descendencia, fueron recuperadas de las celdas de cría en las que no se desarrolló la larva del himenóptero fundador (por falta de oviposición o por muerte en estado de huevo) y clasificadas con la mayor resolución taxonómica posible.

#### *Nidificación, sitios y materiales de construcción*

Los datos de sitios de nidificación para cada especie de Hymenoptera se obtuvieron mediante observación directa (ver apartado “Búsqueda de nidos” en Metodología general) y también a partir de bibliografía (Michener 1979, Genaro & Sanders 1990, Genaro 1996a, Genaro 1996b, Camillo & Brescovit 1999, Buschini & Wolff 2006b, a, Michener 2007). La naturaleza de los materiales utilizados por cada especie para la construcción de celdas de cría en los nidos se conoció a partir del análisis de los nidos trampa (ver metodología en Metodología general).

#### *Interacciones*

Los datos para la construcción de redes de interacción antagonistas: hospedador-enemigo natural (himenóptero fundador de nido trampa-parasitoide, en adelante F-P, e himenóptero fundador de nido trampa-cleptoparásito, en adelante F-C), se obtuvieron de los nidos trampa. Para ello, luego de trasladar los nidos al laboratorio, cada caña ocupada fue etiquetada y colocada individualmente en pequeñas bolsas de polietileno con un orificio cubierto con voile. Estas bolsas fueron mantenidas en jaulas entomológicas hasta la emergencia de los adultos fundadores (prole de la hembra que construyó el nido) o enemigos naturales (parasitoides y cleptoparásitos). Posteriormente, cada nido fue abierto para contar el número de celdas de cría (i.e. espacio interno del nido creado por la hembra para contener al huevo y su aprovisionamiento).

La red regional planta-himenóptero antófilo (en adelante P-A) se realizó utilizando los datos obtenidos a través de la metodología de conteo visual durante las dos temporadas de observación en los tres años de muestreo (suma total de registros). Las observaciones se repitieron en tres horarios diferentes: entre las 09:00 y las 10:00 hs, entre las 12:00 y las 13:00 hs y entre las 16:00 y las 17:00 hs. En cada horario se observaron cinco parcelas de 2 metros cuadrados y 1,80 mts de altura. Cada fragmento fue visitado dos veces en cada uno de los tres horarios mencionados, en secuencia que fue asignada al azar, totalizando 45 horas de observación por sitio. En Metodología general, “Métodos de captura de insectos” se dan más detalles sobre esta técnica de muestreo.

Las redes de interacción pueden representarse como matrices cualitativas o de conectancia, semi-cuantitativas o cuantitativas. Las primeras, llamadas cualitativas o de conectancia, proporcionan información sobre las especies intervinientes y presencia o ausencia de interacciones, se construyen ordenando las especies (o nodos) del nivel trófico superior en filas y las del nivel trófico inferior en columnas, y colocando un número 1 en los casilleros donde se cruzan especies interactuantes y un 0 en los casilleros donde se cruzan especies que no interactúan entre sí. Las semi-cuantitativas y cuantitativas son redes más informativas e incluyen una medida de la intensidad de la interacción. Ambas incluyen el número de veces que fue observada una interacción, en las primeras, el tamaño del nodo está dado por el número total de veces que se observó a esa especie interactuando, mientras que en las redes cuantitativas el tamaño del nodo está representado por el número de individuos de la especie presentes en la comunidad. Este último tipo de red es muy utilizada para sistemas que incluyen parásitos-hospedadores, en donde existe la posibilidad de contar el número total de individuos de una muestra, en este caso huevos, de los que después emergerán parásitos u hospedadores) (Memmott & Godfray 1993, Ings et al. 2009).

Para analizar las interacciones entre las comunidades estudiadas se construyeron tres matrices semi cuantitativas de interacciones en las cuales la magnitud de la interacción estuvo cuantificada del siguiente modo: en interacciones P-A, el número de veces que una especie de antófilo visitó una especie de planta en flor; en F-P, el número de celdas de crías parasitadas y en F-C, el número de celdas de cría cleptoparasitadas. Para estas dos últimas se construyeron también matrices cuantitativas, estimando de este modo la magnitud de las interacciones (Memmott & Godfray 1993).

Para determinar si las matrices de interacción presentan una estructura anidada, se construyeron matrices de conectancia como se explicó anteriormente, marcando con ceros las ausencias y con 1 las presencias de interacciones entre especies. Luego se dispusieron las especies de consumidores en filas y recursos en columnas en orden decreciente de acuerdo al número de especies con las que interactúan. Cuando los ensambles están perfectamente anidados la matriz es triangular ya que las interacciones (1) se agrupan en el ángulo superior izquierdo. Dado que el desorden de un sistema puede asociarse a su nivel de entropía, se calculó un índice llamado Temperatura ( $T^\circ$ ), estimado a partir del número de ausencias y presencias inesperadas respecto a una isocline trazada bajo la condición de perfecto anidamiento. Bajos niveles de  $T^\circ$  indican orden (mayor anidamiento), mientras que altos valores indican desorden (menor anidamiento). La evaluación del grado de anidamiento de los ensambles de especies se realiza a través de la

comparación del índice  $T^\circ$  en la matriz observada con el índice  $T^\circ$  obtenido a partir de la generación de matrices ordenadas al azar ( $n=1000$ ), con igual número de filas y columnas que la matriz observada. Este proceso se realizó utilizando el programa *Nested Calculator* (Atmar & Patterson 1995).

Para determinar el número de compartimientos, se utilizó la función “Components” del programa *Pajek* (Batagelj & Pajek 2004).

A fin de describir las redes en términos cuanti y cualitativos se calcularon los siguientes parámetros clásicos en el estudio de redes de interacción (Cohen & Levin 1989, Martinez 1992, Memmott et al. 1992, Bersier et al. 2002, Magurran 2004):

- Tamaño de la red= número total de especies presentes en la matriz.
- Número de especies en cada nivel trófico.
- Número de interacciones máximo posible= número de individuos del nivel trófico inferior x número de individuos del nivel trófico superior.
- N° de interacciones observadas.
- Conectancia= proporción de interacciones observadas del total de interacciones posibles (Jordano 1987).
- Densidad de interacciones= número de interacciones reales / tamaño de la red. Es equivalente al número promedio de interacciones por especie.
- Número de individuos involucrados en el total de interacciones.
- Número de individuos involucrados en la interacción más fuerte, es decir la interacción que reúne mayor número de individuos.
- Interacción promedio o Intensidad de interacción= promedio del número de individuos involucrados en cada interacción.
- Dominancia de interacciones= se utilizó el índice de Berger-Parker para determinar la importancia proporcional de la interacción más fuerte (Magurran 2004). Se calculó como: número de individuos en la interacción más fuerte / número total de individuos.
- Diversidad de interacciones ( $H'$ )= se estimó a través del índice de Shannon–Wiener (Magurran 2004), considerando el número de interacciones diferentes y el número de individuos involucrados en cada una de estas como medida de su importancia
$$H' = -\sum p_i * \ln p_i$$
Donde  $p_i$  es la proporción de individuos encontrados en la interacción  $i$ .
- Equitatividad ( $J$ ) se calculó como:  $H' / H_{\max}$ ; donde  $H_{\max} = \ln$  del tamaño de la red.

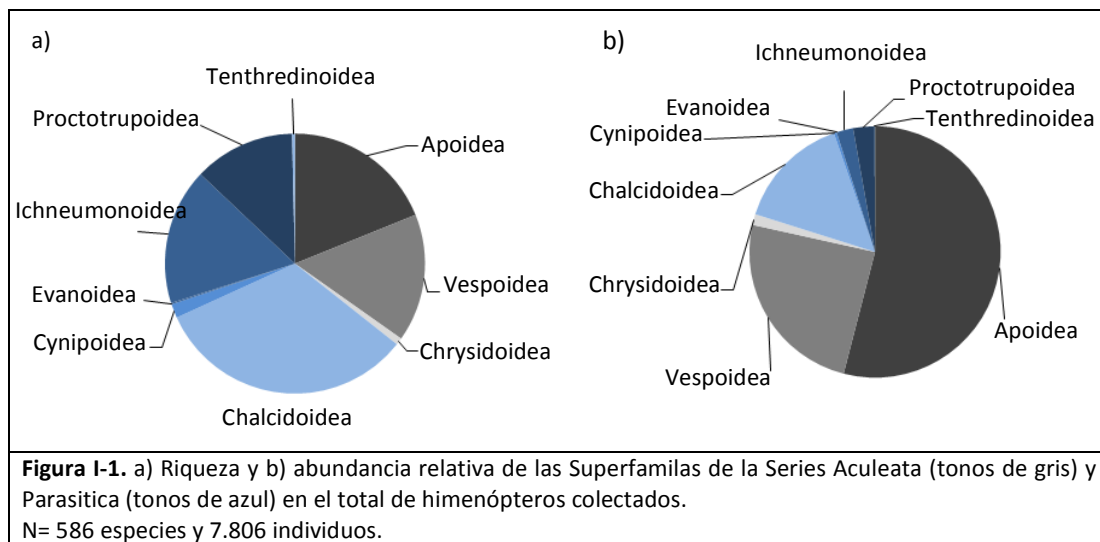
En todos los casos, las redes incluyeron únicamente las especies que participaron en al menos una interacción.

Para explorar la organización de la red P-A se relacionó el número de visitas con la organización social de los himenópteros como un indicador de su abundancia natural. Para ello se realizó una curva de rango-abundancia y se determinó la presencia (en porcentaje) de las diferentes organizaciones sociales en cada cuartilo. Posteriormente se asignó una categoría numérica para cada tipo de organización social y se realizó una correlación de Spearman entre esta y la abundancia de cada polinizador.

## Resultados

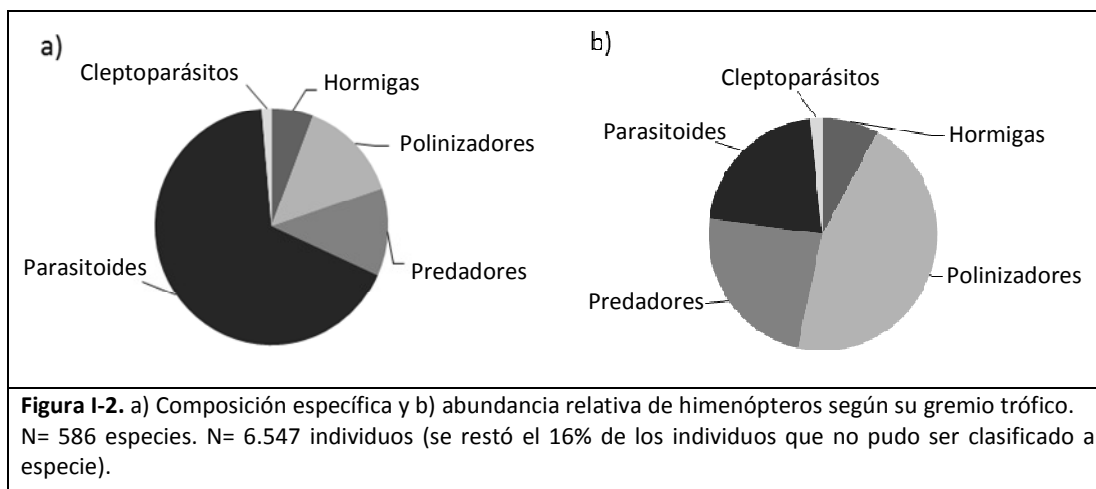
### 1.- Diversidad y composición de la comunidad de Hymenoptera

Durante los tres años de muestreo se registró un total de 7.806 himenópteros pertenecientes a 586 especies y morfoespecies, 40 familias y 113 géneros. La Serie Parasitica fue la mejor representada en cuanto al número de especies (64%) mientras que Aculeata lo fue en número de individuos (80%) (Figura 1, Anexo I).

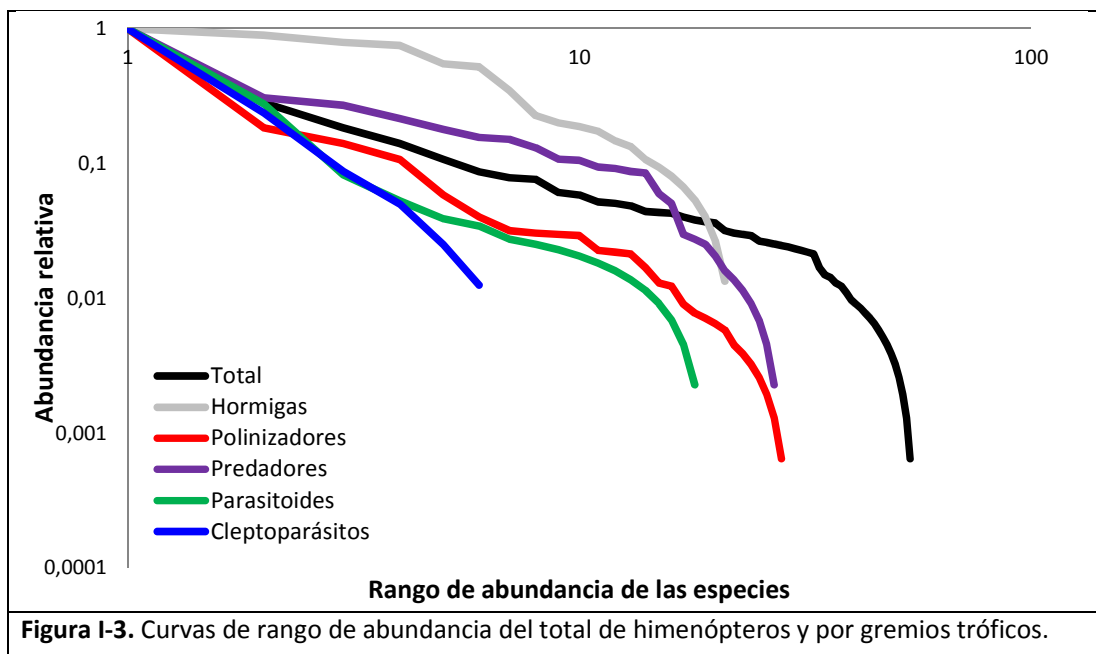


Más de la mitad de las especies pertenecieron al gremio parasitoides, seguido por polinizadores, predadores, hormigas y cleptoparásitos (Figura 2a). El gremio polinizadores fue el mejor representado en número de individuos (Figura 2b).



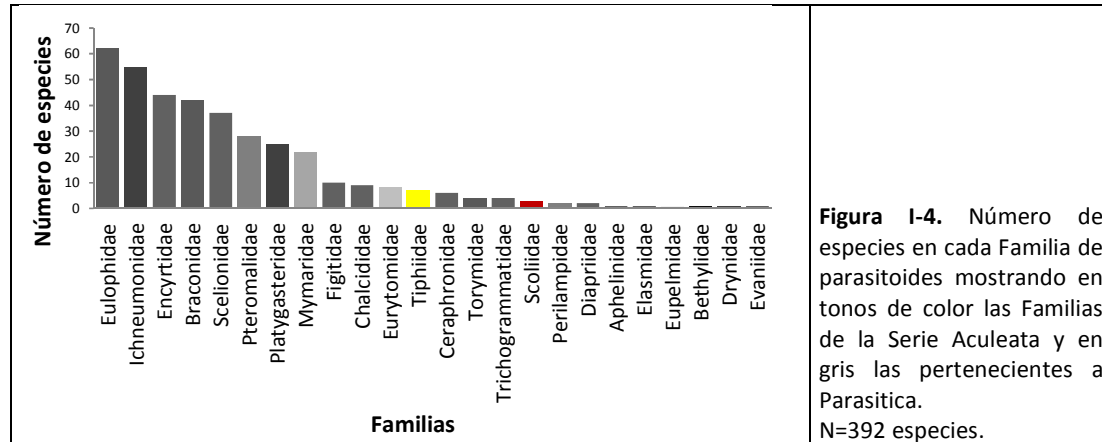


La figura 3 muestra las curvas de rango-abundancia por gremio y para la totalidad de los himenópteros registrados. La curva de rango-abundancia de la comunidad de cleptoparásitos ajustó mejor a una distribución geométrica ( $\chi^2 = 4,50$ ; g. l.= 8;  $p = 0,8$ ) mientras que hormigas, polinizadores y predadores ajustaron mejor a una log normal truncada ( $\chi^2 = 2,892$ ; g. l.= 6;  $p = 0,82$ ;  $\chi^2 = 10,09$ ; g. l.= 10;  $p = 0,43$ ;  $\chi^2 = 12,06$ ; g. l.= 8;  $p = 0,15$  respectivamente).

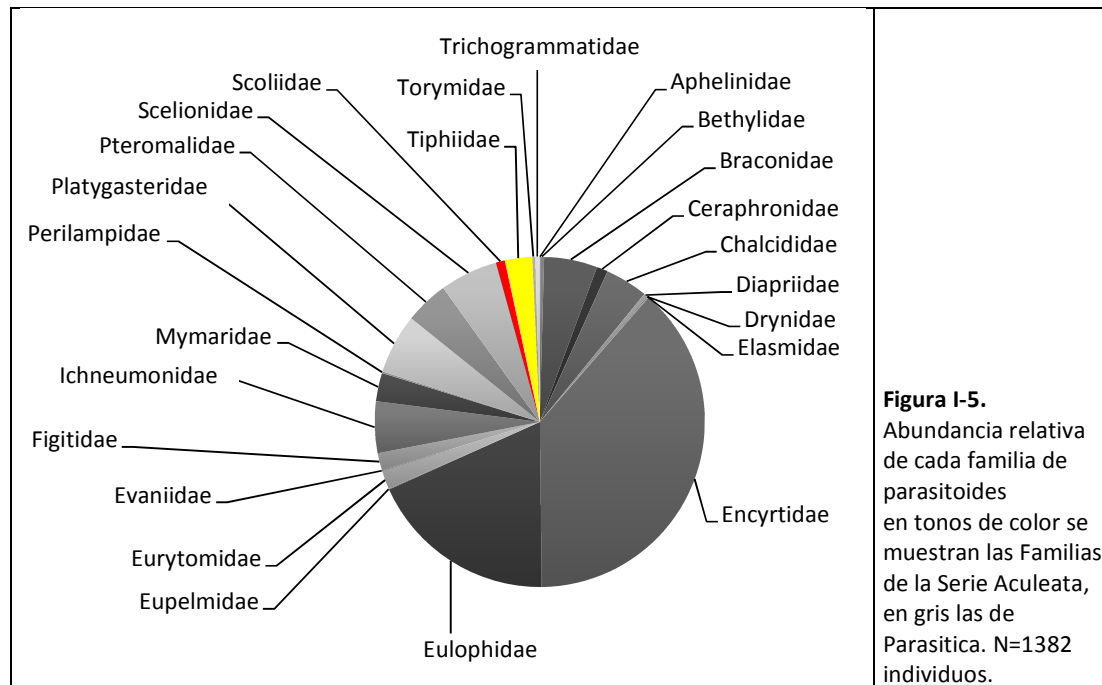


### 1.1. Parasitoides

El gremio parasitoides presentó el mayor número de familias (24), dos de éstas pertenecen a la Serie Aculeata y el resto a Parasítica. Eulophidae fue la familia mejor representada en número de especies (14%) (Figura 4) y Encyrtidae lo fue en número de individuos (19%) (Figura 5).



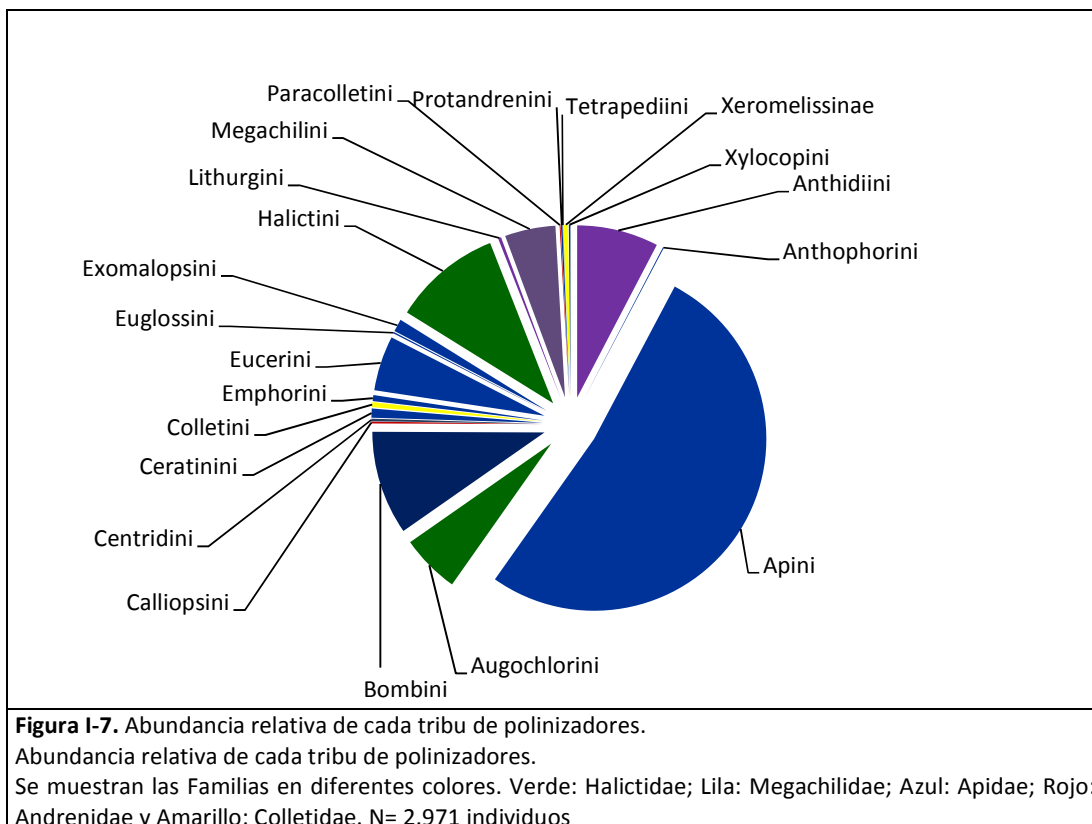
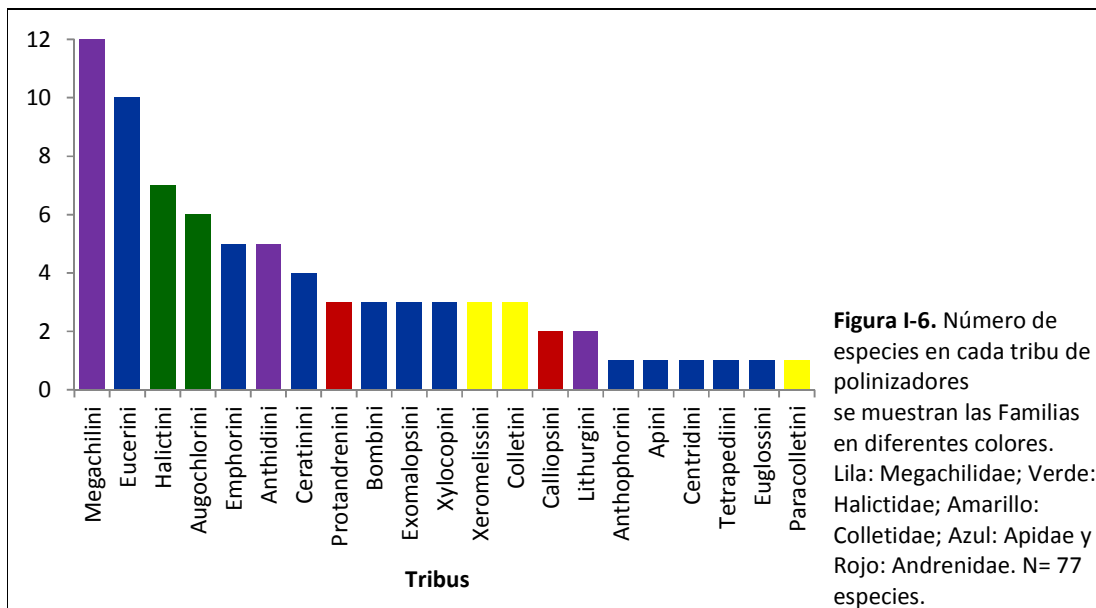
**Figura I-4.** Número de especies en cada Familia de parasitoides mostrando en tonos de color las Familias de la Serie Aculeata y en gris las pertenecientes a Parasítica. N=392 especies.



**Figura I-5.** Abundancia relativa de cada familia de parasitoides en tonos de color se muestran las Familias de la Serie Aculeata, en gris las de Parasítica. N=1382 individuos.

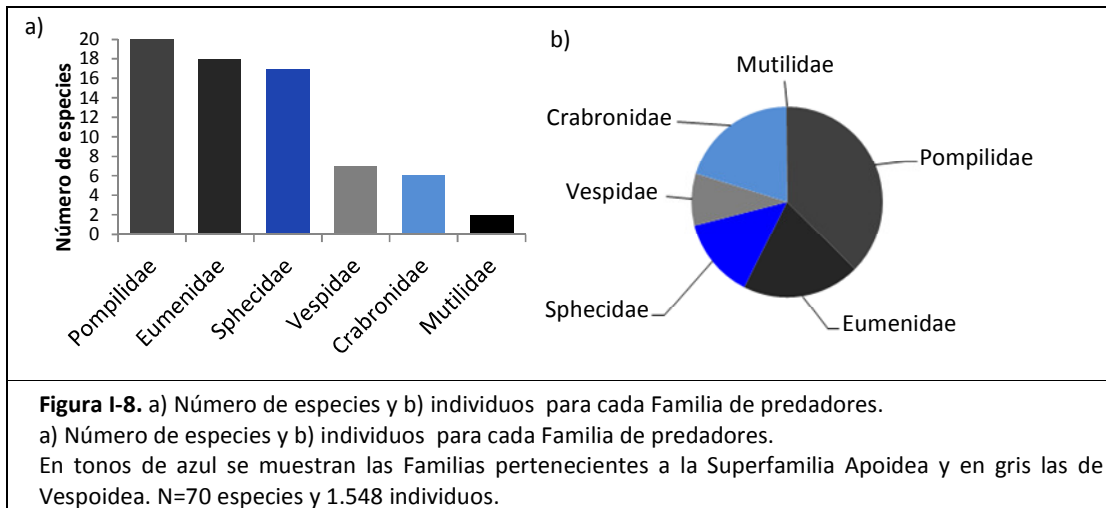
### 1.2. Polinizadores

El gremio polinizadores estuvo representado por 21 Tribus en 5 Familias de la Superfamilia Apoidea. El 70% de los individuos perteneció a la Familia Apidae, siendo *Apis mellifera* la especie más abundante (52%; Figura 7). Apidae fue también la Familia más rica en especies (43%; Figura 6) seguida por Megachilidae (25%), Halictidae (17%), Colletidae (9%) y Andrenidae (6%).



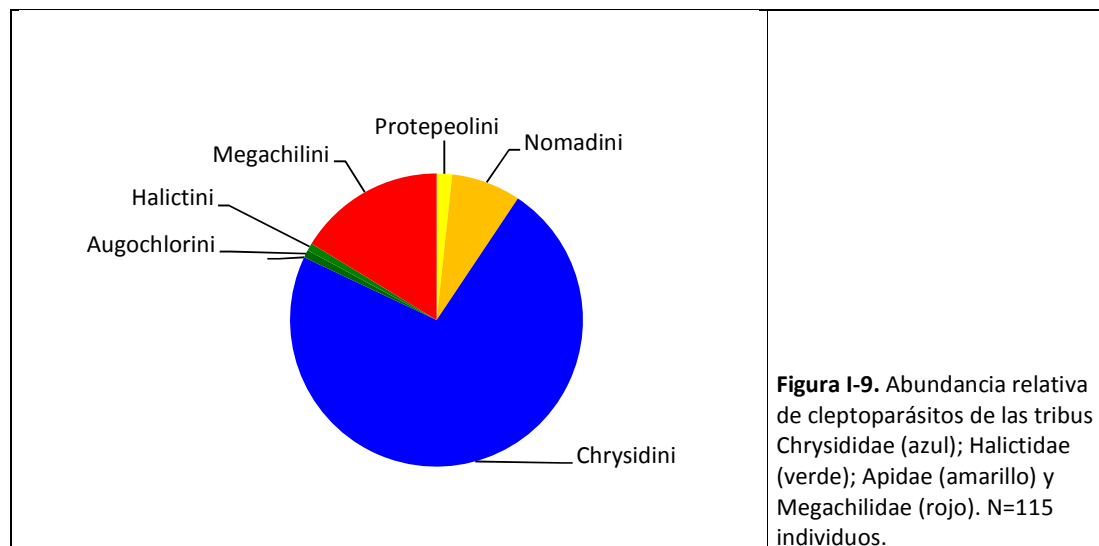
### 1.3. Predadores

Se registraron 1.548 himenópteros predadores pertenecientes a 70 especies en seis Familias y 2 Superfamilias (Apoidea y Vespoidea). Pompilidae (Vespoidea) presentó el mayor número de especies (37%; Figura 8a) e individuos (29%; Figura 8b), seguida por Eumenidae y Sphecidae. *Auplopus* sp1. fue la especie más abundante, representando el 75% de los individuos de Pompilidae y el 28% del total.



### 1.4. Cleptoparásitos

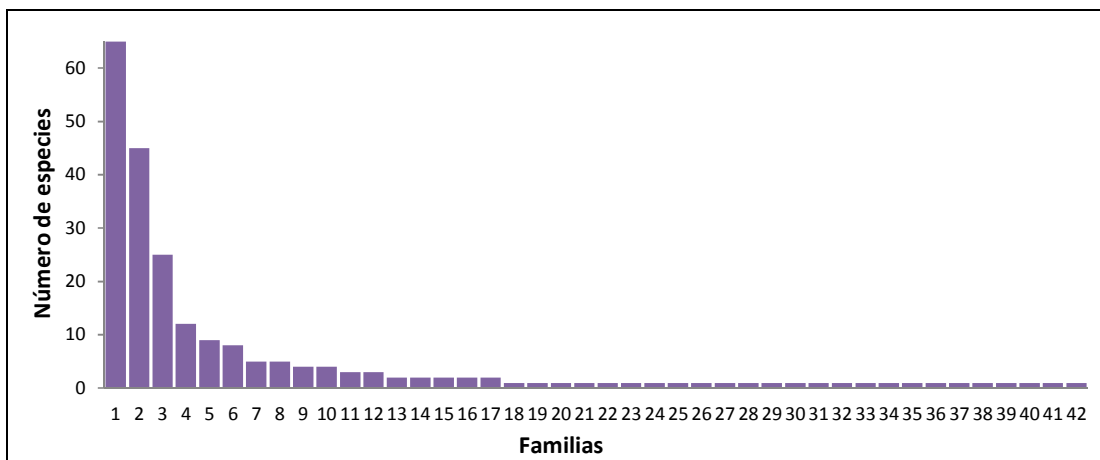
Se registraron 117 cleptoparásitos pertenecientes a 9 especies en 8 géneros y 4 familias. Las mejores representadas fueron Chrysididae y Apidae con 3 especies cada una, seguidas por Halictidae (2 especies) y Megachilidae (1 especie). Más de la mitad de los individuos pertenecieron a Chrysididae (Figura 9).



## 2.- Recursos alimenticios

### 2.1. Comunidad de plantas en flor

Se registraron flores abiertas de 240 especies de plantas vasculares pertenecientes a 43 familias. La familia mejor representada fue Asteraceae (27% de las especies), seguida por Malvaceae 19% (Figura 10).



**Figura I-10.** Número de especies de plantas por familia taxonómica en la que se observaron flores abiertas mediante conteo visual y red de arrastre.

1:Asteraceae, 2: Malvaceae, 3: Solanaceae, 4: Fabaceae, 5: Verbenaceae, 6: Euphorbiaceae, 7: Apocynaceae, 8: Brassicaceae, 9: Amaranthaceae, 10: Lamiaceae, 11: Cactaceae, 12: Convolvulaceae, 13: Asclepiadaceae, 14: Bignoniaceae, 15: Borraginaceae, 16: Passifloraceae, 17: Poaceae, 18: Acanthaceae, 19: Alliaceae, 20: Anacardiaceae, 21: Apiaceae, 22: Basellaceae, 23: Bromeliaceae, 24: Capparaceae, 25: Celtidaceae, 26: Cleomaceae, 27: Commelinaceae, 28: Lythraceae, 29: Malpighiaceae, 30: Nyctaginaceae, 31: Oxalidaceae, 32: Phytolaccaceae, 33: Plumbaginaceae, 34: Polygonaceae, 35: Portulacaceae, 36: Ranunculaceae, 37: Rhamnaceae, 38: Rubiaceae, 39: Rutaceae, 40: Sterculiaceae, 41: Turneraceae y 42: Zygophyllaceae.

### 2.2. Comunidad de presas usadas para aprovisionamiento de nidos

En el interior de los nidos trampa se registraron presas pertenecientes a dos Clases: Insecta y Arachnida. Esta última representada por especies de 8 familias del Orden Araneae (Araneidae, Salticidae, Anyphaenidae, Theridiidae, Heteropodidae, Lycosidae, Thomisidae y Sparassidae). Insecta estuvo representada por *Neoconocephalus* sp. (Orthoptera: Tettigoniidae) y larvas de Lepidoptera no determinadas.

## 3.- Nidificación, sitios y materiales de construcción

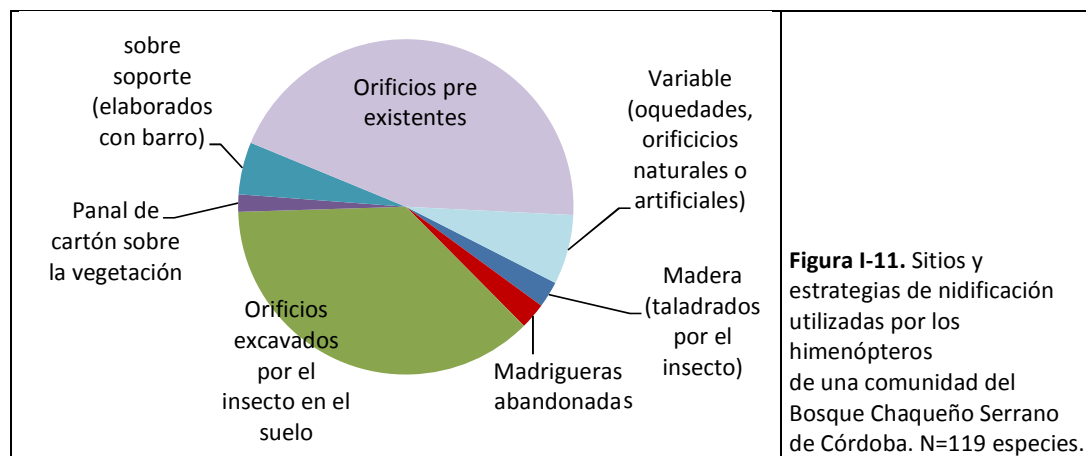
### 3.1. Nidos encontrados en el campo

Se encontraron nidos de 14 especies de himenópteros (Anexo I), 6 de ellas nidificaron en el suelo. La más común dentro de ese grupo fue *Ammophila* sp. W. Kirby (Sphecidae: Ammophillini) con 19% de los nidos registrados. Las tres especies de *Bombus* (Apidae: Bombini) presentes en la

región, anidaron bajo el suelo en madrigueras construidas por vertebrados ya abandonadas (22% de los nidos observados). Se registraron dos especies que realizan panales con fibra vegetal masticada (apariencia de cartón) *Brachygastra lecheguana* y *Polybia occidentalis ruficeps*. El 13% de los nidos encontrados pertenecieron a *A. mellifera*, construidos en oquedades o en “cajas captura-enjambres” aparentemente abandonados.

### 3.2. Sitios de nidificación

En base a bibliografía y observaciones personales se desprende que el 45% de las especies que realizan nidos en la comunidad, utilizan orificios preexistentes para nidificar. Un alto porcentaje de especies nidifica excavando en el suelo (37%), mientras que el resto (18%) realiza sus nidos en oquedades naturales o artificiales, en madrigueras abandonadas, construye panales con fibras vegetales sobre la vegetación o taladra orificios en la madera (Figura 11).



Un alto porcentaje de especies de la comunidad de himenópteros no construye nidos (69%), son los parasitoides de la Serie Parasítica, que depositan sus huevos en un hospedador.

### 3.3. Materiales utilizados en la construcción de nidos

A través del uso de nidos trampa se observó que el barro es uno de los materiales más utilizados para la construcción de nidos por aquellas especies que utilizan cavidades preexistentes; 16 especies lo utilizaron para realizar tabiques divisorios entre celdas de cría y 8 realizaron cacharritos. Dos especies de Eumenidae añadieron pequeñas piedras al barro. *Arachnospila* sp. utilizó tierra negra seca mezclada con pequeños palitos para la construcción de sus nidos.

Entre los materiales de origen vegetal, las hojas fueron muy utilizadas: ya sea en trozos a modo de tapones como en los nidos de *Megachile* sp9; formando las celdas de cría como se observó en 3 especies de *Megachile*; entre tabiques, en 3 especies de Eumenidae o bien usaron

las hojas previamente masticadas, tal como se observó en 8 especies de distintas familias. También fueron utilizados como materiales de construcción: pétalos de flores de distintas especies; frutos de varias Asteraceae, Poaceae y de *Clematis* spp. (Ranunculaceae); ramitas y palitos de especies no identificadas; fibras y resinas.

Una especie vegetal especialmente utilizada fue *Croton lachnostachyus* Baill. (Euphorbiaceae), cuyas hojas, brotes y ramitas fueron masticadas y utilizadas como “relleno” del nido por *Isodontia* sp. (Sphecidae: Sphecini), y cuatro especies de *Anthodioctes* sp. (Megachilidae: Anthidiini).

#### *4.- Interacciones*

La red Planta-Antófilo (P-A) presentó el mayor tamaño (13 veces más grande que la red Fundador-Parasitoide (F-P) y 20 veces mayor que la red Fundador-Cleptoparásito (F-C)). La red P-A también fue la que presentó mayor número de individuos involucrados en las interacciones (19 veces más individuos que en F-P y 69 veces más que en F-C; Tabla 1) y la más diversa en interacciones (H'), mientras que la red F-P fue la más equitativa y la F-C la menos diversa (Tabla 1).

La red P-A presentó una estructura anidada e incluyó 6 compartimientos, mientras que las F-C y F-P presentaron 3 y 2 compartimientos respectivamente y no se ajustaron a una estructura anidada, presentando temperaturas mayores a la de P-A (Tabla 1).

Al comparar las conectancias de las redes, se observa que en F-C se concretó la mayor proporción de vínculos posibles, mientras que en P-A la menor. La mayor densidad e intensidad de interacciones se observó en la red P-A, mientras que la menor en F-C. Asimismo, la interacción más fuerte ocurrió entre una planta (*Eupatorium hookerianum*) y un antófilo (*Apis mellifera*) siendo esta 63 veces más fuerte que la más intensa en F-C (Tabla 1).

La proporción de especies entre niveles indica que los niveles inferiores son más ricos en especies para las redes antagonistas y a la inversa para la red mutualista (P-A) (Tabla 1).

**Tabla I-1.** Parámetros cualitativos y cuantitativos de redes regionales de interacción P-A, F-P y F-C del Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba

	Planta-Antófilo	Fundador-Parasitoide	Fundador-Cleptoparásito
<b>Parámetros cualitativos</b>			
Tamaño de la red	264	20	12
N° spp del nivel trófico inferior	116	16	9
N° spp del nivel trófico superior	148	5	3
Proporción de especies entre niveles	0,78	3,2	3
N° de interacciones máximo posible	17.168	80	27
N° de interacciones reales	513	19	9
Conectancia	0,03	0,24	0,33
Densidad de interacciones	1,94	0,95	0,75
Anidamiento (temperatura del sistema)	1,72°	7,48°	34,5°
Componentes o compartimientos	6	2	3
<b>Parámetros cuantitativos</b>			
N° de individuos involucrados en el total de interacciones	2.637	140	38
N° de individuos involucrados en la interacción más fuerte	882 ( <i>E. hookerianum</i> - <i>A. mellifera</i> )	34 ( <i>Auplopus</i> sp1. - <i>Brachymeria</i> sp.)	14 ( <i>Trypoxylon lactitarse</i> - <i>Neochrysis</i> sp.)
Intensidad promedio de interacción	9,99	7,78	4,22
Dominancia de interacciones (d)	0,33	0,24	0,37
Índice de Shannon (H')	3,91	2,29	1,67
Equitatividad (J)	0,63	0,79	0,76

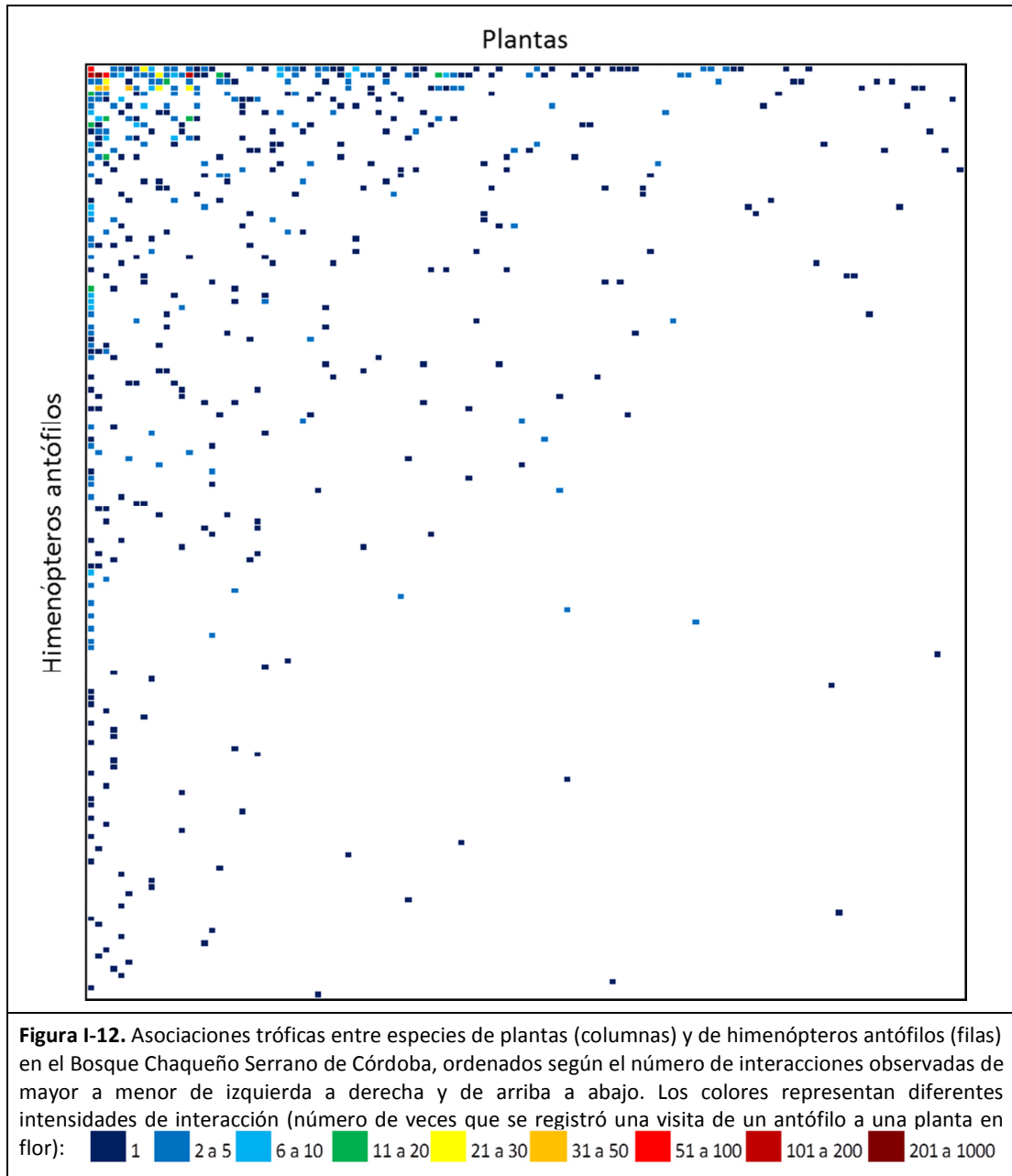
#### 4.1- Planta-antófilo

Del total de especies de plantas en flor observadas mediante conteo visual, el 56% recibió la visita de al menos un himenóptero antófilo.

Se registraron 2.637 visitas en las 405 horas de observación. El 56% de las especies de la red estuvo representado por himenópteros (Figura 12; Tabla 1). El 37% de los visitantes se registraron una única vez ("*singletons*"), en sólo tres casos de registros únicos para el antófilo se correspondieron con registros únicos para la planta. La cantidad de visitas observadas se relacionó con la naturaleza social de las especies de Hymenoptera (Correlación de Spearman  $r=0,46$ ;  $p> 0,001$ ): en el extremo superior izquierdo de la red (Figura 12) se observa una mayor proporción de especies eusociales (88%), mientras que en el cuartilo inferior éstas aparecen representadas en un 2%. En el sentido inverso, se observa que el número de especies solitarias es alto en el cuartilo inferior 63% y es nulo en el superior.



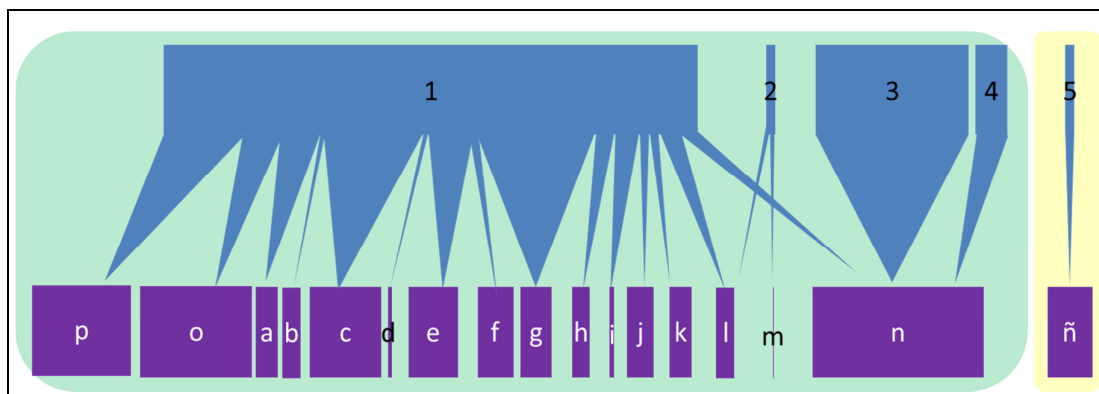
El núcleo de interacciones más fuertes y frecuentes (esquina superior izquierda de la Figura 12), está integrado por las plantas que desplegaron un mayor número de flores durante las temporadas de observación. Sólo dos especies que recibieron un alto número de visitantes (*Baccharis pingraea* y *Lippia turbinata*) no fueron registradas como especies particularmente abundantes.



## 4.2- Himenópteros fundadores–enemigos naturales

### 4.2.1- Hospedador-parasitoide

Del total de especies fundadoras obtenidas en los nidos trampa, el 52% fueron atacadas por parasitoides, los cuales pertenecieron a cuatro familias y cinco especies de Hymenoptera (Anexo II). La red de interacciones F-P obtenida de los nidos trampa fue dominada por el parasitoide *Melittobia* sp. (Eulophidae; “1” en Figura 13), especie muy abundante y generalista que se encontró asociada a 13 especies de fundadores. Las especies restantes mostraron rangos de hospedadores mucho más estrechos, siendo tres de ellas especialistas, asociadas a una única especie de fundador: *Brachymeria* sp (Chalcididae; “3” en Figura 13) y *Apanteles* sp. (Braconidae; “4” en Figura 13) se asociaron únicamente con *Auplopus* sp1 (Pompilidae “n” en la Figura 13) y Encyrtidae sp7 (“5” en Figura 13) a *Trypoxylon* sp1 aff. *tenoctitlan* (“ñ”). Braconidae sp. (“2” en la Figura 13) se asoció con dos especies de avispas (Eumenidae “l” y “m”; Figura 13 y Anexo II). Se distinguieron dos compartimentos en la trama, indicados en la Figura 13 con fondos de diferente color.



**Figura I-13.** Red trófica cuantitativa entre parasitoides y fundadores de nidos trampa.

Las barras inferiores representan la abundancia de hospedadores (abejas y avispas) y las barras superiores la de parasitoides, dibujadas a diferentes escalas. Los enlaces entre ellas indican la frecuencia en que cada interacción fue observada. Los colores de fondo señalan los compartimentos encontrados.

■ ancho equivalente a 50 celdas de cría; ■ ancho equivalente a 5 celdas de cría.

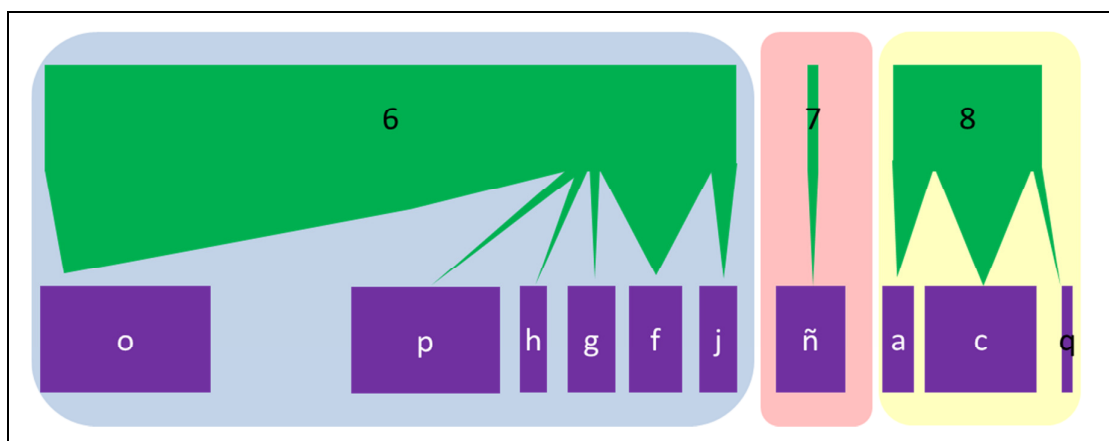
**Fundadores:** a: *Anthodiocetes* sp1.; b: *Trypoxylon* aff. *nitidum aztecum*; c: *Anthodiocetes* sp5.; d: *Colletes* sp1.; e: *Isodontia* sp1.; f: *Trypoxylon lactitarse*; g: *Hypalastroides* sp3.; h: *Gastrodynerus* sp1.; i: *Megachile* sp9.; j: *Trypoxylon* sp2 aff. *tenoctitlan*; k: *Megachile* sp2.; l: *Zethus* sp1.; m: *Euodynerus* sp1.; n: *Auplopus* sp1. ; ñ: *Trypoxylon* sp1 aff. *tenoctitlan*; o: *Trypoxylon* sp.; p: Eumenidae sp. **Parasitoides:** 1: *Melittobia* sp1.; 2: Braconidae sp1. 3: *Brachymeria* sp1. 4: *Apanteles* sp1.; 5: Encyrtidae sp7.

Nota: “p” agrupa celdas de cría construidas por especies de Eumenidae y “o” del género *Trypoxylon* que no pudieron ser determinadas a nivel específico debido a que los imagos emergieron de sus nidos antes de ser trasladados al laboratorio.

### 4.2.2- Fundador-cleptoparásito

Entre las especies fundadoras de nidos trampa el 30% fue atacada por cleptoparásitos. Las avispas Chrysididae (Parasitica; “6” y “8” en Figura 14) se desarrollaron a expensas de las presas

capturadas por avispa, mientras que las abejas del género *Coelioxys* (Megachilidae; “7” en Figura 14) sobre las provisiones de otros apoideos (Figura 14). *Trypoxylon lactitarse* (Crabronidae) fue la especie de avispa con el mayor porcentaje de nidos cleptoparasitados (38%, n=26 nidos; “f” en Figura 14; Anexo II), mientras que la abeja más cleptoparasitada fue *Anthodioctes* sp5 (Megachilidae: 18%, n= 55 nidos; “c” Figura 14). Se distinguieron tres compartimentos, señalados con fondos de distinto color en la Figura 14.



**Figura I-14.** Red trófica cuantitativa entre cleptoparásitos y fundadores de nidos trampa

Las barras inferiores representan la abundancia de hospedadores (abejas y avispa) y las barras superiores la de cleptoparásitos, dibujadas a diferentes escalas. Los enlaces entre ellas indican la frecuencia en que cada interacción fue observada. Los colores de fondo señalan los 3 compartimentos encontrados en la red.

■ ancho equivalente a 50 celdas; ■ ancho equivalente a 2 celdas de cría.

**Fundadores:** a: *Anthodioctes* sp1.; c: *Anthodioctes* sp5.; f: *Trypoxylon lactitarse*; g: *Hypalastroides* sp3.; h: *Gastrodynerus* sp1.; j: *Trypoxylon* sp2 aff. *tenocitlan*; ñ: *Trypoxylon* sp1 aff. *tenocitlan*; o: *Trypoxylon* sp.; p: Eumenidae sp.; q: *Megachile* sp. **Cleptoparásitos:** 6: *Neochrysis* sp1.; 7: *Pleurochrysis* sp1.; 8: *Coelioxys* sp1.

Nota: “p” agrupa celdas de cría construidas por especies de Eumenidae y “o” del género *Trypoxylon* que no pudieron ser determinadas a nivel específico debido a que los imagos emergieron de sus nidos antes de ser trasladados al laboratorio.

## Discusión

Es cada vez más reconocido que las dinámicas poblacionales y comunitarias dependen de procesos que operan a escalas mayores que la de sitio o fragmento (Weins 1994, Di Giulio et al. 2001, Krauss et al. 2003). En este capítulo se describe a escala regional la comunidad de himenópteros que explotan recursos alimenticios y de nidificación de diferente manera constituyéndose en grupos o gremios diferentes. Las redes de interacción, tróficas (quién come a quién) y no tróficas, conforman descripciones detalladas de los ensambles de especies en una comunidad (Briand & Cohen 1987, Pimm et al. 1991, Schoenly et al. 1991). El estudio de patrones en redes de interacción provee pistas para entender la organización de los ecosistemas y su relación con la estabilidad de los mismos (Rooney et al. 2006). La combinatoria de estas con la

creación de categorías funcionales de especies, resulta en herramientas muy poderosas para el estudio de las comunidades (May 1994).

En la comunidad estudiada se observó que el gremio parasitoides fue el más rico en especies y estuvo representado por especies de las dos series de Hymenoptera, mientras que el de polinizadores presentó el mayor número de individuos. El gremio de los cleptoparásitos fue el más pobremente representado. La curva de rango-abundancia de cleptoparásitos ajustó a un modelo *geométrico*. El patrón observado puede deberse principalmente a tres motivos no mutuamente excluyentes. En primer lugar, se observa una clara dominancia de dos especies de Chrysididae; lo cual sugiere que esta es la forma de curva que adoptan las comunidades con una alta dominancia (Magurran 2004). En segundo lugar, al ser un gremio naturalmente poco abundante, es de esperar que se observen este tipo de distribuciones. Por otra parte, según Whittaker (1972), este ajuste se observa habitualmente para especies que utilizan un único tipo de recurso “monopolizándolo”, asemejándose al modo particular de obtener sus alimentos a través de “robo” o “usurpación” que presentan los cleptoparásitos. La distribución de la abundancia de polinizadores, hormigas y predadores ajustó al modelo *log normal truncado*, es decir que con un mayor esfuerzo de muestreo podrían obtenerse aun más especies raras. Una distribución *log normal*, indicaría la presencia de unas pocas especies abundantes, algunas de abundancia intermedia y numerosas especies raras (Magurran 2004). Este tipo de ajustes se espera en los inventarios de especies a gran escala (Gaston & Blackburn 2000) y ha sido explicado tanto como una consecuencia de un proceso meramente matemático (May 1975), como en el ámbito de lo ecológico, a través de la subdivisión jerárquica de nichos (Sugihara 1980), característica de comunidades grandes o estables en equilibrio (Gaston & Blackburn 2000). Las especies raras son frecuentemente interpretadas como especies que están ocasionalmente en un hábitat dado, o que están movilizándose, y se encuentran fuera de su hábitat natural (también llamadas “turistas” según Novotny y Basset (2000)) y son capturadas meramente por azar. Sin embargo, las especies raras deberían su condición a distintas características biológicas (Gaston 1994). En este estudio, las especies raras son generalmente solitarias o de niveles tróficos superiores, por lo que podría interpretarse que su baja abundancia responde a otras causas distintas a las de ser meramente turistas.

Se ha sugerido que la riqueza de especies de abejas responde a gradientes de humedad, y que la distribución de las familias y tribus parece estar también relacionada con el gradiente latitudinal (Michener 1979). La riqueza de abejas sería mayor en regiones semidesérticas y templadas que en tropicales y húmedas (Buschini 2006 y trabajos citados allí) y en Sudamérica,

aumenta desde las Sabanas a los Pastizales en el sur de Brasil y en las regiones semidesérticas de Argentina (Michener 1979). En la región Neotropical, Apidae presenta una alta proporción de especies en las áreas tropicales y subtropicales (Michener 1979). En concordancia con el patrón general, Apidae representó el 43% de las especies registradas en este estudio, seguida por Megachilidae (25%). La proporción de abejas de la familia Megachilidae detectada por nidos trampa parece fluctuar entre regiones. Fue dominante en el Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba, alta en el sur de Brasil (Wittmann & Hoffman 1990) y cerca del Ecuador (Roubik 1989) y fue la única familia de abejas registrada en California (Frankie et al. 1998). La familia Andrenidae parece estar mejor representada en zonas áridas que en Chaco Serrano (e.g. Chacoff et al. 2012 y observaciones personales en el Monte de la Rioja y norte de la Provincia de Córdoba), mientras que la riqueza de especies de Halictidae aumenta a mayores latitudes en el sur de Brasil y en las áreas disturbadas (Laroca et al. 1982), y representó en este estudio el 17% del total de especies registradas.

En cuanto a los predadores obtenidos por nidos trampa, es frecuente la dominancia de Eumenidae seguida por Crabronidae del género *Trypoxylon* en diferentes regiones (Camillo et al. 1995, Assis & Camillo 1997, Tscharrntke et al. 1998, Tylianakis et al. 2005, Klein et al. 2006). En el Bosque Serrano de Córdoba el 41% de nidos fundados por predadores pertenecieron al género *Trypoxylon*, siendo superados en número por nidos fundados por Pompilidae. En la comunidad de predadores total, Pompilidae fue la más rica y abundante seguida por Eumenidae.

La comunidad de enemigos naturales obtenida en los fragmentos de bosque de Chaco Serrano a través del uso de nidos trampa, estuvo compuesta por insectos del Orden Hymenoptera, y fue similar en tamaño a las obtenidas en otras regiones y con la misma metodología. En cuanto a la composición taxonómica de los ensambles de enemigos naturales, en otros estudios se han observado grupos de insectos que no fueron registrados en este trabajo: Ichneumonidae (Hymenoptera) entre los parasitoides y algunas especies de Bombyliidae, Drosophilidae y Tachinidae (Diptera) y Dermestidae, Meloidae, Mordellidae (Coleoptera) entre los cleptoparásitos (Tscharrntke et al. 1998, Klein et al. 2006, Tylianakis et al. 2006a, Tylianakis et al. 2006b, Veddeler et al. 2010, Ebeling et al. 2012).

Los parasitoides del género *Melittobia* spp son dominantes en este sistema y en uno similar estudiado en Ecuador, causando parasitismo en 13 y 11 especies de fundadores respectivamente (Tylianakis et al. 2005, Tylianakis et al. 2006b, Veddeler et al. 2010). El género

*Melittobia* se ha descrito como cosmopolita y polífago (Matthews et al. 2009), por lo que su ocurrencia en este sistema era predecible.

El estudio de las redes de interacción aporta una nueva dimensión al estudio de las comunidades de himenópteros antófilos. La comparación de las tres redes de interacción aquí analizadas debe ser cautelosa, ya que la red Planta-Antófilo fue obtenida a través de una metodología diferente (conteo visual) que las redes Fundador-Parasitoide y Fundador-Cleptoparásito (nidos trampa las restantes) (Melo et al. 2003).

La conectancia de P-A resultó menor al rango de valores observados para otras redes mutualistas (Jordano 1987). Probablemente esto se deba a que la red examinada aquí es el resultado de una compilación a través de límites ambientales y temporales (sumatorias de datos correspondientes a fragmentos diferentes y a temporadas diferentes) y es habitual que este tipo de redes presenten valores bajos de conectancia (Dunne 2005) ya que no todas las especies tienen posibilidades de interactuar en todo momento y lugar. En las redes antagonistas y al comparar las conectancias, se observa que en F-C se concretó una mayor proporción de vínculos posibles que en F-P. Mientras que las diferentes densidades de interacción entre las redes F-P y F-C muestran que existe una mayor presión por parte de los parasitoides que de cleptoparásitos sobre los himenópteros fundadores de nidos trampa. La red P-A presentó una estructura anidada, esto implica que las especies de plantas y polinizadores con pocas interacciones interactúan mayoritariamente con especies de numerosas interacciones, mientras que las especies con numerosos vínculos tienden a interactuar entre sí, de modo que la red se organiza alrededor de un núcleo central de especies con numerosas interacciones entre ellas (Bascompte et al. 2003, Jordano et al. 2006). Estructuras anidadas han sido observadas principalmente en redes mutualistas (Bascompte et al. 2003, Jordano et al. 2006). El núcleo central de la red P-A estuvo representado por especies de polinizadores naturalmente abundantes (sociales y eusociales), mientras que el extremo inferior de la red estuvo constituido por especies de himenópteros cuyas poblaciones son naturalmente pequeñas (solitarias). Se ha propuesto, que entre los factores que originan la estructura anidada en las redes de interacción, podría incluirse la abundancia de las especies, ya que especies comunes pueden ser encontradas y encontrar un mayor número de especies simplemente por azar (Bascompte et al. 2003, Vázquez et al. 2005, Bascompte et al. 2007, Vázquez et al. 2009). Entre las especies de plantas observadas en el núcleo central de interacciones se pueden citar a *Croton lachnostachyus* y a *Eupatorium hookerianum*, importantes fuentes de alimento y estructuradoras de la comunidad de himenópteros antófilos, que recibieron en conjunto el 54% de las visitas registradas. Por otra parte, *Baccharis pingraea* no apareció en la

lista de las especies con mayor número de flores disponible, pero integra el núcleo de las plantas más visitadas en la red. Entre las ausencias de interacción se destacan la de *C. lachnostachyus* y las tres especies del género *Bombus*, que estuvieron involucrados en el 10% del total de visitas observadas. También es de destacar la ausencia de interacción entre plantas del género *Eupatorium* spp. y el halíctido más generalista *Lasioglossum (Dialictus) sp2*. Estas ausencias y “preferencias” soportan la idea de la existencia de enlaces prohibidos propuesta por (Olesen et al. 2011), estas ausencias pueden deberse tanto a submuestreos como a verdaderas imposibilidades de interacción debidas a la fenología de las especies interactuantes o a la distribución de las mismas. Estructuras anidadas también se han registrado para redes de interacciones parásito-hospedador (Krasnov et al. 2005, Mouillot et al. 2006). Sin embargo, las redes antagonistas evaluadas en este trabajo no difirieron de una organización al azar.

La red Planta-Antófilo fue de mayor tamaño que la registrada en otros ambientes en el país, como en el Monte (Vázquez et al. 2009, Chacoff et al. 2012) y Bosques Andinos (Aizen et al. 2008). Probablemente esto se deba al mayor esfuerzo de muestreo realizado en este trabajo (504 hs totales vs 171 hs y 409 hs respectivamente), sumado a una posible mayor diversidad de plantas e insectos antófilos en el Bosque Chaqueño Serrano en comparación a los otros sistemas o al mayor número de sitios estudiados (9 en el presente y 4 en los otros dos estudios).

En la red Fundador-Cleptoparásito se registraron dos claros grupos de insectos interactuantes que fueron separados como compartimentos (Guimerà et al. 2007). Se ha demostrado, en algunos casos, que las relaciones filogenéticas de las especies contribuyen a producir este tipo de patrones (Prado & Lewinsohn 2004, Rezende et al. 2007, Cagnolo et al. 2009, Cagnolo & Valladares 2011). En el sistema en estudio, se encontró que estos dos compartimentos están, además, relacionados con la naturaleza del alimento “robado” por los cleptoparásitos. Las abejas parásitas del género *Coelioxys* (Megachilidae) se alimentan de las reservas de polen y néctar dejadas por las abejas fundadoras para sus larvas (siendo entonces herbívoras), mientras que las avispas de la familia Chrysididae se alimentan de las presas que forman parte del aprovisionamiento que realizan sus hospedadores (son por lo tanto carnívoras). Esto indica una clara diferenciación de nicho entre estos dos grupos de especies de cleptoparásitos.

Los diversos sitios y estrategias de nidificación utilizados por Hymenoptera son caracteres importantes para el estudio de relaciones evolutivas entre las especies vegetales presentes en una comunidad y los himenópteros (Michener 2007). El estudio de los elementos vegetales

utilizados en la construcción de los nidos a través del uso de nidos trampa, permite la detección de relaciones interespecíficas no tróficas, como la de numerosas especies de himenópteros fundadores de nidos con *C. lachnostachyus*, cuyos brotes, hojas y tallos fueron utilizados como material de construcción de tabiques; o los pétalos de *Abutilon grandifolium* (Willd.) Sweet que fueron utilizados por especies de Megachilidae para la construcción de sus celdas de cría. Sería interesante profundizar el análisis, mediante técnicas de determinación más sofisticadas, de los materiales vegetales obtenidos en los nidos trampa para poder establecer relaciones interespecíficas adicionales a las incluidas en este trabajo.

Los Hymenoptera del Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba conformaron una comunidad muy diversa y rica en especies y en interacciones. En este estudio a escala regional, se registraron interacciones intrincadas y de variada naturaleza. Se identificaron grupos que actúan como predadores de segundo orden, predando sobre predadores (avispa Pompilidae y Crabronidae que capturan arañas para sus larvas), predadores de primer orden, capturando insectos herbívoros) y otros robando sus presas (Chrysididae), o parasitando a los fundadores de los nidos o a sus presas. También se detectaron cleptoparásitos herbívoros, abejas Megachilidae cuyas larvas se alimentan de las provisiones dejadas a otras abejas. Esta variedad y complejidad de interacciones sin duda incide en el modo en que la fragmentación del hábitat actúa sobre las diferentes poblaciones y requiere de estudios más profundos para comprender acabadamente la dinámica del sistema.



## **CAPÍTULO II - Diversidad y estructura de la comunidad de abejas (Hymenoptera: Apiformes) en fragmentos de Bosque Chaqueño Serrano: un análisis a dos escalas**

### **Introducción**

En la actualidad son numerosas las amenazas ambientales que enfrentan los sistemas naturales. Los efectos sobre la diversidad en general y sobre los polinizadores en particular y el consecuente detrimento del servicio ecosistémico que estos proporcionan, ha impulsado numerosas investigaciones sobre este grupo de organismos (Jennersten 1988, Aizen & Feinsinger 1994b, Kearns et al. 1998, Cunningham 2000, Aizen et al. 2002, Donaldson et al. 2002, Klein et al. 2002, Kremen et al. 2002, Steffan-Dewenter et al. 2002, Klein et al. 2003, Steffan-Dewenter et al. 2006, Committee on the Status of Pollinators in North America 2007, Goulson et al. 2008, Potts et al. 2010, Hadley & Betts 2011, Holzschuh et al. 2011, Winfree et al. 2011, Boreux et al. 2012). Las abejas son probablemente el grupo más importante de polinizadores tanto en número de especies como por la variedad de plantas que polinizan (Didham et al. 1996). La pérdida y fragmentación extrema de los hábitats naturales han sido mencionadas como los factores más importantes a la hora de explicar los efectos negativos observados en la diversidad de abejas silvestres (Winfree et al. 2009).

La Teoría de Biogeografía de Islas ha sido una de las construcciones conceptuales más influyentes en ecología en las últimas décadas y sus principios continúan siendo utilizados como marco de referencia para el estudio y el desarrollo de planes de conservación de poblaciones fragmentadas (Fahrig & Merriam 1994, Harrison 1999, Zschokke et al. 2000, Cook et al. 2002, Prugh et al. 2008). La teoría de MacArthur y Wilson (MacArthur & Wilson 1967) postula que la probabilidad de extinción y permanencia de las especies en los “hábitats isla” varía en función del tamaño del parche y del aislamiento. Esta propuesta para sistemas insulares oceánicos, podría adaptarse a sistemas continentales razonándose que los parches grandes presentarán más especies que los parches pequeños y los parches conectados presentarán más especies que los aislados. Varios son los mecanismos propuestos que explicarían este patrón. Los parches grandes presentarían una menor tasa de extinción que los pequeños (MacArthur & Wilson 1967) ya que es más probable que un mayor número de especies obtengan en ellos el rango de condiciones ambientales favorables para su desarrollo (Harner & Harper 1976, Fox 1983) y también es más probable que retengan, simplemente por azar, especies de distribución agregada (Connor &

McCoy 1979). Los parches más aislados presentaran menores tasas de colonización que aquellos más conectados. En esta teoría se asume que los parches de hábitat están inmersos dentro de una matriz inhóspita en la que las especies no pueden desarrollarse, de manera equivalente a islas en el océano (Lomolino 2000). Sin embargo, los fragmentos de hábitat terrestres no necesariamente se encuentran inmersos en una matriz inhóspita (Ricketts 2001, Cook et al. 2002, Perfecto & Vandermeer 2002). Por el contrario, la matriz puede incrementar la cantidad de recursos disponibles o proveer de recursos adicionales que no están presentes en los fragmentos nativos (Cane 2001, Murphy & Lovett-Doust 2004) aumentando el valor potencial de estas áreas para la conservación (Fahrig & Merriam 1994, Fahrig 2001) y el manejo de ambientes fragmentados (Calabrese & Fagan 2004).

La respuesta a la pérdida y fragmentación del hábitat varía entre las especies, siendo la posición trófica, la dependencia de determinados recursos o especificidad, la abundancia natural o rareza, e incluso el tamaño corporal, factores que pueden amplificar o disminuir los riesgos de extinción (Davies et al. 2000, Purvis et al. 2000, Koh et al. 2004b, O'Grady et al. 2004, Mattila et al. 2006). Especies de niveles tróficos superiores (Holt et al. 1999), involucradas en relaciones mutualistas (Rathcke & Jules 1993), y aquéllas especialistas de hábitat o nicho (Steffan-Dewenter & Tscharncke 2002), tienden a ser más vulnerables a la pérdida de hábitat y al aislamiento que las de niveles tróficos basales, no mutualistas y generalistas (Johns & Skorupa 1987, Murcia 1996, Waser et al. 1996, Parra-Tabla et al. 2000, Steffan-Dewenter 2002, Steffan-Dewenter & Tscharncke 2002, Tscharncke et al. 2002a, Brashares 2003, Koh et al. 2004a, Koh et al. 2004b, Cardillo et al. 2005, Kotiaho et al. 2005). Además, los efectos de la fragmentación pueden ser directos sobre los organismos en estudio o indirectos, es decir causados por efectos sobre niveles tróficos inferiores (i.e. polinizadores son afectados por efectos de la fragmentación sobre las plantas, productores primarios de sus recursos alimenticios) (Murcia 1996, Kearns & Inouye 1997, Wilcock & Neiland 2002). En este sentido, se ha postulado que sistemas con mayor heterogeneidad y/o mayor disponibilidad de recursos pueden sostener mayor diversidad de consumidores (Hutchinson 1959, Srivastava & Lawton 1998).

La variedad de historias de vida que exhiben las abejas, convierte a este grupo de insectos en un sistema muy interesante para intentar identificar los rasgos que aumentan la vulnerabilidad de las especies en relación a la retracción de áreas naturales y contribuir a la identificación de grupos prioritarios para la conservación (Rathcke & Jules 1993, Cane & Tepedino 2001, Steffan-Dewenter 2002).

En este capítulo se evalúan los efectos del tamaño, aislamiento, características locales (como cobertura de diferentes estratos vegetales y disponibilidad de plantas en flor) de fragmentos de Bosque Chaqueño Serrano y del paisaje circundante (diferente naturaleza de la matriz) sobre la estructura de la comunidad de abejas, en términos de riqueza de especies y abundancia de individuos. Además se exploran características de la historia de vida de las especies que aumentan su vulnerabilidad ante la pérdida de hábitat natural.

### *Objetivo general*

Analizar los efectos de la fragmentación del Bosque Chaqueño Serrano sobre la composición y estructura de la comunidad de abejas (Hymenoptera: apiformes) considerando características taxonómicas, morfológicas y de historias de vida.

Específicamente se pretende dar respuesta a las siguientes preguntas:

- ¿Al disminuir el tamaño y aumentar el aislamiento de un fragmento de bosque, disminuye la riqueza y abundancia de abejas nativas?
- ¿Existen características de las historias de vida de las abejas que aumenten su vulnerabilidad ante la reducción del tamaño del remanente de bosque?
- ¿Sitios con mayor densidad y riqueza de recursos florales sostienen mayor riqueza y abundancia de abejas?
- ¿Qué escala espacial (paisaje, fragmento de bosque o micrositio dentro del fragmento) permite predecir razonablemente la riqueza y abundancia de abejas? ¿Varía esta respuesta para los diferentes grupos?

### *Hipótesis y predicciones*

*La disminución del tamaño de los fragmentos de bosque y el aumento de la distancia al bosque más cercano disminuye la riqueza y abundancia de abejas, siendo más vulnerables las especies solitarias, raras, poco frecuentes, especialistas y de tamaño corporal intermedio.*

Se espera que las especies con tamaños poblacionales naturalmente pequeños como las solitarias, o con requerimientos específicos para sobrevivir (especies especialistas), presenten mayor vulnerabilidad ante la disminución del tamaño del remanente de bosque y al aumento del

aislamiento. Por el contrario, se espera que especies generalistas en cuanto a requerimientos nutricionales o de nidificación y con un tamaño poblacional naturalmente grande, sociales o eusociales, sean menos vulnerables a la reducción en tamaño de los remanentes de bosque o al aumento de la distancia al bosque más cercano (aislamiento). En cuanto al tamaño corporal, se espera que las especies pequeñas, con menor capacidad de vuelo cuyos sitios de nidificación y de alimentación se encuentran próximos o coinciden, sean menos afectadas por la disminución del área o el aumento del aislamiento que las especies de tamaño intermedio (i.e. movilidad intermedia) y grandes. Por su parte, las especies de mayor tamaño que necesitan mayores territorios para satisfacer sus requerimientos de nidificación y alimentación podrían percibir los fragmentos de bosque como sus diferentes hábitats parciales, por lo que podrían no verse afectados por la disminución del tamaño del hábitat o al aumento de distancia entre fragmentos. En cuanto a la rareza y frecuencia de ocurrencia, se espera que las abejas raras y las presentes en pocos sitios estén mejor representadas en los fragmentos de mayor tamaño de bosque y se pierdan en los pequeños; mientras que las abejas de frecuencia media o alta y las comunes o de rareza intermedia no se vean afectadas por el tamaño o aislamiento de los fragmentos. Basándonos en la mayor sensibilidad a los cambios ambientales de las especies que se encuentran en niveles tróficos superiores, se predice que la disminución en riqueza y abundancia de los polinizadores en parches pequeños se vería atenuada al disminuir la presión de sus enemigos, que en estos parches poseerían poblaciones muy bajas o ausentes (sin embargo, ver Capítulo IV).

*Las características locales de los fragmentos afectan la composición y estructura de la comunidad de abejas.*

Se espera que fragmentos con mayor disponibilidad de recursos florales preferidos por abejas y con mayor disponibilidad de sitios para nidificar (e. g. suelo descubierto para las especies que nidifican en el suelo y árboles para las que nidifican en orificios preexistentes), presenten comunidades más ricas y abundantes que aquellos que presentan menores disponibilidades de estos recursos.

*Las características de la matriz (cobertura de la tierra) que rodea los fragmentos de bosque influyen en la composición y estructura de la comunidad de abejas que habitan en ellos.*

Se espera que la naturaleza de la matriz circundante (tipo y diversidad de cobertura de la tierra alrededor de los remanentes de bosque) y la escala en que estas variables se midan (círculos concéntricos alrededor de los fragmentos) influyan diferencialmente en la riqueza y abundancia de las especies de abejas que utilizan los fragmentos para alimentarse y nidificar. Se espera que las abejas de tamaño corporal pequeño o mediano, así como aquellas de tamaño poblacional

naturalmente chico, como las solitarias, respondan a variables medidas a escalas más pequeñas (de fragmento o de coberturas de la tierra entre 250 y 500m). Las abejas de mayor tamaño corporal, con tamaños poblacionales mayores, las que poseen organización social o son generalistas, podrían hacer uso del paisaje a una escala mayor; como por ejemplo *A. mellifera* y los abejorros del género *Bombus* spp. En este sentido, matrices cubiertas con cultivos, especies exóticas, matorrales o que sean altamente diversas, proveerían de recursos florales o de nidificación a especies generalistas, de poblaciones naturalmente grandes o con requerimientos específicos para nidificar. Por otra parte, se espera que la cobertura urbana influya positivamente en la riqueza y abundancia de las abejas que nidifican en orificios preexistentes, las cuales podrían utilizar oquedades en construcciones edilicias para nidificar.

## **Materiales y Métodos**

### *Criterios de clasificación de las abejas*

- **Taxonomía:** identificación a nivel familiar.
- **Tamaño corporal;** en función de la longitud de su cuerpo las especies se clasificaron en “pequeñas”  $\leq 0,7$ cm, “medianas”  $> 0,7$  y  $< 1,5$ cm y “grandes”  $\geq 1,5$ cm.
- **Organización social;** en base a la clasificación propuesta por Michener (2007), se consideraron “solitarias” (especies que realizan sus nidos en forma individual), “subsociales” (el nido es realizado individualmente por la fundadora quien junto con la primer camada de hijas se dedican a mantener la colonia) y “eusociales” (especies que presentan una clara organización social, con separación de castas y división de tareas desde su nacimiento).
- **Sitios de nidificación utilizados;** en base a fuentes bibliográficas u observaciones personales se asignaron a las siguientes categorías: abejas que perforan por sus propios medios el suelo para nidificar (en adelante “ANSU”), abejas que nidifican en orificios persistentes, ya sean tallos huecos, conchas de caracoles, orificios realizados por coleópteros barrenadores de la madera, etc. (“ANOP”) y abejas que nidifican en madrigueras abandonadas, en general de roedores o reptiles (“ANMA”).
- **Especialización en la dieta;** en base a la red regional de interacción planta-antófilo, se asignaron dos categorías: “oligolécticas” (especies que visitaron con frecuencia a tres o menos especies de plantas) y “generalistas” (abejas que visitaron con frecuencia a siete o más especies de plantas).
- **Rareza;** A partir de la curva de rango de abundancia, se designaron como “raras” a las especies localizadas en el cuartilo inferior de la curva y “comunes” a las del cuartilo superior, el resto fueron consideradas como “intermedias”.

- **Ubicuidad;** De acuerdo a la frecuencia de ocurrencia en los nueve sitios, se consideró que una especie es “poco frecuente” si estuvo presente en uno o dos sitios, de “frecuencia media” si se la encontró entre 3 y 6 sitios, y “muy frecuente” cuando fue registrada en 7 o más sitios.

Se analizó la riqueza de especies y número de individuos total y en los diferentes grupos de abejas separados en función a los criterios detallados anteriormente (i.e. pequeñas, medianas, grandes, solitarias, eusociales, que nidifican bajo el suelo, etc., etc.) y obtenidos por los diferentes métodos de muestreo (CV: conteo visual, NT: nidos trampa, TA: trampas de agua y RED: red de arrastre, descritas en el Capítulo Metodología General bajo el título “Métodos de captura de insectos”). En todos los casos se trabajó con la suma de los datos obtenidos en los años 2005, 2006 y 2007.

### *Análisis de datos*

Se realizaron regresiones simples entre la riqueza de especies ( $\log_{10}S$ ) de todos los grupos de abejas (variables dependientes) con el tamaño de los fragmentos ( $\log_{10}$  del área en hectáreas). Las pendientes obtenidas de estas regresiones (valores  $z$ ) fueron consideradas como una medida de la vulnerabilidad de las abejas ante la pérdida de hábitat (Rosenzweig 1995). Dichas pendientes se compararon a través de un análisis de covarianza, con la riqueza de especies de los diferentes grupos como variables respuesta, los grupos de especies como factor fijo y el área de los fragmentos como covariable; los términos de interacción fueron incluidos en el modelo a fin de evaluar la homogeneidad de las pendientes. Una interacción significativa indica que las pendientes de los grupos considerados son diferentes. La obtención de valores  $z$ , permite además realizar comparaciones con otras comunidades (Zar 1996, Johnson et al. 2003).

Se realizaron modelos de regresión múltiple con eliminación hacia atrás para cada una de las variables dependientes estudiadas. Todos los modelos incluyeron las siguientes variables independientes: área, aislamiento, densidad floral y riqueza de plantas observadas. De acuerdo a las hipótesis planteadas para cada grupo particular de abejas, se adicionaron al modelo de regresión múltiple, las variables independientes señaladas en la Tabla 1.

Previo a la inclusión de las variables en los modelos se exploró la colinealidad entre las variables independientes mediante análisis de Correlación de Pearson (Tabla 2). Cuando dos o más variables presentaron alto grado de correlación ( $r > 0,80$ ), sólo se incluyó en el modelo aquella variable independiente que se relacionó más ajustadamente con la variable dependiente en estudio (Philippi et al. 1993).

Los datos de riqueza de especies y área, fueron transformados logarítmicamente ( $\text{Log}_{10}$ ) para aproximar a distribución normal (Sokal & Rohlf 1995). Las proporciones de cobertura a escala local o de paisaje fueron transformadas angularmente. De ser necesario, y a fin de que los residuos de las regresiones cumplan los supuestos de normalidad y homoscedasticidad, el número de individuos registrado en cada sitio fue relativizado al máximo (Sokal & Rohlf 1995). Los análisis fueron realizados con el programa STATISTICA 7.

**Tabla II-1.** Variables dependientes e independientes utilizadas en cada modelo de regresión múltiple

<b>Variable dependiente (riqueza y abundancia)</b>	<b>Variables independientes a escala de paisaje</b>	<b>Variables independientes a escala de sitio</b>
Total de abejas	Cobertura de bosque a 250, 500, 1000 y 5000m, diversidad del paisaje a 250, 500, 1000 y 5000m	
Solitarias	Cobertura de bosque y diversidad del paisaje a 250 y 500m	
Subsociales	Cobertura de bosque y diversidad del paisaje a 250, 500 y 1000m	
Eusociales	Cobertura de bosque y diversidad del paisaje a 500, 1000 y 5000m	
Pequeñas	Cobertura de bosque y diversidad del paisaje a 250 y 500m	
Medianas	Cobertura de bosque y diversidad del paisaje a 250, 500 y 1000m	
Grandes	Cobertura de bosque y diversidad del paisaje a 500, 1000 y 5000m	
Oligolécticas	Cobertura de bosque, exóticas y diversidad del paisaje a 250 y 500m	
Generalistas	Cobertura de bosque, cultivos, exóticas y diversidad del paisaje a 250 y 500m	
Nidifican bajo el suelo	Cobertura de bosque, exóticas y pastizal-matorral	suelo descubierto, ganado
Nidifican en orificios preexistentes	Cobertura de bosque, pastizal-matorral, exóticas y urbana	arbustos, árboles
Nidifican en madrigueras abandonadas	Cobertura de pastizal-matorral, bosque y exóticas	hojarasca, herbáceas
Raras y poco frecuentes	Cobertura de bosque y diversidad del paisaje a 250, 500 y 1000m	
Intermedias (rareza media) y de frecuencia intermedia	Cobertura de bosque y diversidad del paisaje a 250, 500 y 1000m	
Comunes y muy frecuentes	Cobertura de bosque y diversidad del paisaje a 250, 500 y 1000m	
<i>Apis mellifera</i>	Cobertura de bosque, cultivos, exóticas y diversidad del paisaje a 250 y 500m	árboles
Familias: Megachilidae, Halictidae, Anthophoridae y Apide	Cobertura de bosque, cultivos, exóticas y diversidad del paisaje a 250, 500, 1000 y 5000m	suelo descubierto, árboles, ganado

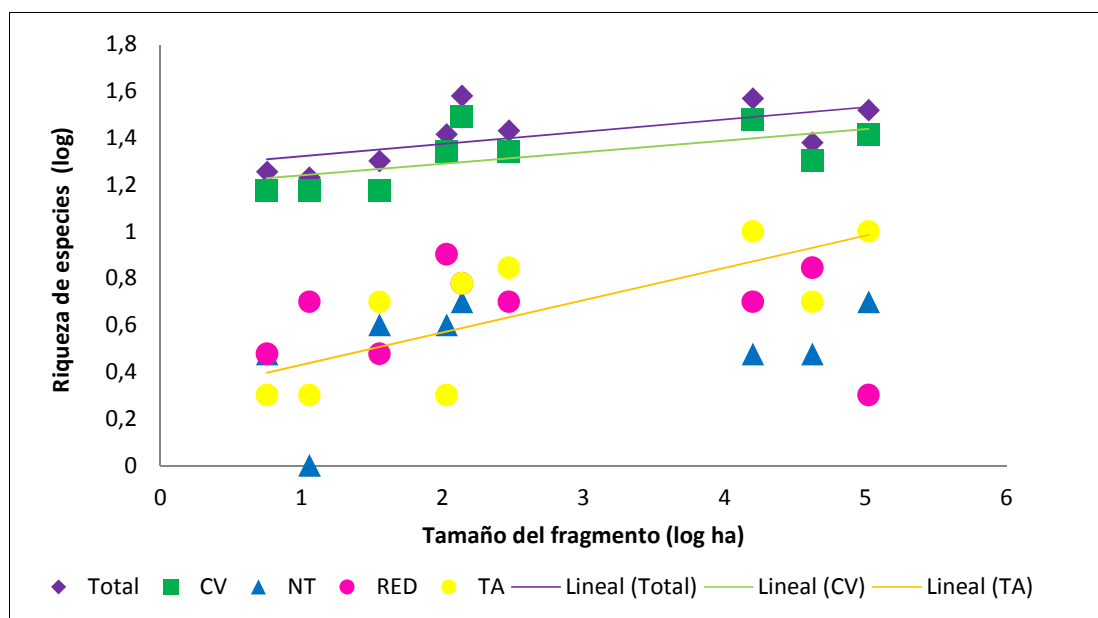




## Resultados

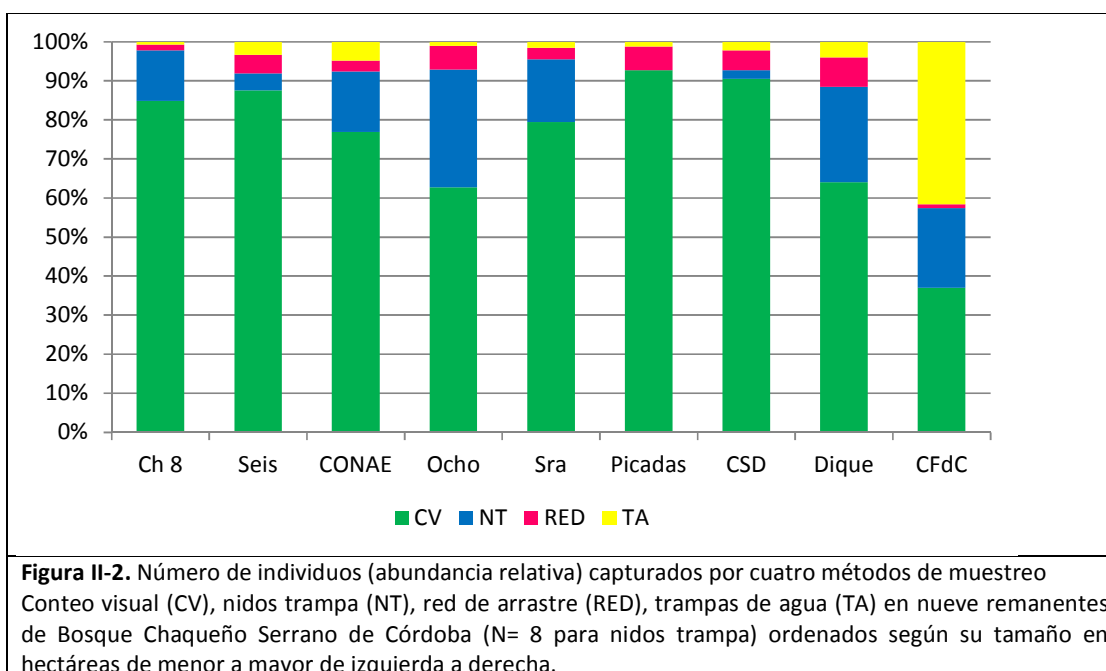
### 1.- Cambios en la riqueza y abundancia de abejas presentes en fragmentos de Bosque Chaqueño de diferente tamaño y aislamiento

La riqueza total de abejas varió entre 17 y 38 especies por sitio y tendió a aumentar con el tamaño de los fragmentos ( $\text{Log}_{10}S_{\text{Total}} = 1,269 + 0,053 (\text{log}_{10}\text{área})$ ;  $R^2 = 0,41$ ;  $p = 0,0638$ ;  $F = 4,84$ ; g.l.= 1,7; Figura 1). La riqueza de especies de abejas obtenida mediante la metodología de trampas de agua, se relacionó en forma directa con el tamaño de los fragmentos de bosque ( $\text{Log}_{10}S_{\text{TA}} = 2,293 + 0,138 (\text{log}_{10}\text{área})$ ;  $F = 9,15$ ; g.l.= 1,7;  $R^2 = 0,57$ ;  $p = 0,0192$ ; Figura 1). La riqueza de abejas obtenidas por conteo visual se relacionó en forma marginal y directa con el tamaño de los sitios ( $\text{Log}_{10}S_{\text{CV}} = 1,191 + 0,049 (\text{log}_{10}\text{área})$ ;  $F = 4,38$ ; g.l.= 1,7;  $R^2 = 0,38$ ;  $p = 0,0745$ ; Figura 1). La riqueza de especies obtenidas por red de arrastre y nidos trampa no se relacionó con la superficie de los fragmentos estudiados.



**Figura II-1.** Relación especies-área (log-log) para la riqueza total de especies de abejas. También se muestra la riqueza de abejas discriminada por los diferentes métodos de muestreo utilizados: conteo visual (CV), nidos trampa (NT), red de arrastre (RED), trampas de agua (TA) en nueve remanentes de Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba (N= 8 para nidos trampa).

El número total de individuos capturado varió entre 199 y 577 abejas, sin estar relacionado al tamaño del bosque (Figura 2). La abundancia de abejas capturadas por trampas de agua presentó una relación marginal directa con el tamaño de los fragmentos ( $N_{\text{TA}} = -0,137 + 0,122 (\text{log}_{10}\text{área})$ ;  $F = 4,46$ ; g.l.= 1,7;  $R^2 = 0,39$ ;  $p = 0,0727$ ; Figura 2).



El tamaño de los fragmentos afectó positivamente la riqueza de especies de 5 de los 21 grupos o categorías consideradas para el análisis (Tabla 3; Figura 3).

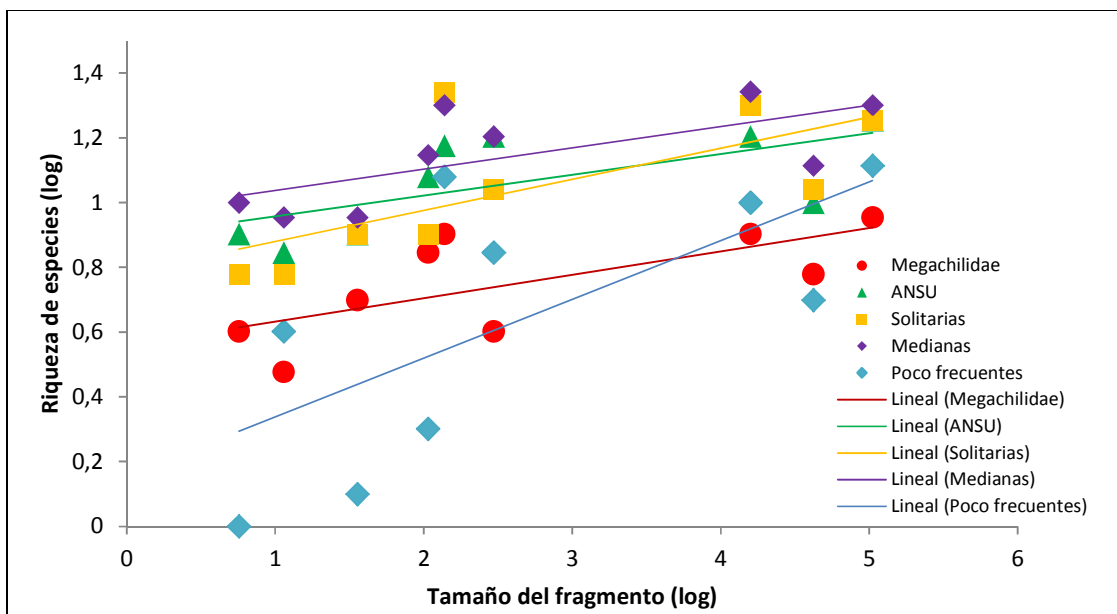
**Tabla II-3.** Análisis de regresión simple para la riqueza de especies de abejas (S) en función del tamaño de nueve remanentes de Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba.

Criterio	Grupo	R <sup>2</sup>	p	Modelo	F
Tamaño	Medianas	0,46	0,0432	Log <sub>10</sub> S= 0,972 + 0,066 (log <sub>10</sub> área)	6,06
Organización social	Solitarias	0,48	0,0380	Log <sub>10</sub> S= 0,784 + 0,096 (log <sub>10</sub> área)	6,51
Nidificación	ANSU	0,43	0,0556	Log <sub>10</sub> S= 0,893 + 0,064 (log <sub>10</sub> área)	5,26
Familia	Megachilidae	0,47	0,0406	Log <sub>10</sub> S= 0,560 + 0,072 (log <sub>10</sub> área)	6,28
Ubicuidad	Poco Frecuentes	0,46	0,0432	Log <sub>10</sub> S= 0,157 + 0,181 (log <sub>10</sub> área)	6,07

Nota: g.l.= 1,7. **Abreviaturas:** ANSU= abejas que nidifican en el suelo 0,18

Se observaron diferencias significativas (ANCOVA;  $p < 0,0001$ ) entre las pendientes (z) de los modelos especies-área (log-log) que indican que las especies de abejas poco frecuentes son particularmente sensibles a la reducción del tamaño de los fragmentos seguidas por las abejas solitarias, aquellas pertenecientes a la Familia Megachilidae, de tamaño mediano y las que nidifican bajo el suelo (Figura 3).

El tamaño de los fragmentos no afectó el número de individuos de los diferentes grupos, ni la abundancia de la especie más numerosa y frecuente, *Apis mellifera*.



**Figura II-3.** Relación especies-área (log-log) para abejas solitarias, medianas, pertenecientes a la familia Megachilidae y abejas que nidifican en el suelo (ANSU).

Para 9 sitios de Bosque Serrano de Córdoba.  $Z_{\text{Poco frecuentes}} = 0,181$ ;  $Z_{\text{Megachilidae}} = 0,072$ ;  $Z_{\text{Solitarias}} = 0,096$ ;  $Z_{\text{Medianas}} = 0,066$ ;  $Z_{\text{ANSU}} = 0,064$ .

La distancia al bosque más cercano (aislamiento) afectó negativamente la riqueza y abundancia de algunos grupos considerados para el análisis (Tablas 4 y 5).

**Tabla II-4.** Análisis de regresión simple para la riqueza (S) de abejas en función del aislamiento (distancia al bosque más cercano) de nueve remanentes de Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba.

Criterio	Grupo	R <sup>2</sup>	p	Modelo	F
Método de captura	Nidos trampa	0,52	0,0286	Log <sub>10</sub> S= 0,654 - 0,002 (aislamiento)	6,48
Familia	Megachilidae	0,71	0,0043	Log <sub>10</sub> S= 0,891 - 0,002 (aislamiento)	17,21
Nidificación	ANOP	0,41	0,0629	Log <sub>10</sub> S= 1,081 - 0,002 (aislamiento)	4,88
	ANMA	0,65	0,0150	Log <sub>10</sub> S= 0,504 - 0,002 (aislamiento)	11,38 <sup>#</sup>
Rareza	Intermedia	0,46	0,0442	Log <sub>10</sub> S= 1,422 - 0,001 (aislamiento)	5,99
	Comunes	0,84	0,0005	Log <sub>10</sub> S= 1,186 - 0,001 (aislamiento)	36,08

**Nota:** g.l.= 1,7; <sup>#</sup>= g.l.= 1,6; <sup>S</sup>= el número de sitios estudiados con nidos trampa es igual a ocho. **Abreviaturas:** ANOP: abejas que nidifican en orificios preexistentes, ANMA: abejas que nidifican en madrigueras abandonadas.

**Tabla II-5.** Análisis de regresión simple para la abundancia relativa (N) de abejas en función al aislamiento (distancia al bosque más cercano) de nueve remanentes de Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba.

Criterio	Grupo	R <sup>2</sup>	p	Modelo	F
Familia	Megachilidae	0,47	0,0407	N= 0,738 - 0,002 (aislamiento)	6,28
Nidificación	ANOP	0,51	0,0299	N= 0,809 - 0,003 (aislamiento)	7,37
Rareza	Intermedia	0,43	0,0556	N= 0,879 - 0,001 (aislamiento)	5,25
Ubicuidad	Frecuencia media	0,56	0,0209	N= 0,729 - 0,003 (aislamiento)	8,79
Organización social	Solitarias	0,52	0,0282	N= 0,758 - 0,003 (aislamiento)	7,61
Tamaño	Pequeño	0,42	0,0581	N= 97,717 - 0,278 (aislamiento)	5,12

**Nota:** g.l.= 1,7. **Abreviaturas:** ANOP: abejas que nidifican en orificios preexistentes.

2.- Cambios en la riqueza y abundancia de abejas en relación al tamaño, aislamiento, condiciones locales y de paisaje en fragmentos de Bosque Chaqueño

La proporción de paisaje cubierto por bosque autóctono en el círculo de 500 metros se relacionó de forma directa con la riqueza total de abejas y de numerosos grupos analizados (Tablas 6, 7, 8, 9, 10, 11 y 12). Mientras que la abundancia del total de abejas registrado no se relacionó con las variables estudiadas.

**Tabla II-6.** Análisis de regresión múltiple y resultados de la correlación parcial para riqueza (S) y abundancia (N) de la totalidad de abejas obtenidas en nueve remanentes de Bosque Chaqueño Serrano.

Variable dependiente	R <sup>2</sup>	p	Modelo	F(g.l)	Coefficientes de Correlación parcial
Riqueza	0,67	0,0067	Log <sub>10</sub> S= 1,250 + 0,005 (bosque 500m)	14,44(1,7)	Bosque 500m: r= 0,82**
Abundancia	---	---	---	---	---

ns: p≥0,1; ms: 0,1<p> 0,05; \*: p≤ 0,05; \*\*: p≤ 0,01; \*\*\* p≤0,001.

Distintas variables a escala de paisaje y local, así como la riqueza de plantas visitadas (RPV) se relacionaron de manera directa con la riqueza y abundancia de numerosos grupos de abejas (Tablas 7, 8, 9, 10, 11, 12 y 13). Mientras que el aislamiento se relacionó de manera inversa con la abundancia de varios grupos de abejas (Tablas 7, 8, 9, 10, 11, 12 y 13).

**Tabla II-7.** Análisis de regresión múltiple y correlación parcial para riqueza (S) y abundancia (N) de abejas con diferente grado de organización social en relación a las características locales y de paisaje de nueve remanentes de Bosque Chaqueño Serrano.

Grupo	VD	R <sup>2</sup>	P	Modelo	F(g.l)	Coef. de Correlación parcial
Eusociales	S	---	---	---	---	---
	N	---	---	---	---	---
Subsociales	S	0,69	0,0056	Log <sub>10</sub> S= 0,612 + 0,007 (bosque 500m)	15,54(1,7)	Bosque 500m: r= 0,83**
	N	---	---	---	---	---
Solitarias	S	0,61	0,0131	Log <sub>10</sub> S= 0,527 + 0,011 (RPV)	10,86(1,7)	RPV: r= 0,78**
	N	0,52	0,0285	N= 0,756 - 0,003 (aislamiento)	7,56(1,7)	Aislamiento: r=-0,72*

ns: p≥0,1; ms: 0,1<p> 0,05; \*: p≤ 0,05; \*\*: p≤ 0,01; \*\*\* p≤0,001. **Abreviaturas:** VD= Variable dependiente; S= riqueza de especies; N= abundancia; g.l.= grados de libertad; RPV= riqueza de plantas visitadas.

**Tabla II-8.** Análisis de regresión múltiple y correlación parcial para riqueza (S) y abundancia (N) de abejas de diferente tamaño corporal en relación a características locales y de paisaje de nueve remanentes de Bosque Chaqueño Serrano.

Grupo	VD	R <sup>2</sup>	p	Modelo	F(g.l)	Coef. de Correlación parcial
Pequeñas	S	0,59	0,0151	Log <sub>10</sub> S= 0,717+ 0,007 (bosque 500m)	10,22(1,7)	Bosque 500m: r= 0,77*
	N	0,42	0,0580	N= 0,655 - 0,002 (aislamiento)	5,13(1,7)	Aislamiento: r= -0,65 <sup>ms</sup>
Medianas	S	0,74	0,0030	Log <sub>10</sub> S= 0,952 + 0,006 (bosque 500m)	19,65(1,7)	Bosque 500m: r= 0,86**
	N	---	---	---	---	---
Medianas sin N		0,43	0,0563	N= 0,130 + 0,008 (RPV)	5,21(1,7)	RPV: r= 0,65 <sup>ms</sup>
<b>A. mellifera</b> Grandes	S	---	---	---	---	---
	N	---	---	---	---	---

ns: p≥0,1; ms: 0,1<p> 0,05; \*: p≤ 0,05; \*\*: p≤ 0,01; \*\*\* p≤0,001. **Abreviaturas:** VD= Variable dependiente; S= riqueza de especies; N= abundancia; g.l.= grados de libertad; RPV= riqueza de plantas visitadas

**Tabla II-9.** Análisis de regresión múltiple y correlación parcial para riqueza (S) y abundancia (N) de abejas con diferentes estrategias de nidificación en relación a características locales y de paisaje de 9 remantes de Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba.

Grupo	VD	R <sup>2</sup>	p	Modelo	F(g.l)	Coef. de Correlación parcial
Excavados en el suelo	S	0,87	0,0003	Log <sub>10</sub> S= 0,849 + 0,006 (bosque 500m)	45,57(1,7)	Bosque 500m: r= 0,93***
	N	0,63	0,0102	N= 0,269 + 0,020 (suelo)	12,16(1,7)	Suelo: r= 0,80**
Madrigueras abandonadas	S	0,90	0,0013	Log <sub>10</sub> S= 0,194 - 0,002 (aislamiento) + 0,012 (pastizal 5000m)	32,71(2,5)	Aislamiento: r= -0,89*** Pastizal 5000m: r= 0,52**
	N	0,57	0,0183	N= 0,291 + 0,041 (exóticas 5000m)	9,37(1,7)	Exóticas 5000m: r= 0,76*
Orificios prexistentes	S	0,50	0,0327	Log <sub>10</sub> S= 0,536 + 0,009 (RPV)	7,05(1,7)	RPV: r= 0,71*
	N	0,51	0,0302	N= 0,806 - 0,003 (aislamiento)	7,43(1,7)	Aislamiento: r= -0,72*

ns: p≥0,1; ms: 0,1<p> 0,05; \*: p≤ 0,05; \*\*: p≤ 0,01; \*\*\* p≤0,001. **Abreviaturas:** VD= Variable dependiente; S= riqueza de especies; N= abundancia; g.l.= grados de libertad; RPV= riqueza de plantas visitadas

**Tabla II-10.** Análisis de regresión múltiple y coeficientes de correlación parcial para riqueza (S) y abundancia (N) de abejas con diferente especificidad de dieta en relación a características locales y de paisaje en nueve fragmentos de Bosque Chaqueño Serrano.

Grupo	VD	R <sup>2</sup>	p	Modelo	F(g.l)	Coef. de Correlación parcial
Generalistas	S	0,76	0,0080	Log <sub>10</sub> S= 1,152 + 0,003 (bosque 500m)	13,42(1,7)	Bosque 500m: r= 0,81**
	N	---	---	---	---	---
Oligolécticas	S	0,61	0,0127	Log <sub>10</sub> S= -0,294 + 0,012 (RPV)	11,04(1,7)	RPV: r= 0,78**
	N	---	---	---	---	---

ns: p≥0,1; ms: 0,1<p> 0,05; \*: p≤ 0,05; \*\*: p≤ 0,01; \*\*\* p≤0,001. **Abreviaturas:** VD= Variable dependiente; S= riqueza de especies; N= abundancia; g.l.= grados de libertad; RPV= riqueza de plantas visitadas

**Tabla II-11.** Análisis de regresión múltiple y correlación parcial para riqueza (S) y abundancia (N) de abejas con diferente grado de rareza en relación a características locales y de paisaje de 9 remantes de Bosque Chaqueño del centro del país.

Grupo	VD	R <sup>2</sup>	p	Modelo	F(g.l)	Coef. de Correlación parcial
Raras	S	0,66	0,0077	Log <sub>10</sub> S= 0,762 + 0,010 (bosque 500m)	13,64(1,7)	Bosque 500m: r= 0,81**
	N	0,68	0,0061	N= -0,173 + 0,014 (RPV)	15,00(1,7)	RPV: r= 0,83**
Intermedias	S	0,46	0,0448	Log <sub>10</sub> S= 1,421 - 0,001 (aislamiento)	5,95(1,7)	Aislamiento: r= -0,68*
	N	0,43	0,0551	N= 0,878 - 0,001 (aislamiento)	5,28(1,7)	Aislamiento: r= -0,66 <sup>ms</sup>
Comunes	S	0,84	0,0005	Log <sub>10</sub> S= 1,186 - 0,001 (aislamiento)	36,08(1,7)	Aislamiento: r= -0,91***
	N	---	---	---	---	---

ns: p≥0,1; ms: 0,1<p> 0,05; \*: p≤ 0,05; \*\*: p≤ 0,01; \*\*\* p≤0,001. **Abreviaturas:** VD= Variable dependiente; S= riqueza de especies; N= abundancia; g.l.= grados de libertad; RPV= riqueza de plantas visitadas.

**Tabla II-12.** Análisis de regresión múltiple y correlación parcial para riqueza (S) y abundancia (N) de abejas con diferente frecuencia de ocurrencia en 9 fragmentos de bosque en relación a características locales y de paisaje en Bosque Chaqueño del centro del país.

Grupo	VD	R <sup>2</sup>	P	Modelo	F(g.l)	Coef. de Correlación parcial
Poco frecuentes	S	0,77	0,0040	Log <sub>10</sub> S= -0,645 + 0,026 (RPV)	20,41(1,6)	RPV: r= 0,88**
	N	0,83	0,0006	N= -0,556 + 0,020 (RPV)	34,46(1,7)	RPV: r= 0,91***
Frecuencia media	S	0,52	0,0276	Log <sub>10</sub> S= 0,895 + 0,006 (bosque 500m)	7,68(1,7)	Bosque 500m: r= 0,72*
	N	0,55	0,0213	N= 0,728 - 0,002 (aislamiento)	8,73(1,7)	Aislamiento: r= -0,74*
Muy frecuentes	S	0,70	0,0046	Log <sub>10</sub> S= 0,920 - 0,001 (bosque 500m)	16,73(1,7)	Bosque 500m: r= -0,84**
	N	---	---	---	---	---

ns: p≥0,1; ms: 0,1<p> 0,05; \*: p≤ 0,05; \*\*: p≤ 0,01; \*\*\* p≤0,001. **Abreviaturas:** VD= Variable dependiente; S= riqueza de especies; N= abundancia; g.l.= grados de libertad; RPV= riqueza de plantas visitadas.

La abundancia de la abeja melífera fue explicada en forma inversa por la cobertura arbórea en los fragmentos de bosque ( $(N_{A. mellifera}) = 670,900 - 10,239$  (árboles);  $F = 14,92$ ;  $g.l. = 1,7$ ;  $R^2 = 0,68$ ;  $p = 0,0062$ ).

**Tabla II-13.** Análisis de regresión múltiple y correlación parcial para riqueza (S) y abundancia (N) de abejas de diferente familia taxonómica en nueve fragmentos de bosque en relación a características locales y de paisaje en Bosque Chaqueño del centro del país.

Familia	VD	R <sup>2</sup>	p	Modelo	F(g.l)	Coef. de Correlación parcial
<b>Megachilidae</b>	S	0,71	0,0043	Log <sub>10</sub> S= 0,890 - 0,002 (aislamiento)	17,17(1,7)	Aislamiento: r= -0,84**
	N	0,77	0,0054	N= 0,862 - 0,003 (aislamiento) - 0,042 (exóticas 500m)	14,09(2,6)	Aislamiento: r= -0,80** Exóticas 500m: r= -0,59*
<b>Halictidae</b>	S	---	---	---	---	---
	N	---	---	---	---	---
<b>Anthophoridae</b>	S	0,64	0,0092	Log <sub>10</sub> S= 0,596 + 0,009 (bosque 500m)	12,70(1,7)	Bosque 500m: r= 0,80**
	N	0,53	0,0254	N= 0,257 + 0,011 (ganado)	8,01(1,7)	Ganado: r= 0,73*
<b>Apidae</b>	S	0,63	0,0102	Log <sub>10</sub> S= 0,867 + 0,006 (bosque 500m)	12,13(1,7)	Bosque 500m: r= 0,80**
	N	0,47	0,0411	N= 1,283 - 0,020 (árboles)	6,24(1,7)	Árboles: r= -0,69*

ns:  $p \geq 0,1$ ; ms:  $0,1 < p < 0,05$ ; \*:  $p \leq 0,05$ ; \*\*:  $p \leq 0,01$ ; \*\*\*  $p \leq 0,001$ . **Abreviaturas:** VD= Variable dependiente; S= riqueza de especies; N= abundancia; g.l.= grados de libertad; RPV= riqueza de plantas visitadas

## Discusión

Comprender que factores permiten el mantenimiento y enriquecimiento de comunidades de abejas nativas es vital para el mantenimiento integral de los sistemas naturales y los servicios que estos insectos brindan, especialmente en sistemas naturales con enormes pérdidas de superficie y altos grados de disturbio (Perfecto et al. 1996, Bawa et al. 2004). En este trabajo se aportan evidencias para afirmar que la reducción en tamaño de remanentes de bosque, la reducción de cobertura de bosque a mayores escalas, el aumento de la distancia al bosque más cercano y la falta de plantas con flores apreciadas por himenópteros (i. e. recursos alimenticios) afecta la comunidad de abejas nativas disminuyendo su riqueza y abundancia.

En parcial coincidencia con lo esperado, se observó que la riqueza total de abejas tendió a disminuir con la reducción del tamaño de los fragmentos de bosque nativo; mientras que contrario a las expectativas, la abundancia total de abejas no se relacionó con el tamaño o el aislamiento de los fragmentos.

Como se esperaba, la relación entre el número de especies poco frecuentes (abejas presentes en menos de tres sitios) y el tamaño de los fragmentos fue directa, mientras que no hubo relación entre la riqueza de especies frecuentes y muy frecuentes y el tamaño de los fragmentos. Estos resultados apoyan la idea que las especies que están presentes en menos de tres sitios permanecen únicamente en los fragmentos de mayor tamaño, perdiéndose en los más

pequeños. El aislamiento afectó negativamente el número de individuos de las especies de abejas de frecuencia media, es decir presentes entre tres y seis sitios. En oposición a lo esperado la riqueza de especies raras, no se relacionó con el tamaño de los fragmentos de bosque, mientras que acorde a lo esperado la riqueza de abejas intermedias y comunes fue independiente del tamaño de los fragmentos. El aumento del aislamiento afectó negativamente la riqueza de especies comunes e intermedias así como la abundancia de abejas intermedias.

El tamaño corporal de un organismo es un buen indicador de sus requerimientos de área y de su capacidad de movimiento y puede dar indicios de la escala a la que percibe su medio ambiente (Roland & Taylor 1997, Doak 2000, van Nouhuys & Hanski 2002a, Elzinga et al. 2007) . En concordancia con lo esperado, la riqueza de especies de abejas de tamaño pequeño no fue afectada por el tamaño de los fragmentos y se observó que el número de individuos de este grupo tendió a disminuir con la distancia al bosque más cercano. También siguiendo el patrón esperado, el grupo de abejas de tamaño mediano presentó menor riqueza a medida que se redujo el tamaño de los sitios, mientras que la riqueza y abundancia de abejas de mayor tamaño no fueron afectadas por el tamaño o distancia entre fragmentos de bosque nativo. Existen evidencias que señalan relaciones positivas entre la longitud alar y la distancia de vuelo en distintas especies de himenópteros (Gathmann & Tschardtke 2002, Greenleaf et al. 2007). Las abejas pequeñas quizás podrían mantener sus poblaciones en fragmentos de menor tamaño interpretando que sus sitios de nidificación se superponen o se encuentran muy próximos a los de alimentación (Dunning et al. 1992, Westrich 1996), requiriendo así de menores superficies para su supervivencia. Las abejas con capacidad intermedia de desplazamiento, habrían perdido parte de sus sitios de alimentación y/o nidificación (Thomas 2000) con la reducción de la superficie de los fragmentos, lo que se ve reflejado en la disminución de su riqueza específica en los fragmentos pequeños de bosque. Al excluir del conjunto de especies de tamaño mediano a *Apis mellifera*, se observó que el aumento en la abundancia de este grupo fue marginalmente explicada por el aumento de la riqueza de especies de plantas habitualmente visitadas por himenópteros, lo que resalta la importancia de la disponibilidad de recursos alimenticios en los fragmentos de bosque. La relevancia de esta variable será más evidente para otros grupos que se discuten más adelante. Como se predijo, las abejas de mayor tamaño no fueron afectadas por el tamaño o aislamiento de los fragmentos de bosque. A pesar de sus mayores requerimientos energéticos y de la necesidad de mayores territorios para satisfacerlos (Tschardtke et al. 1998), su capacidad de vuelo les permitiría recorrer grandes distancias (Woodward et al. 2005) en busca de alimento y sitios de nidificación. De este modo, percibirían el paisaje a una mayor escala, utilizando distintos fragmentos de bosque para cubrir sus necesidades de hábitat (Dunning et al. 1992, Westrich 1996).

El grado de organización social en abejas es un buen indicador del tamaño que puede alcanzar su población (Michener 1974). El efecto negativo detectado sobre la riqueza de especies de abejas solitarias, de tamaños poblacionales naturalmente bajos, con la disminución del tamaño de los fragmentos de bosque coincidió con las predicciones planteadas. También en concordancia con lo esperado y en el extremo opuesto de la organización social y el tamaño poblacional, la riqueza de abejas eusociales no fue afectada por la reducción del tamaño de los remanentes de bosque. De acuerdo a la hipótesis de área *per se*, se espera que las especies naturalmente poco abundantes sean las que primero se pierdan cuando la superficie de hábitat natural disminuye (Connor & McCoy 2001, Tschardt et al. 2002c). Estudios comportamentales también aportan posibles explicaciones para estos patrones. Las abejas organizadas en sociedades son capaces de amplificar su capacidad de desplazamiento individual, logrando una mayor movilidad, realizar mudanzas, y explorar más eficientemente en búsqueda de recursos. Tal como propusieron MacArthur y Wilson (1967) en un contexto muy diferente al estudiado aquí, el aumento en el aislamiento provocó disminuciones en la abundancia de abejas solitarias, mientras que no afectó la de abejas subsociales y eusociales. A medida que ocurre la pérdida y fragmentación de los ambientes naturales, las poblaciones de pequeño tamaño tienen menos posibilidades que las poblaciones con numerosos individuos de quedar representadas dentro de los fragmentos de menor tamaño. La fidelidad a un sitio es también una característica que puede determinar la permanencia de una especie en un fragmento pequeño de bosque. Por ejemplo, se ha sugerido que los abejorros del género *Bombus* (especies que en la región de estudio son generalistas y sociales) son muy fieles a los sitios donde nidifican por lo que podrían permanecer en fragmentos de pequeño tamaño durante varias generaciones (Bhattacharya et al. 2003). Estas características propias de las especies podrían explicar, al menos en parte, la presencia de ciertos grupos y la ausencia de otros en sitios de bosque de menor tamaño.

Pese a que las abejas son organismos muy móviles y adaptados al uso de recursos en parche (Dunning et al. 1992, Westrich 1996), el aumento de la distancia al bosque más próximo (i. e. aislamiento) afectó negativamente la presencia de abejas especialistas de hábitat o nicho: riqueza de abejas que nidifican en madrigueras abandonadas, riqueza y abundancia de abejas que nidifican en orificios preexistentes, de abejas de la familia Megachilidae; las abejas naturalmente abundantes: riqueza y abundancia de abejas de rareza intermedia, la riqueza de abejas comunes, abundancia de abejas que se registraron en tres a seis fragmentos (frecuencia media); y de las abejas con tamaños poblacionales y corporales pequeños: abundancia de abejas solitarias y de tamaño corporal pequeño. El mayor aislamiento de los fragmentos impediría que



las abejas puedan recolonizarlos, proceso que sería especialmente difícil para especies de tamaño corporal pequeño y de grupos poblacionales reducidos, aumentando el riesgo de extinción local para estas especies. La falta de abejas que realizan sus nidos en madrigueras abandonadas en parches aislados de bosque podría estar indicando la ausencia de vertebrados en estos parches, mostrando así un efecto indirecto sobre estas abejas. Como se esperaba, el aislamiento fue una variable de alto poder explicativo (desde el 41% al 84%) y se mantuvo presente en los modelos de regresión múltiple para las variables dependientes antes listadas, excepto para el modelo que explicó la riqueza de abejas que nidifican en orificios preexistentes que incluyó la riqueza de plantas visitadas.

La proporción de cobertura de bosque nativo alrededor de los fragmentos puede considerarse una ampliación o extensión para las especies que sean capaces de alcanzarlo. La proporción de tierra cubierta por bosque nativo en el círculo de 500 metros que rodea a cada punto de estudio en los fragmentos explicó un 20% mejor la riqueza total de especies que el tamaño de los fragmentos. Preliminarmente se proponía que las especies de menor tamaño corporal y poblacional respondieran a escalas de menor tamaño y las mayores a escalas también mayores. En parcial concordancia con lo esperado, la cobertura de bosque a los 500 metros mostró mayor poder explicativo que el tamaño de los fragmentos sobre la riqueza de abejas raras, de tamaños corporales pequeño y mediano, las que nidifican excavando sus nidos en el suelo, la riqueza de especies de abejas frecuentes (presentes en 3 a 6 fragmentos), muy frecuentes (entre 6 y 9 sitios), generalistas, con organización del tipo subsocial, de las familias Apidae y Anthophoridae. La relación directa entre la riqueza de especies de tantos grupos diferentes y la cobertura de bosque a los 500 metros indica que esta es la escala más apropiada para el estudio de estos insectos y a la que se debería trabajar para proporcionar ambientes favorables para el mantenimiento de una fauna de abejas nativas rica y diversa.

Una matriz que proporcione recursos adicionales a los presentes en el sistema natural fragmentado favorecería la presencia de los organismos que puedan aprovecharla (Cane 2001, Murphy & Lovett-Doust 2004). En concordancia con lo esperado, la presencia de pastizal-matorral (bosque secundario) en el círculo de los 5000 metros incrementó la riqueza de abejas que nidifican en madrigueras abandonadas. Los nidos de estas abejas se encuentran en ambientes despejados y soleados tal como lo son los pastizales y matorrales. Se ha observado que ambientes en recuperación o con bajos niveles de disturbio, como una moderada pérdida de hábitat, suelen presentar altas diversidades de abejas nativas (Krauss et al. 2009, Carré et al. 2009, Winfree et al. 2009) por lo que su preservación o generación a partir de ambientes antes cultivados o

desmontados sería recomendable para preservar las abejas nativas, aumentando el valor potencial de estas áreas para la conservación (Fahrig & Merriam 1994, Fahrig 2001) y el manejo de ambientes fragmentados (Calabrese & Fagan 2004).

La cobertura de cultivos que rodea los fragmentos no explicó la presencia de ningún grupo de abejas estudiado. Se esperaba que las abejas eusociales y generalistas con grandes tamaños poblacionales, como *Apis mellifera* o abejas de las familias Halictidae y Megachilidae que han sido observadas en el sistema visitando flores de soja (Monasterolo 2012), se relacionaran de manera directa con esta cobertura. Además, se esperaba que esta variable ayudara a explicar la ausencia de los efectos negativos de la reducción de tamaño en los fragmentos sobre dichas poblaciones. La evidencia existente al respecto, obtenida a partir de estudios realizados en ambientes cultivados que colindan con hábitats naturales (Chacoff & Aizen 2006, Klein 2009, Boreux et al. 2012), indican que las abejas suelen realizar visitas en el interior de cultivos hasta los 500 metros, más allá de estas distancias las visitas ocurren con muy baja frecuencia. De este modo, y a pesar que las flores de soja podrían ser recursos alimenticios alternativos en momentos puntuales del año, no se reúne evidencia a favor que los cultivos de soja o maíz, favorezcan la presencia de las abejas nativas o exóticas (i. e. *A. mellifera*) en la zona en estudio.

La cobertura de bosque con dominancia de especies exóticas, incrementó la abundancia de abejas que nidifican en madrigueras abandonadas a los 5000 metros, mientras que a los 500 metros actuó en detrimento para la abundancia de abejas de la Familia Megachilidae. En relación al primer grupo se podría especular que estos ambientes presentan especies vegetales cuyas flores pueden ser atractivas para las abejas y / o que presentan sitios de nidificación apropiados. Los bosques con dominancia de exóticas, podrían eventualmente proveer de recursos adicionales a las especies de polinizadores si ocurrieran cambios ambientales (Potts et al. 2010, Schweiger et al. 2010). Sin embargo, el efecto negativo observado sobre la abundancia de abejas de la familia Megachilidae señala a este ambiente como poco apropiado para este grupo de abejas.

Un ambiente potencialmente hostil para muchos grupos de abejas es el urbanizado. El grupo que se podría esperar que fuera beneficiado, o al menos no afectado negativamente por este ambiente es el de abejas que nidifican en orificios preexistentes, ya que muchas abejas y otros himenópteros aprovechan las perforaciones y oquedades de las construcciones edilicias para nidificar (observaciones personales), sin embargo, no se encontró relación entre estas variables.

Como se esperaba, la riqueza de plantas en flor habitualmente visitadas por himenópteros se relacionó en forma directa con la riqueza de abejas solitarias, oligolécticas, que nidifican en orificios preexistentes y las poco frecuentes (Murcia 1996, Kearns & Inouye 1997, Wilcock & Neiland 2002). Probablemente se trate de efectos indirectos de la fragmentación del hábitat sobre los polinizadores, mediados por los efectos sobre los productores primarios fuente de sus recursos alimenticios. Además, el incremento en número de especies de plantas con flores preferidas, aumentó el número de individuos de abejas raras, poco frecuentes y las de tamaño mediano cuando se excluyó a *A. mellifera*. La disponibilidad de este recurso es vital para este gremio de himenópteros, ya que todos los estados de desarrollo dependen del néctar y polen para su subsistencia. Las hembras adultas visitan las flores asiduamente para conseguir el alimento para sus larvas y para satisfacer sus propios requerimientos alimenticios. Por otra parte, la medida que indica la disponibilidad de flores abiertas en el terreno, la densidad floral no se relacionó con la presencia de los polinizadores. Estos resultados concuerdan con lo expuesto en el Capítulo I, donde se destaca la importancia de la presencia de algunas especies particulares de plantas, especialmente *Croton lachnostachyus* Baill. y a *Eupatorium hookerianum* Griseb. Otro caso interesante es el de *Baccharis pingraea* DC., especie que no es dominante en los fragmentos, pero que cuando está presente atrae a gran número de abejas. Estos resultados apoyan la hipótesis que indica que en un área determinada, la mayor disponibilidad de alimentos (en este caso riqueza de especies en flor preferidas) permitirá una mayor riqueza de consumidores (i. e. polinizadores) (Srivastava & Lawton 1998).

Se esperaba que la presencia de cobertura arbórea en los fragmentos aportara sustratos para la nidificación y por lo tanto que esta variable tuviera un efecto importante y positivo sobre la riqueza de abejas que usan nidos trampa (Tscharntke et al. 1998), pero no fue así. En contraste, explicó de manera inversa la abundancia de abejas de la familia Apidae y de su representante más numeroso: *Apis mellifera*. Esta relación resulta muy llamativa sobre todo al considerar que esta abeja nidifica en oquedades en los árboles. A modo especulativo se sugiere que este tipo de cobertura interfiere en la capacidad de desplazamiento de las abejas o en su capacidad de detección de alimentos (i.e. flores). En un estudio realizado con nidos trampa, se identificó que el incremento en la intensidad de la luz favorece la abundancia de abejas por nido (Klein et al. 2006). También se ha sugerido que los ambientes abiertos y sin sombra son los preferidos por muchas especies que nidifican en el suelo (e.g. *Halictus* y *Lasioglossum* spp) (Klein et al. 2003, Ghazoul 2005). En concordancia con este patrón, en el interior de los fragmentos la disponibilidad de suelo descubierto se relacionó positivamente con la abundancia de abejas que excavan en el suelo para

realizar sus nidos. La presencia de ganado en los fragmentos se relaciona de manera marginal y directa con la disponibilidad de suelo descubierto.

Los resultados obtenidos sugieren que las características de la matriz (cobertura de la tierra) que rodea a los fragmentos de bosque influyen en la composición y estructura de la comunidad de abejas que habitan en remanentes de bosque Chaqueño Serrano, actuando principalmente a escala mayor que el fragmento, siendo la cobertura de bosque nativo (círculo a los 500m) la más importante para el mantenimiento de las especies de abejas nativas. Por otra parte, los resultados indican que las características de micrositio influyen incrementando o disminuyendo la riqueza específica de abejas. Las diferentes respuestas a las condiciones de micrositio, apoyan la idea que ambientes estructuralmente complejos y seminaturales son capaces de sostener las comunidades más diversas de abejas (Wcislo & Cane 1996, Steffan-Dewenter et al. 2002, Potts et al. 2005, Grixti & Packer 2006). La matriz estaría aportando en algunos pocos casos recursos alimenticios o de nidificación más allá de los fragmentos, y las especies capaces de aprovecharlos podrían persistir en fragmentos más pequeños y alcanzar mayores tamaños poblacionales. De este modo, y aunque las abejas y abejorros no se desplacen diariamente más allá de 2000 metros (Beekman & Ratnieks 2000, Steffan-Dewenter & Kuhn 2003, Beekman et al. 2004), son capaces de utilizar espacios mayores que los fragmentos aprovechando la conectividad en ambientes heterogéneos. Aunque algunos estudios no han encontrado efectos del tamaño de los fragmentos de hábitat sobre la riqueza o abundancia total de abejas, la mayoría han detectado respuestas diferenciales entre tribus o gremios, siendo algunos favorecidos por el incremento de la superficie de hábitat natural y otros por la presencia de una matriz no nativa que implican la introducción de nuevos recursos alimenticios y de nidificación para los polinizadores como los cultivos mixtos o las urbanizaciones moderadas (Donaldson et al. 2002, Cane et al. 2006, Brosi et al. 2008). Al igual que lo registrado en este trabajo varios estudios en sistemas diferentes encontraron efectos más fuertes de la fragmentación sobre la riqueza de especies solitarias, que generalistas, sobre abejas fundadoras de nidos que en abejas parasíticas (cleptoparasitas en este trabajo, ver capítulo IV) y las especialistas en dieta (oligoléticas) que sobre las generalistas (Morato & de O. Campos 2000, Morato 2001, Steffan-Dewenter et al. 2006, Krauss et al. 2009).

Se demuestran aquí profundos efectos del ambiente sobre las comunidades de abejas nativas en el Bosque Chaqueño Serrano en términos de riqueza de especies y abundancia de individuos. Si bien queda mucho aún por explorar en cuanto al modo en que las especies de abejas responden al hábitat en el que viven, ha quedado demostrado que las profundas

transformaciones que el hombre impone a los ambientes naturales impacta notablemente en los diversos grupos de himenópteros apoideos, lo cual no debiera ser desatendido en futuros programas de conservación de biodiversidad a la luz de la gran importancia del servicio ecosistémico que prestan estas comunidades.



## **CAPÍTULO III - Parasitismo y variación en la estructura de la comunidad de himenópteros antófilos de niveles tróficos superiores (Insecta: Hymenoptera) en fragmentos de Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba**

### **Introducción**

Como se ha mencionado en capítulos anteriores, existen especies de himenópteros antófilos en diferentes niveles tróficos. En los niveles superiores, los himenópteros juegan papeles fundamentales en los ecosistemas terrestres, al desempeñarse como predadores, parasitoides y cleptoparásitos, regulando la densidad de las poblaciones de sus presas y hospedadores (La Salle & Gauld 1993b). Las avispas predadoras (varias familias en Hymenoptera Aculeata) matan y consumen numerosas presas durante su vida, mientras que las que se desempeñan como parasitoides (la mayoría de los Hymenoptera Parasitica) despliegan un comportamiento intermedio entre predador y parásito: las hembras colocan sus huevos en o sobre su huésped del que se alimenta la larva causándole finalmente la muerte. Una forma diferente de parasitismo es llevada a cabo por cleptoparásitos (especies tanto de la Serie Aculeata como Parasitica), los cuales colocan sus huevos en nidos de otros himenópteros y sus larvas se alimentan del aprovisionamiento del nido provocando la muerte por inanición de la prole del fundador.

En los estudios donde se analizan las comunidades de abejas y avispas que utilizan nidos trampa se denominan “enemigos naturales” al conjunto de parasitoides y cleptoparásitos que causan mortalidad sobre los himenópteros fundadores (Tscharrntke et al. 1998). Ecológicamente, parasitoides, cleptoparásitos y predadores causan impactos comparables, ya que aun cuando un individuo parasitoide o cleptoparásito provoque la muerte de un único individuo hospedador, una hembra adulta es capaz de oviponer y causar la muerte de numerosos individuos. De esta manera, las interacciones de predador-presa comparten importantes similitudes con las interacciones parasitoide/cleptoparásito-hospedador (Raffel et al. 2008).

Presas y hospedadores pueden integrar diferentes niveles tróficos, y depender de diversos recursos alimenticios. Los herbívoros pueden especializarse en el consumo de diferentes estructuras de las especies vegetales (Price 2002), por lo que un aumento del tamaño de las plantas, de su complejidad estructural y de la riqueza de la vegetación de un hábitat se asociaría un aumento en el número de especies de herbívoros que sostiene, y estos a su vez podrían

sostener una mayor diversidad de predadores y parasitoides (May 1978, Strong et al. 1984). Los himenópteros herbívoros que requieren polen y néctar para su alimentación necesitan obtener estos recursos a partir de un conjunto de plantas con flores y además requieren sitios para refugio y nidificación (Dunning et al. 1992, Westrich 1996), por lo que sus dinámicas poblacionales serían espacialmente complejas. Los parasitoides que atacan estos himenópteros lo hacen durante su fase inmóvil, en su sitio de nidificación (Krombein 1967), por lo que para encontrarlos seguirán principalmente pistas relacionadas a éstos. En síntesis, las plantas, los insectos herbívoros y sus enemigos naturales evolucionan en contextos multitróficos, donde cada componente del sistema afecta directa o indirectamente, a los demás (Price 1986).

Modificaciones de los ambientes naturales, como la fragmentación de hábitat, provocan cambios en la diversidad (Hanski 1999) y en las interacciones tróficas (Valladares et al. 2001, Tylianakis et al. 2006a). Según las teorías de “biogeografía de islas” (MacArthur & Wilson 1967) y de “metapoblaciones” (Hanski 1999), los organismos de niveles tróficos superiores son más afectados que sus hospedadores y presas. Las densidades más bajas de sus poblaciones, dinámicas poblacionales más inestables y requerimientos específicos de recursos los hacen más propensos a la extinción en hábitats aislados y alejados de posibles hábitats continuos que actúan como fuente (Murphy et al. 1990, Holt et al. 1999, Davies et al. 2000, Kruess & Tschardtke 2000, Bonsall et al. 2002, Gibb & Hochuli 2002, Bonsall & Hastings 2004, Tschardtke & Brandl 2004).

La supervivencia de himenópteros antófilos de niveles tróficos superiores (en adelante “HANTS”) también está determinada por su habilidad para dispersarse y encontrar nuevos hospedadores y presas, que muchas veces están muy alejados (Weisser 2000). La regulación descendente que ejercen los HANTS, puede por lo tanto verse interrumpida por la pérdida y fragmentación de los hábitats naturales (Tschardtke & Brandl 2004, Tylianakis et al. 2006b). Evidencias empíricas muestran que la localización de presas y huéspedes se vuelve más difícil en hábitats fragmentados en comparación con hábitats continuos (Kruess & Tschardtke 1994).

Las especies que son capaces de moverse a través de la matriz serían menos susceptibles de sufrir las consecuencias adversas del aislamiento. Sin embargo, esto puede significar que las especies se dispersen y no consigan nuevos hábitats apropiados, presas de las que alimentarse u hospedadores donde colocar sus huevos, disminuyendo su probabilidad de supervivencia. Se ha observado para algunas especies de parasitoides, que la tasa de colonización disminuye a medida que aumenta la distancia entre parches de plantas que sostiene a su herbívoro hospedador (Cronin 2004, Elzinga et al. 2007, Rauch & Weisser 2007).



El estudio de la relación entre mortalidad y densidad de hospedadores ha sido un tema central en la ecología de las interacciones hospedador-parasitoide (Hassell 2000b). Según la teoría del “forrajeo óptimo” (Cook & Hubbard 1997, Hassell 2000a), las tasas de parasitismo aumentan en fragmentos con mayor densidad de hospedadores porque los parasitoides se ven más atraídos y permanecen más tiempo en dichos sitios mostrando una respuesta agresiva (Price et al. 2011). Sin embargo, la respuesta de estos enemigos naturales a la densidad espacial de sus hospedadores puede ser de tres tipos: denso-dependiente directa, denso-dependiente inversa o independiente de la densidad. Revisiones realizadas en el tema indican que la frecuencia de casos donde se registró densodependencia fue similar a la cantidad de estudios que detectaron densoindependencia (Lessells 1985, Stiling 1987, Walde & Murdoch 1988).

En el área de estudio existen evidencias de efectos negativos causados por la fragmentación de hábitat sobre la riqueza de especies de insectos herbívoros y sus parasitoides (Cagnolo et al. 2009), la intensidad de los procesos tróficos en los que intervienen (i.e. herbívora y parasitoidismo) (Valladares et al. 2006), y también alteración en la estructura de su red de interacciones (Cagnolo et al. 2011).

### *Objetivos*

En este capítulo se evalúan los efectos de la pérdida y fragmentación del hábitat sobre la estructura de la comunidad de himenópteros antófilos de los niveles tróficos superiores considerando, tamaño, aislamiento y características estructurales de los sitios y el contexto del paisaje en fragmentos de Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba.

Específicamente se intentarán responder las siguientes preguntas:

- 1.- ¿Al disminuir el tamaño y aumentar el aislamiento de un fragmento de bosque, disminuye la diversidad de himenópteros de niveles tróficos superiores? ¿Varía la respuesta según el gremio trófico al que pertenece la presa o el hospedador?
- 2.- ¿Qué escala es más importante para estructurar la comunidad de himenópteros de los niveles tróficos superiores: local de fragmento o de paisaje?

3.- ¿Al disminuir el tamaño y aumentar el aislamiento de un fragmento de bosque, disminuye el daño causado por enemigos naturales (i.e. parasitoidismo y cleptoparasitismo) sobre los himenópteros fundadores de nidos trampa?

4.- ¿Al aumentar la densidad y riqueza de potenciales hospedadores, aumenta la densidad de parasitoides y cleptoparásitos?

### *Hipótesis y predicciones*

1.- Se predice que fragmentos más grandes o zonas continuas de bosque sostendrán mayor diversidad de hospedadores y presas, por lo que estos serán los que alberguen una mayor riqueza y abundancia de predadores y parasitoides, mientras que los fragmentos pequeños presentarán menor número de poblaciones de himenópteros en niveles tróficos superiores, las cuales a su vez serán de menor tamaño. Se espera que los fragmentos aislados, con baja probabilidad de ser colonizados, presenten menos poblaciones y con menor número de individuos que fragmentos conectados.

Las especies en los niveles tróficos superiores se verían más afectados por la pérdida de hábitat que las de niveles tróficos inferiores, ya que sufren tanto efectos directos sobre sus poblaciones, como indirectos por los efectos sobre las poblaciones de sus presas u hospedadores. Se espera entonces, que los HANTS que se alimentan de especies predatoras se vean más afectados por la reducción del tamaño del hábitat que aquellos que se alimentan de especies herbívoras.

2.- Se espera que las características de la matriz que rodea a los fragmentos influya sobre la riqueza y en mayor medida sobre la abundancia de himenópteros de niveles tróficos superiores que puedan aprovechar las presas y hospedadores que están presentes en cultivos, pastizales y bosque con dominancia de especies exóticas. Por otra parte, las condiciones de micrositio podrían también influir en la riqueza y abundancia de HANTS, considerando que sitios con mayores disponibilidades de recursos florales o con mayor proporción de cobertura vegetal podrían atraer mayor diversidad de herbívoros.

3.- Modelos clásicos de interacción hospedador-parasitoide en ambientes fragmentados, predicen que los hospedadores se dispersan mejor que sus parasitoides; lo cual permite a los primeros compensar la mortalidad ocasionada por parasitoides que son localmente eficientes. Como se sugirió en el punto 1, se espera que los parasitoides presenten menor número de especies e

individuos en los fragmentos pequeños y aislados y sus tasas de parasitismo sean menores que en fragmentos grandes de bosque.

4.- Se espera que las tasas de parasitismo aumenten en fragmentos con mayor densidad de hospedadores (i.e. número de nidos trampa fundados o número de celdas de cría) ya que la carga de parasitoides suele correlacionarse positivamente con la abundancia local y está afectada por la distribución regional de sus hospedadores. Además se espera que la mayor riqueza de especies de potenciales hospedadores se relacione con una mayor proporción de celdas de crías dañadas por enemigos naturales.

## **Materiales y Métodos**

Los himenópteros de niveles tróficos superiores se categorizaron en grupos de acuerdo a su gremio trófico, los predadores fueron además clasificados según la naturaleza de su presa: totalidad de avispas predadoras (en adelante: predadoras); avispas predadoras que cazan insectos fitófagos para alimentar sus larvas (predadoras de insectos); avispas predadoras que cazan arañas (predadoras de arañas); parasitoides, cleptoparásitos y la sumatoria de las dos últimas categorías: enemigos naturales que atacan himenópteros antófilos fundadores de nidos trampa. Se analizó la riqueza, abundancia y diversidad de especies en estos grupos aclarando si los datos resultaron de la sumatoria de todos los métodos de muestreo (denominándolos “totales”) o bien aclarando si los datos provienen de una única metodología de muestreo con la correspondiente sigla (CV: conteo visual, NT: nidos trampa, TA: trampas de agua y RED: red de arrastre, descriptas en el capítulo Metodología General bajo el título “Métodos de captura de insectos”).

El material entomológico utilizado para evaluar el impacto de enemigos naturales sobre himenópteros fundadores fue obtenido a través del uso de nidos trampa. Esta metodología permite realizar estudios cuantitativos y estandarizados del sistema integrado por las comunidades de himenópteros que utilizan nidos trampa para fundar sus nidos (abejas y avispas) y el conjunto de enemigos naturales que los atacan (parasitoides y cleptoparásitos). La ventaja del uso de nidos trampa en aspectos relacionados a los enemigos naturales es que permite cuantificar su diversidad, la fuerza de las interacciones hospedador-parasitoide, y también medir los procesos ecológicos relevantes que los enemigos naturales llevan a cabo en estas comunidades: parasitoidismo y cleptoparasitismo (Tscharrntke et al. 1998, Bosch & Vicens 2006, Klein et al. 2006). El parasitoidismo, cleptoparasitismo y el daño total por enemigos naturales se calculó como: nº de celdas de cría dañadas / nº de celdas de cría disponibles. Para describir

cuantitativamente la comunidad regional de enemigos naturales y sus presas del Orden Hymenoptera se diagramaron redes tróficas cuantitativas (Capítulo I).

Se evaluó la relación de las comunidades de himenópteros de niveles tróficos superiores con el tamaño y aislamiento de los fragmentos; variables independientes a escala de fragmento (proporción de suelo descubierto, de plantas herbáceas, arbustos y árboles; intensidad de pastoreo, densidad floral, riqueza de plantas observadas, riqueza de plantas visitadas por antófilos); y de paisaje (proporción de cobertura de la tierra en círculos de 250, 500, 1000 y 5000m de bosque nativo, bosque invadido de exóticas, cultivos, urbanizaciones y pastizal-matorral y diversidad del paisaje, estimada a través del índice de Shannon). Las variables independientes se describen con mayor detalle en la sección Metodología general bajo el subtítulo “Caracterización de los sitios de estudio - variables independientes”.

Los procesos ecológicos estudiados (parasitismo y cleptoparasitismo) se relacionaron con la riqueza de especies de los gremios en cuestión y con la riqueza de las comunidades del nivel trófico inferior, es decir de los himenópteros fundadores de nidos: riqueza de especies, número de individuos, diversidad y gremio al que pertenece la presa / hospedador, y también con variables de fragmentación.

### *Análisis de datos*

Se realizaron regresiones simples para evaluar la capacidad predictiva del área (tamaño en hectáreas) y aislamiento (distancia en metros al bosque más cercano) de los fragmentos de bosque sobre la riqueza, abundancia y diversidad de himenópteros de niveles tróficos superiores, predadores, parasitoides y cleptoparásitos y la riqueza y abundancia de predadores de insectos, predadores de arañas, enemigos naturales, así como sobre el parasitoidismo y cleptoparasitismo.

Se realizaron modelos de regresión múltiple con eliminación hacia atrás para cada una de las variables dependientes estudiadas. Todos los modelos incluyeron las siguientes variables independientes: área, aislamiento, densidad floral y riqueza de plantas observadas. De acuerdo a las hipótesis planteadas para cada grupo particular de abejas, se adicionaron al modelo de regresión múltiple, las variables independientes señaladas en la Tabla 1.

Previo a la inclusión de las variables en los modelos de regresión múltiple se exploró la colinealidad entre las variables independientes de escala local o de paisaje mediante análisis de Correlación de Pearson. Cuando dos o más variables presentaron colinealidad ( $r > 0,80$ ), sólo se

incluyó en el modelo aquella variable independiente que se relacionó más ajustadamente con la variable dependiente en estudio (Philippi et al. 1993). Los coeficientes de correlación de Pearson se muestran en la Tabla 2 del Capítulo II.

Para evaluar la respuesta de los enemigos naturales a la densidad de hospedadores se realizaron regresiones simples entre parasitoidismo y cleptoparasitismo con la densidad de sus hospedadores más frecuentes. Debido a la baja presencia de algunos enemigos naturales, las mismas se realizaron para el parasitoide más frecuente *Melittobia* sp (Eulophidae) y la suma de sus hospedadores y para la suma de los cleptoparásitos, especies de Chrysididae que atacan a las especies de *Trypoxylon* (Crabronidae).

Los datos de riqueza de especies y área, fueron transformados logarítmicamente ( $\log_{10}S$ ) para aproximar a distribución normal (Sokal & Rohlf 1995), además de permitir el cálculo de los valores “z” de la relación especies-área (pendientes de regresión) a los fines de realizar comparaciones entre grupos y con otros trabajos (Rosenzweig 1995). Las proporciones de cobertura a escala local o de paisaje y el daño por parasitismo fueron transformadas angularmente. De ser necesario, y a fin de que los residuos de las regresiones cumplieran los supuestos de normalidad y homoscedasticidad, el número de individuos registrado en cada sitio (abundancia) fue relativizado al total y posteriormente transformado angularmente (Sokal & Rohlf 1995).

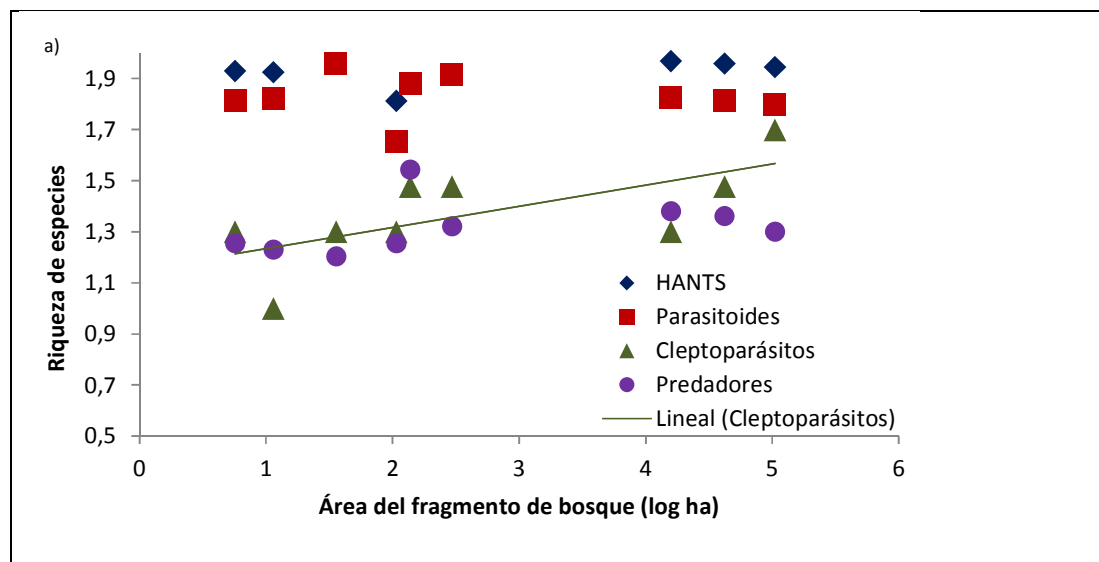
**Tabla III-1.** Variables dependientes e independientes utilizadas en cada modelo de regresión múltiple.

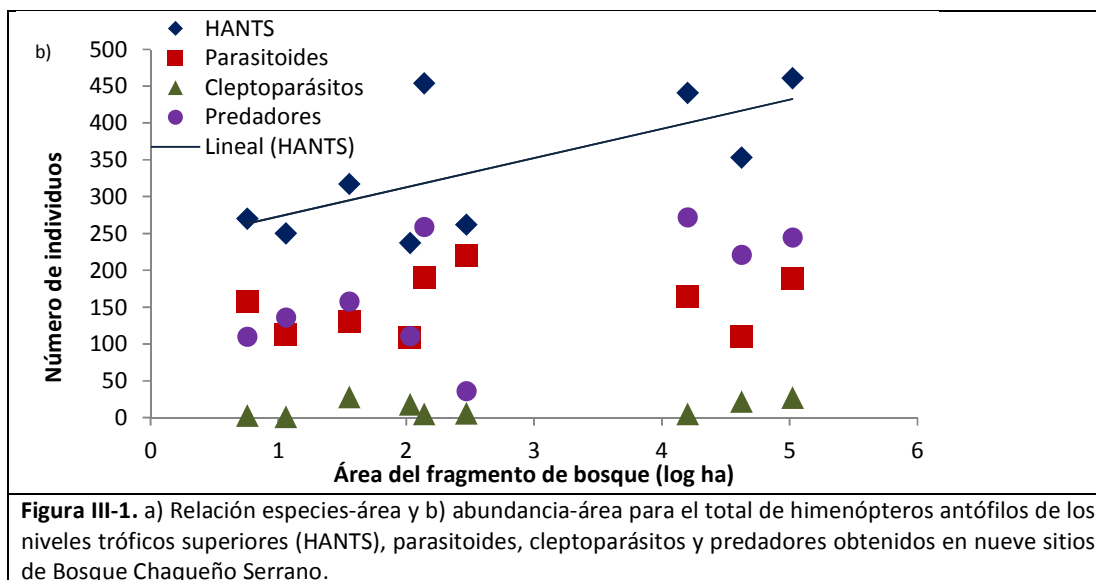
<b>Variable dependiente (riqueza y abundancia)</b>	<b>Variables independientes a escala de paisaje</b>	<b>Variables independientes a escala de sitio</b>
Total de himenópteros de los gremios tróficos superiores	Cobertura de bosque a 250, 500, 1000 y 5000m, diversidad del paisaje a 250, 500, 1000 y 5000m	cobertura de suelo desnudo, hojarasca, arbustos y árboles; presión de ganado
Parasitoides	Cobertura de bosque y diversidad del paisaje a 250 y 500m	Hojarasca, arbustos, árboles
Cleptoparásitos	Cobertura de bosque y diversidad del paisaje a 250, 500 m	árboles, arbustos
Enemigos naturales	Cobertura de bosque y diversidad del paisaje a 250, 500 m	Hojarasca, arbustos, árboles
Predadores total	Cobertura de bosque y diversidad del paisaje a 500, 1000 y 5000m	Hojarasca, arbustos, árboles, ganado, suelo
Predadores sobre arácnidos	Cobertura de bosque, cultivo, pastizal-matorral y diversidad del paisaje a 250 y 500m	Hojarasca, arbustos, árboles, ganado, suelo
Predadores sobre insectos	Cobertura de bosque, cultivo, pastizal-matorral y diversidad del paisaje a 250, 500 y 1000m	Hojarasca, arbustos, árboles, ganado, suelo

## Resultados

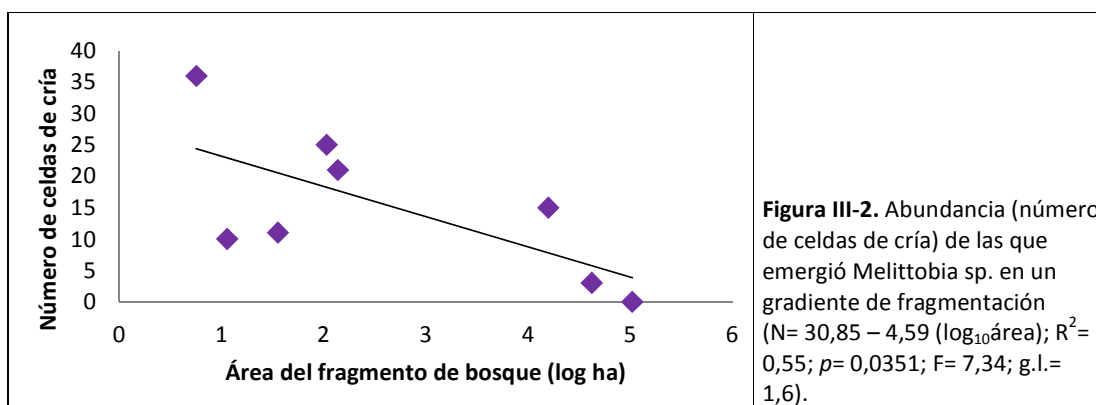
### 1.- Cambios en la riqueza y abundancia de himenópteros de niveles tróficos superiores en relación al tamaño y aislamiento de fragmentos de Bosque Chaqueño

La riqueza total de especies de himenópteros antófilos de los niveles tróficos superiores varió entre 65 y 114 (Figura 1a), y su abundancia entre 237 y 461 individuos, ésta última se relacionó de manera directa con el tamaño de los remanentes de bosque ( $N = 233,268 + 39,646 (\log_{10} \text{área})$ ;  $R^2 = 0,46$ ;  $p = 0,04$ ;  $F = 5,95$ ;  $g.l. = 1,7$ ; Figura 1b). La riqueza total de especies de cleptoparásitos varió entre 1 y 5, relacionándose en forma directa con el tamaño de los fragmentos de bosque ( $\log_{10} S_{\text{Total}} = 1,151 + 0,083 (\log_{10} \text{área})$ ;  $R^2 = 0,46$ ;  $p = 0,05$ ;  $F = 5,89$ ;  $g.l. = 1,7$ ; Figura 1a), mientras que su abundancia varió entre 1 y 28 (Figura 1b). La riqueza total de especies de parasitoides fluctuó entre 45 y 91 y su abundancia entre 108 y 220, ninguna de estas variables se relacionó con el área o el aislamiento. La riqueza total de predadores varió entre 16 y 35 especies y su abundancia entre 36 y 272 individuos, que se relacionó de manera inversa con el aislamiento ( $N = 232,220 - 0,774 (\text{aislamiento})$ ;  $R^2 = 0,56$ ;  $p = 0,02$ ;  $F = 8,88$ ;  $g.l. = 1,7$ ).





Al discriminar por metodología de muestreo, Superfamilia, Familia y Género de parasitoides, se encontraron relaciones significativas con el tamaño y el aislamiento de los fragmentos: inversas para algunos grupos (Tablas 2 y 3; Figura 2) y directa para otros (Tablas 2 y 3).



**Tabla III-2.** Relaciones especie y abundancia-área para grupos taxonómicos de himenópteros parasitoides registrados a través de diferentes metodologías de muestreo en nueve sitios de Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba.

Criterio	Grupo (MdeC)	R <sup>2</sup>	p	Modelo	F(g.l)
<b>Familia</b>					
	Pteromalidae (RED)	0,46	0,0447	Log <sub>10</sub> S= 0,080 + 0,140 (log <sub>10</sub> área);	5,96(1,7)
	Pteromalidae (RED)	0,70	0,0047	N= - 0,090 + 0,170 (log <sub>10</sub> área)	16,57(1,7)
	Chalcididae (RED)	0,41	0,0636	Log <sub>10</sub> S= - 0,070 + 0,050 (log <sub>10</sub> área)	4,85(1,7)
	Chalcididae (RED)	0,63	0,0105	N= - 0,206 + 0,168 (log <sub>10</sub> área);	12(1,7)
<b>Superfamilia</b>					
	Ichneumonoidea (TA)	0,48	0,0585	Log <sub>10</sub> S= 1,080 - 1,080 (log <sub>10</sub> área)	5,1(1,7)

Abreviaturas: M de C= métodos de captura; RED= red de arrastre; TA= trampa de agua. S= riqueza de especies; N= abundancia.

**Tabla III-3.** Relaciones entre el aislamiento y la abundancia y riqueza de especies para familias y superfamilias de himenópteros parasitoides registrados a través de diferentes metodologías de muestreo en nueve sitios de Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba.

Criterio Grupo (MdeC)	R <sup>2</sup>	p	Modelo	F(g.l)
<b>Familia</b>				
Pteromalidae (RED)	0,59	0,0161	Log <sub>10</sub> S= 0,701 - 0,003 (aislamiento);	9,93(1,7)
Pteromalidae (RED)	0,63	0,0104	N= 0,630 - 0,003 (aislamiento)	12,06(1,7)
<b>Superfamilia</b>				
Proctotrupeoidea (RED)	0,47	0,0421	Log <sub>10</sub> S= 0,440 + 0,002 (aislamiento)	6,19(1,7)

Abreviaturas: M de C= métodos de captura; RED= red de arrastre; S= riqueza de especies; N= abundancia.

## 2.- Cambios en la riqueza y abundancia de himenópteros de niveles tróficos superiores en relación al tamaño, aislamiento, condiciones locales y de paisaje en fragmentos de Bosque Chaqueño

Variabes a escala de fragmento y de paisaje explicaron por si solas o en conjunto la riqueza y abundancia de los grupos de himenópteros de los mayores niveles tróficos (Tablas 4 y 5).

**Tabla III-4.** Resultados de análisis de regresión múltiple y coeficientes de correlación parcial para la riqueza y abundancia de himenópteros de los niveles tróficos superiores, parasitoides, cleptoparásitos, predadores totales (PT), predadores de insectos (PI) y de de arañas (PA) en relación a variables de escala local (de fragmento) y de paisaje (matriz) en nueve sitios de Bosque Chaqueño del centro de Córdoba

Grupo	VD	R <sup>2</sup>	p	Modelo	F(g.l)	Coefficientes de correlación parcial
<b>HANTS</b>	S	0,42	0,0557	log <sub>10</sub> S= 1,898 + 0,001 (d floral)	5,25(1,7)	Densidad floral: r= 0,65 <sup>ms</sup>
	N	0,78	0,0016	N= 0,561+ 0,009 (ganado)	24,69(1,7)	Ganado: r= 0,88**
<b>Parasitoides</b>	S	0,61	0,0135	log <sub>10</sub> S= 1,563 + 0,009 (arbustos)	10,75(1,7)	Arbustos: r= 0,78**
	N	---	---	----	---	----
<b>Cleptoparásitos</b>	S	0,52	0,0289	log <sub>10</sub> S= 1,158 + 0,004 (bosque 250m)	7,51(1,7)	Bosque 250m: r= 0,72**
	N	---	---	----	---	----
<b>Predadores</b>	S	0,45	0,0495	log <sub>10</sub> S= 1,124 + 0,003 (RIPLO)	5,62(1,7)	RIPLO: r= 0,67*
<b>total</b>	N	0,85	0,0014	N= 0,601 - 0,002 (aislamiento) + 0,009 (ganado)	23,86(2,6)	Aislamiento: r= -0,47* Ganado: r= 0,57**
<b>Predadores de arácnidos</b>	S	0,74	0,0027	log <sub>10</sub> S= 0,567 + 0,005 (bosque 250m)	20,45(1,7)	Bosque 250m: r= 0,86**
	N	0,78	0,0015	N= -0,123 + 0,019 (bosque 5000m)	25,55(1,7)	Bosque 5000m: r= 0,89**
<b>Predadores de insectos</b>	S	---	---	----	---	----
	N	0,50	0,0329	N= 0,311 + 0,012 (pastizal 250m)	7,03(1,7)	Pastizal 250m: r= 0,71*

ns: p≥0,1; ms: 0,1<p>0,05; \* p≤0,05; \*\* p≤0,01; \*\*\* p≤0,001. Abreviaturas: N= abundancia; S= riqueza de especies; RIPLO: riqueza de plantas observadas.



**Tabla III-5.** Resultados de análisis de regresión múltiple y coeficientes de correlación parcial para la riqueza y abundancia de parasitoides capturados con diferentes métodos de captura y de diferentes Familias y Superfamilias en nueve sitios de Bosque Chaqueño del centro de Córdoba.

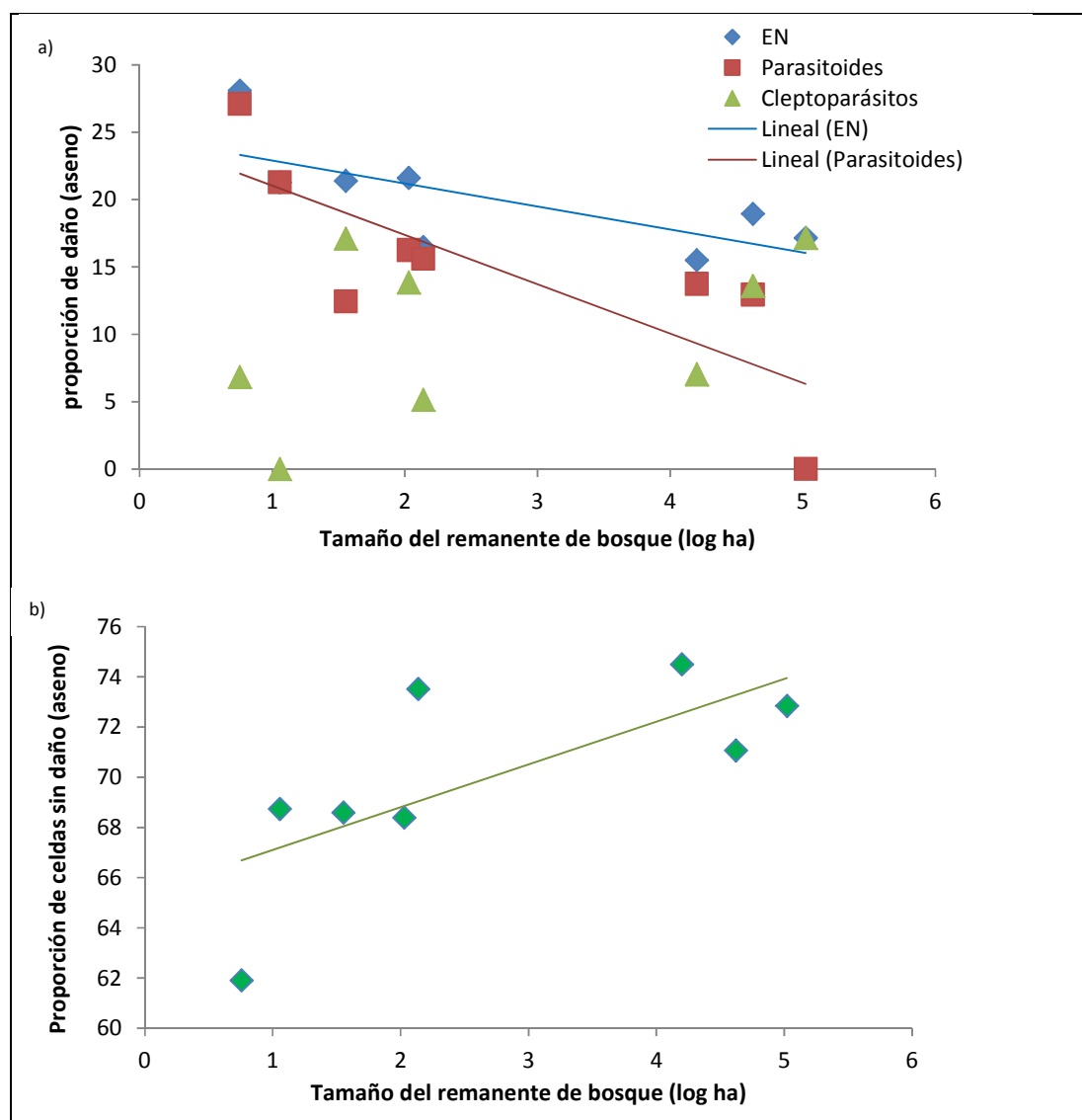
Grupo	VD	R <sup>2</sup>	p	Modelo	F(g.l)	Coefficientes de correlación parcial
<b>Superfamilia</b>						
Ichneumonoidea (TA)	S	0,89	0,0001	$\log_{10}S = 0,612 + 0,013$ (pastizal 250m)	5,25(1,7)	Pastizal 250m: $r = 0,94^{***}$
Proctotrupeoidea (RED)	S	0,62	0,0120	$\log_{10}S = 0,334 + 0,020$ (arbustos)	11,32(1,7)	Arbustos: $r = 0,79^{**}$
<b>Familia</b>						
Pteromalidae (RED)	S	0,59	0,0161	$\log_{10}S = 0,701 - 0,003$ (aislamiento);	9,93(1,7)	Aislamiento: $r = -0,77^*$
	N	0,73	0,0036	$N = 0,016 + 0,012$ (bosque 1000m)	18,46(1,7)	Bosque 1000m: $r = 0,85^{**}$
Chalcididae (RED)	S	0,62	0,0119	$\log_{10}S = -0,061 + 0,004$ (bosque 1000m)	11,38(1,7)	Bosque 1000m: $r = 0,79^{**}$
	N	0,63	0,0105	$N = -0,206 + 0,168$ ( $\log_{10}$ área);	12(1,7)	Área: $r = 0,79^{**}$

ns:  $p \geq 0,1$ ; ms:  $0,1 < p < 0,05$ ; \*  $p \leq 0,05$ ; \*\*  $p \leq 0,01$ ; \*\*\*  $p \leq 0,001$ . Abreviaturas: N= abundancia; S= riqueza de especies; RED= red de arrastre; TA= trampa de agua.

3.- Cambios en el daño ocasionado por enemigos naturales sobre himenópteros fundadores de nidos trampa en relación a la densidad de hospedadores, características del sitio, del paisaje y tamaño y aislamiento de fragmentos de Bosque Chaqueño del centro de Argentina.

El número de celdas de cría de las que emergieron cleptoparásitos por sitio varió entre 0 y 30 y del que emergieron parasitoides de 0 a 44. En conjunto, el número de celdas dañadas por enemigos naturales en los sitios varió de 19 a 47.

Se encontraron relaciones inversas y significativas para la mortalidad causada por enemigos naturales y parasitoides con el área de los fragmentos (Figura 3a) y una relación directa entre la proporción de celdas libres de daño y el tamaño de los fragmentos (Figura 3b).



**Figura III-3.** Proporción de celdas de cría a) con daño causado por enemigos naturales, parasitoides y cleptoparasitos sobre himenópteros fundadores de nidos trampa y b) sin daño en un gradiente de fragmentación.

Modelos de regresión simple:

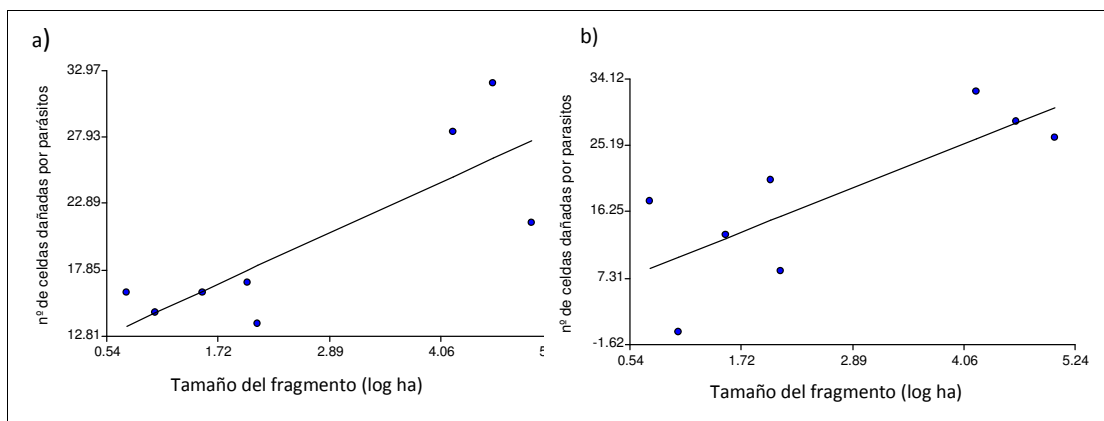
(Celdas atacadas por EN= 24,610 - 1,705 ( $\log_{10}$ área);  $R^2= 0,43$ ;  $p= 0,0466$ ;  $F= 6,24$ ; g.l.= 1,6).

(Celdas parasitadas= 24,697 - 3,659 ( $\log_{10}$ área);  $R^2= 0,62$ ;  $p= 0,0195$ ;  $F= 10,07$ ; g.l.= 1,6).

N= 8 sitios. EN= enemigos naturales (parasitoides + cleptoparasitos).

Por otra parte, el cleptoparasitismo tendió a disminuir con el aumento del aislamiento de los fragmentos (Cleptoparasitismo= 13,935 - 0,062 (aislamiento);  $R^2= 0,45$ ;  $p= 0,0675$ ;  $F= 4,92$ ).

Considerando la presa utilizada por los fundadores de nidos trampa, se registró una mayor mortalidad por enemigos naturales sobre avispas predadoras de arácnidos a medida que aumentó el tamaño del sitio (Figura 4). Siendo esta relación más fuerte para las avispas que aprovisionan en masa con arañas (Apoidea: Crabronidae).



**Figura III-4.** Número de celdas de cría de a) predadores de arácnidos y b) de avispas Crabronidae dañadas por enemigos naturales (parasitoides + cleptoparasitos) en un gradiente de fragmentación.

Modelos de regresión simple:

(Celdas de predadores de arácnidos parasitadas =  $11,130 + 3,290 (\log_{10} \text{área})$ ;  $R^2 = 0,66$ ;  $p = 0,0139$ ;  $F = 11,79$ ; g.l.= 1,6).

(Celdas de Crabronidae atacadas por EN =  $4,860 + 5,050 (\log_{10} \text{área})$ ;  $R^2 = 0,61$ ;  $p = 0,0226$ ;  $F = 9,29$ ; g.l.=1,6).

A escala de sitio, la mortalidad causada por enemigos naturales en conjunto, no se relacionó con la riqueza de especies de enemigos naturales, ni con la disponibilidad de celdas de cría, pero disminuyó a medida que aumentó el número de nidos fundados (Mortalidad por EN =  $0,350 - 0,003$  (n° nidos fundados por sitio);  $R^2 = 0,50$ ;  $p = 0,0499$ ;  $F = 6$ ; g.l.= 1,6). El parasitoidismo disminuyó a medida que aumentó la riqueza de especies de abejas y avispas fundadoras de nidos trampa (Parasitoidismo =  $0,400 - 0,030$  ( $S_{\text{Fundadores}}$ );  $R^2 = 0,53$ ;  $p = 0,042$ ;  $F = 6,63$ ; g.l.=1,6) y a medida que aumentó el número de nidos fundados por sitio (Parasitoidismo =  $0,390 - 0,004$  (n° nidos fundados por sitio);  $R^2 = 0,68$ ;  $p = 0,0122$ ;  $F = 12,54$ ; g.l.= 1,6), además tendió a disminuir con el aumento en el número de celdas de cría disponibles totales (i.e. abundancia de fundadores) (Parasitoidismo =  $0,290 - 0,001$  ( $N_{\text{Celdas de cría}}$ );  $R^2 = 0,48$ ;  $p = 0,0581$ ;  $F = 5,46$ ; g.l.=1,6). No se encontró relación al evaluar por separado el parasitoidismo causado por *Melittobia* sp. y la densidad de sus especies hospedadoras en conjunto.

También a escala de sitio, el cleptoparasitismo resultó independiente de la riqueza de especies de abejas y avispas fundadoras ( $p = 0,447$ ) y del número total de nidos fundados por sitio ( $p = 0,2051$ ), o el número de celdas de cría disponibles ( $p = 0,146$ ). Tampoco se observó relación entre la densidad de avispas *Trypoxylon* spp. (Crabronidae) y el cleptoparasitismo causado por las especies de Chrysididae.

A escala de paisaje, la mortalidad causada por enemigos naturales en general y parasitoides en particular se relacionó de manera directa con la cobertura de cultivos a los 250m (Tabla 6).

**Tabla III-6.** Relaciones entre variables a escala local, de fragmento y de paisaje con la proporción de celdas de cría dañadas por enemigos naturales, parasitoides y cleptoparásitos en ocho fragmentos de Bosque Chaqueño del centro de Argentina.

Mortalidad causada por	R <sup>2</sup>	p	Modelo	F(g.l)	Coef. de corr. parcial
EN	0,72	0,0075	CD <sub>EN</sub> = 16,187 + 0,139 (cultivo 250m)	15,65(1,6)	Cultivo 250m: r= 0,85**
Cleptoparásitos	---	---	---	---	---
Parasitoides	0,61	0,0213	CD <sub>Par</sub> = 8,023 + 0,248 (cultivo 250m)	9,55(1,6)	Cultivo 250m: r= 0,78*

ns: p≥0,1; ms: 0,1<p>0,05; \* p≤0,05; \*\* p≤0,01; \*\*\* p≤0,001. Abreviaturas: EN= enemigos naturales; CD<sub>EN</sub>= proporción de celdas de cría dañadas por enemigos naturales; CD<sub>Par</sub>= proporción de celdas de cría dañadas por parasitoides; S= riqueza de especies; N= abundancia.

## Discusión

De acuerdo a la hipótesis de rango trófico, se observará una mayor sensibilidad a la fragmentación a medida que se asciende en las cadenas tróficas dado que las especies consumidoras experimentan los efectos sobre sus propias poblaciones y las de sus recursos (Kruess & Tscharntke 1994). En concordancia con esta hipótesis, se observó que la riqueza de Cleptoparásitos, la riqueza y abundancia de parasitoides de las familias Pteromalidae y Chalcididae y la abundancia del total de los himenópteros de los niveles tróficos superiores, fueron afectadas negativamente por la reducción del tamaño de los fragmentos. También en concordancia con lo esperado, el daño por enemigos naturales sobre las avispas predadoras de arañas aumentó con el tamaño de los fragmentos, apoyando la idea de un mayor efecto de la reducción de un hábitat sobre especies que utilizan como hospedadores a predadores. Sin embargo, y contrario a lo esperado y registrado en otros estudios, la riqueza de especies de parasitoides de la Superfamilia Ichneumonoidea, la abundancia de *Melittobia* sp, así como la mortalidad causada por enemigos naturales y el parasitoidismo, se relacionaron de manera inversa con el tamaño de los sitios (Kruess & Tscharntke 1994, Zabel & Tscharntke 1998, Elzinga et al. 2005, Cagnolo et al. 2006, Steffan-Dewenter & Schiele 2008).

El incremento del parasitoidismo en sitios más pequeños registrado en este trabajo es opuesto al registrado para minadores de hojas en la misma área de estudio (Valladares et al. 2006) y en otros sistemas fragmentados a través de nidos trampa (Kruess & Tscharntke 1994, Kruess & Tscharntke 2000, Thies et al. 2003) donde el parasitoidismo disminuyó en fragmentos pequeños o aislados. Entre los parasitoides cuyo daño sigue este patrón inverso con el área, se encuentra una especie del género cosmopolita *Melittobia* que parasitó al 48% de las especies fundadoras de nidos trampa. Especies generalistas, como *Melittobia* spp, presentarían menores requerimientos de hábitat que las especialistas debido a su capacidad de utilizar hospedadores

alternativos y, por lo tanto, se espera que sean menos afectadas por la fragmentación del hábitat (Holt et al. 1999, Steffan-Dewenter & Tscharrntke 2000, Matthews et al. 2009).

Una posible explicación para el mayor parasitoidismo en los fragmentos pequeños se relaciona con la capacidad de búsqueda de los parasitoides, que como ya mencionamos, son localmente eficientes (Holt 1997, Hassell 2000b). Aunque los nidos trampa fueron colocados en cada fragmento a una misma distancia unos de otros, es razonable pensar que un parasitoide encuentre más fácilmente un mayor número de trampas en un espacio pequeño que en uno grande. En un fragmento muy grande de bosque el área ocupada por las trampas es pequeña, mientras que las trampas en un fragmento pequeño cubrirían un área mayor, de modo que un parasitoide en el interior de un fragmento pequeño tiene mayores probabilidades de encontrarse con un nido trampa una y otra vez, que el que está en un fragmento grande de bosque.

Por otra parte, se podría pensar que un mayor número de cañas ocupadas, es decir nidos fundados por abejas y avispas, podría haber atraído un mayor número de parasitoides respondiendo de una manera directa a la densidad de los hospedadores (Durrer & Schmid-Hempel 1995, Steffan-Dewenter 2003, Price et al. 2011). Sin embargo, el número total de nidos fundados se relacionó de manera directa, aunque marginal, con el tamaño de los fragmentos ( $R^2=0,49$ ;  $p=0,0524$ ), y el parasitoidismo causado por el total de parasitoides disminuyó a medida que aumentó el número de nidos fundados por sitio y el número de celdas de cría disponibles, sugiriendo una relación denso-dependiente inversa. El parasitoidismo también disminuyó a medida que aumentó el número de especies de abejas y avispas fundadoras. Este patrón, registrado en otros sistemas (Veddeler et al. 2010), podría implicar un aumento en el número de especies no palatables, reduciendo así el parasitoidismo e incrementando la resistencia ante los parasitoides (Hillebrand & Cardinale 2004). Por otro lado, el parasitoidismo causado por *Melittobia* sp. sería independiente de la densidad de sus hospedadores, ya que no respondió a la densidad de sus hospedadores en conjunto.

Tanto el daño por parasitoides como el provocado por enemigos naturales se relacionaron de manera directa con la cobertura de cultivo en el círculo de 250 metros. Este patrón parece sugerir que los enemigos naturales prefieren la cercanía a los cultivos, quizá porque sus hospedadores preferidos se encuentran en ellos. Este resultado también explica el mayor daño de estos enemigos naturales sobre los fundadores de nidos en los fragmentos pequeños ya que al estar rodeados de cultivos podrían ser más fácilmente alcanzados por los enemigos naturales. Estos últimos, una vez en el fragmento, encontrarían con facilidad a sus hospedadores.

El aislamiento, variable que puede afectar negativamente la distribución de los organismos, tuvo un efecto negativo y significativo sobre la abundancia de predadores, resultado que es consistente con lo registrado en latitudes templadas (Holzschuh et al. 2009, Schüepp et al. 2011) y tropicales (Tylianakis et al. 2005, Klein et al. 2006) y sobre el cleptoparasitismo. Estos resultados podrían estar señalando un proceso de retracción de las poblaciones de predadores y cleptoparásitos, con la consecuente extinción local de sus especies. Los himenópteros de niveles tróficos superiores son organismos muy móviles con diferente capacidad de dispersión relacionada con su tamaño corporal, que varían desde apenas dos milímetros en microhimenópteros de a más de dos centímetros en avispas Aculeata. Se esperaba que estas diferencias se tradujeran en respuestas negativas más marcadas para la riqueza de parasitoides y menos acentuadas para las especies que presentan una mayor capacidad de dispersión (Roland & Taylor 1997, Doak 2000, van Nouhuys & Hanski 2002a, Elzinga et al. 2007).

Tal como se esperaba la cobertura de bosque nativo alrededor de los fragmentos de bosque incrementó la riqueza y abundancia de algunos grupos de himenópteros. En el círculo de 250 metros explicó de manera directa la riqueza de avispas que cazan arañas y de cleptoparásitos, a los 1000 metros la riqueza de Chalcididae y la abundancia de Pteromalidae, y a los 5000 metros la abundancia de avispas predatoras que cazan arañas. El bosque nativo con mayor número de estratos vegetales se asociaría a un aumento en el número de especies de herbívoros que sostiene, y estos a su vez podrían sostener una mayor diversidad de presas, hospedadores y predadores como las arañas, incrementando así la riqueza y abundancia de sus predadores y enemigos naturales (May 1978, Strong et al. 1984). Se especulaba que la posible existencia de presas, como larvas de lepidópteros, en los cultivos aledaños, podría motivar la presencia de predadores de insectos en ese tipo de matriz. Sin embargo, la abundancia de avispas predatoras de insectos y la riqueza de parasitoides Icheumonoidea fue incrementada por la cobertura de pastizal-matorral a los 250 metros. Este ambiente estructuralmente menos complejo que el bosque nativo, podría aumentar la capacidad de caza de algunos predadores a través de la facilitación del encuentro con las presas, que es más probable que en un ambiente más complejo (Brose et al. 2005, Laliberté & Tylianakis 2010). Estos patrones soportan la idea que las dinámicas poblacionales y comunitarias responderían a procesos operando a escalas mayores que de fragmento de bosque (Weins 1994, Di Giulio et al. 2001, Krauss et al. 2003)

Además de la búsqueda de presas para sus larvas, los himenópteros de niveles tróficos superiores adultos visitan asiduamente las flores en busca de su propio alimento (ver anexo III y red de interacción P-A del Capítulo I). Como se esperaba, la densidad floral se relacionó de

manera directa con la riqueza de himenópteros de los niveles tróficos superiores y la riqueza de plantas observadas explicó la riqueza total de predadores. Otras variables de escala local importantes fueron la presencia de ganado, que explicó de manera directa la abundancia de HANTS y de avispa predatoras, la cobertura de arbustos que explicó de manera directa la riqueza de parasitoides en general y de la superfamilia Proctotrupoidea. La presencia de ganado puede utilizarse como un indicador de disturbio y se relaciona con la disponibilidad de suelo descubierto y con una mayor heterogeneidad a nivel local. En este sentido, Morato y Campos (2000) encontraron una mayor presencia de avispa en ambientes con disturbio que sin él. Una mayor cobertura del estrato arbustivo podría ser capaz de sostener una mayor diversidad de hospedadores, incrementando así la presencia de parasitoides (May 1978, Strong et al. 1984).

Los nidos trampa constituyen una herramienta ampliamente utilizada para relevar las interacciones hospedador-enemigos naturales (Buschini 2006, Tylianakis et al. 2006a). Estudios realizados con esta metodología mostraron que el parasitoidismo y la densidad de los hospedadores pueden establecer relaciones denso-independientes (Klein et al. 2006), denso dependientes directas (Tylianakis et al. 2006b, Steffan-Dewenter & Schiele 2008) y denso dependientes inversas (Tylianakis et al. 2006b, Veddeler et al. 2010, Ebeling et al. 2012 y en este trabajo). Revisiones realizadas en el tema indican que la frecuencia de casos donde se registró densodependencia fue similar a la cantidad de estudios que detectaron densoindependencia (Lessells 1985, Stiling 1987, Walde & Murdoch 1988). Los resultados obtenidos aquí sugieren que el rol que cumple la matriz en estos procesos es fundamental. La relación directa entre la cobertura de cultivos y el daño ocasionado por enemigos naturales en conjunto y parasitoides por separado sugieren que el contexto en el que ocurren estas interacciones es más que relevante. Por lo tanto, sería sumamente interesante conocer la fauna de herbívoros que atacan los cultivos aledaños y sus parasitoides a fin de conocer la ocurrencia de enemigos naturales en esos ambientes que utilicen los nidos trampa. Los parasitoides del género *Melittobia* presentan una amplia distribución y como ya hemos mencionado son generalistas, por lo que si se encontraran en los cultivos podrían penetrar en los fragmentos de pequeño tamaño y encontrar fácilmente los nidos de himenópteros que son muy susceptibles a sus ataques.





## **CAPÍTULO IV - Comparación de efectividad de métodos de muestro para la estimación de riqueza de especies y detección de la estructura de comunidades de himenópteros antófilos**

### **Introducción**

Pocos grupos de insectos son tan importantes económica, biológica y estéticamente para el ser humano como los himenópteros (Gauld & Bolton 1988). El Orden Hymenoptera es un componente vital de todos los ecosistemas terrestres y posee más especies benéficas que cualquier otro grupo de insectos. Actúan como prestadores de servicios ecosistémicos de fundamental importancia para los sistemas naturales y humanos, como la polinización de las plantas con flores y el control biológico de especies perjudiciales; además de proveer productos como mieles y ceras (La Salle & Gauld 1993a, Kremen et al. 2004).

En varias regiones templadas, el Orden Hymenoptera parece ser el más rico en cuanto a número de especies, y a pesar de su aparente éxito, es un grupo frágil cuando se enfrenta a la degradación ambiental que está ocurriendo en la actualidad (La Salle & Gauld 1993b, a). Debido a su sensibilidad a las condiciones ambientales y a la abundancia crónicamente baja de algunas de sus poblaciones, representan un grupo atractivo en los estudios de biodiversidad (Tscharrntke et al. 1998, Cane 2001, Goverde et al. 2002, Steffan-Dewenter 2002).

Al igual que en otros insectos holometábolos, las larvas y adultos de Hymenoptera poseen requerimientos nutricionales y capacidades de desplazamiento completamente diferentes (Dunning et al. 1992, Westrich 1996, Cane 2001, Cane & Tepedino 2001, Jules & Shahani 2003). Esta particularidad del ciclo de vida requiere de programas especiales de muestreo cuando el objetivo del estudio es evaluar, con la mayor precisión posible, la diversidad de himenópteros en una localidad. La variabilidad temporal y espacial también es una característica importante de las poblaciones de himenópteros, por lo tanto, la descripción exacta de la estructura de la comunidad requiere un muestreo intenso durante varias temporadas y años (Cane 2001, Cane & Tepedino 2001, Petanidou et al. 2008, Patiny et al. 2009).

Muchas son las metodologías que se utilizan para evaluar la diversidad de himenópteros (Southwood 1984, Kearns & Inouye 1993, Sutherland 1996, García 2003, Dafni et al. 2005, Fernández & Sharkey 2006), entre ellas los censos (transectas de faja o parcelas de observación) que son muy utilizados para el registro de polinizadores e interacciones polinizador-planta

(Banaszak 1980, Steffan-Dewenter et al. 2002, Cane et al. 2006, Westphal et al. 2006). Los barridos con malla entomológica o red de arrastre son muy utilizados para la caracterización de comunidades en general (Janzen 1973) y para la captura de microhimenópteros en particular (Noyes 1989). Entre los métodos pasivos encontramos las trampas de agua, que según color y altura, atraen diferentes grupos de organismos (Masner 1976, Aizen & Feinsinger 1994b, Cane et al. 2000, Westphal et al. 2008); las de intercepción, utilizadas para la caracterización de comunidades de Hymenoptera (Masner & Goulet 1981); los nidos trampa, especialmente empleados para la detección de abejas y avispas que nidifican en orificios preexistentes y sus enemigos naturales (Frankie et al. 1998, Steffan-Dewenter 2003, Tylianakis et al. 2005, Buschini 2006) y las trampas Malaise, ampliamente empleadas para caracterizar comunidades de Insecta (Matthews & Matthews 1983 en Darling & Packer (1988)). Cada uno de estos métodos posee particularidades a favor y en contra en términos de las fuentes de error, esfuerzo y recursos necesarios para su utilización (Patenaude 2007, Petanidou et al. 2008).

### *Objetivo general*

Comparar diferentes métodos de captura (trampas de agua, red de arrastre, nidos trampa, conteo visual y búsqueda de nidos) en la estimación de la riqueza de especies y estructura de las comunidades de Hymenoptera que visitan flores, teniendo especialmente en cuenta la eficiencia de cada uno de los métodos para registrar los diferentes grupos funcionales en ambientes fragmentados.

## **Materiales y Métodos**

Las características del área de estudio y de los sitios de muestreo, así como los criterios utilizados para la selección de los mismos fueron detalladas en la sección Metodología general.

### *Metodologías de muestreo*

Se emplearon cuatro métodos de muestreo sencillos y ampliamente utilizados para la captura de himenópteros que visitan flores: red de arrastre (RED), conteo visual de himenópteros sobre flores abiertas (CV), nidos trampa (NT) y trampas amarillas (TA). Además, se evaluó la eficiencia de la búsqueda de nidos como una metodología para la estimación de riqueza y abundancia de himenópteros.

**Tabla IV-1.** Metodologías de muestreo de himenópteros y esfuerzos de muestreo según cada metodología y para cada sitio y temporada

Año	Temporada	Conteo visual parcelas por sitio	Red de arrastre nº de transectas	Trampas de agua nº de platos	Nidos trampa nº trampas	Búsqueda de nidos nº de transectas
2004	Primavera				15	
	Primavera-Verano		2	5		2
2005	Verano-Otoño	30	5	5		2
	Primavera				20	
	Primavera-Verano	30	5	5		5
2006	Verano-Otoño	30	5	5		5
	Primavera				20	
	Primavera-Verano	60	5	5		5
2007	Verano-Otoño	60	5	5		5
	Primavera-Verano	60				
	Total	270	27	30	55	27
	Tiempo efectivo por unidad de muestreo (minutos)	10	60	300		30
	Tiempo total por sitio (horas)	45	27	150		13,5
	Tiempo total para los 9 sitios (horas)	405	236	1.350		121,5

La descripción de cada metodología y del procesamiento del material entomológico se ofreció en la sección metodología general.

#### *Categorización de las especies*

Con el fin de definir la estructura de las comunidades obtenidas a través de cada método de muestreo, se clasificaron las especies en grupos de acuerdo con las siguientes características taxonómicas y ecológicas:

- **Taxonomía.** Las especies se agruparon en cuatro Superfamilias muy importantes de Hymenoptera, en términos de las funciones ecosistémicas desempeñadas: Apoidea, Vespoidea, Chalcidoidea e Ichneumonoidea (Fernández & Sharkey 2006).
- **Tamaño del cuerpo.** Según el tamaño corporal, las especie se clasificaron en grandes (> 1,5 cm), medianas (entre 0.8 y 1.4 cm) y pequeñas (<0.7cm).
- **Presencia en los sitios de muestreo.** Las especies fueron clasificadas en frecuentes (se encuentran en siete o más sitios de muestreo) y poco frecuentes (presentes en uno o dos sitios).
- **Organización social.** Se seleccionaron dos grupos: solitarias y eusociales.
- **Grupo funcional.** Cuatro gremios tróficos principales fueron considerados: polinizadores, parasitoides, cleptoparásitos y predadores.

Aun cuando los grupos definidos por la taxonomía y los gremios tróficos son parcialmente equivalentes, ambos fueron considerados en los análisis ya que aportan información relevante y diferente.

### *Análisis de los datos*

A través de análisis clásicos en ecología de comunidades, se caracterizaron y evaluaron las diferencias de los ensambles de Hymenoptera obtenidos por los diferentes métodos de muestreo. Los datos obtenidos por cada método de muestreo fueron sumados para algunos análisis y separados por sitio de muestreo para otros. Para evaluar las similitudes entre las comunidades observadas se calcularon índices de Sorensen.

Se realizaron curvas de rango-abundancia de las especies en las comunidades obtenidas con cada tipo de muestreo, en las que el número de individuos obtenidos para cada especie se relaciona con su rango de abundancia, desde la más a la menos abundante (Magurran 1988).

La riqueza de especies de cada comunidad se estimó con el estimador Jackknife de tipo I, con el fin de conocer que tan completo es el inventario generado con cada método.

Siguiendo a Westphal et al. (2008) se calculó el porcentaje de especies obtenidas como el número de especies captado por un método de muestreo/total de especies obtenidas por todas las metodologías x 100. También se calculó el promedio del porcentaje de especies obtenidas por sitio como: el promedio del número de especies captado por un método en cada sitio/total de especies obtenidas por todas las metodologías por sitio.

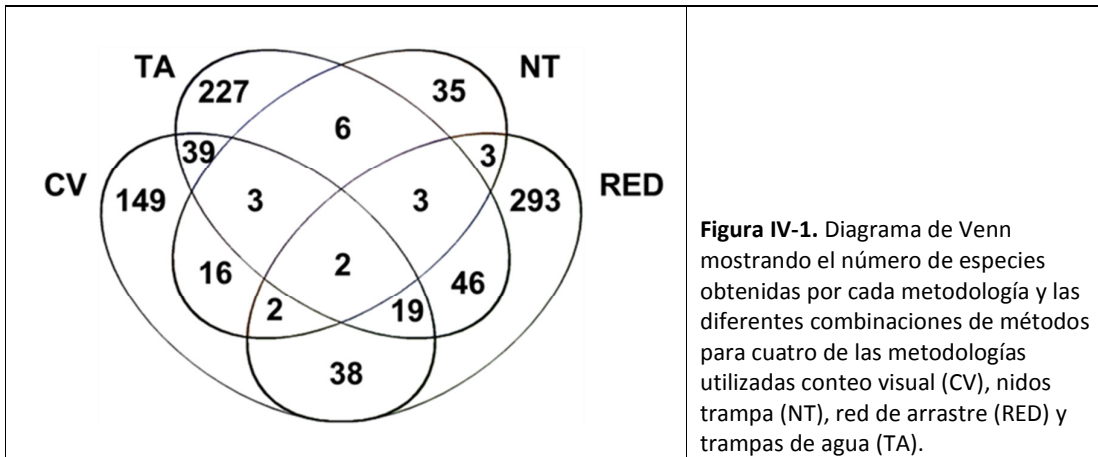
Mediante el uso de ANOVA con bloques, con el método de muestreo como el factor principal y el sitio de la muestra como el factor de bloque, se comparó el número de individuos, la riqueza de especies y la diversidad (índices de Shannon) obtenidos por cada método de muestreo en los diferentes sitios analizados. Uno de los sitios no se consideró para este análisis debido a la falta de datos en uno de los métodos de muestreo (NT). Los supuestos de normalidad y homocedasticidad fueron cumplidos para todas las variables.

Se realizaron dos análisis de componentes principales, uno basado en el número de individuos y otro en la riqueza de las distintas categorías de especies (descriptas anteriormente) con el fin de identificar que grupos de himenópteros caracterizan las capturas obtenidas mediante las distintas metodologías de muestreo.

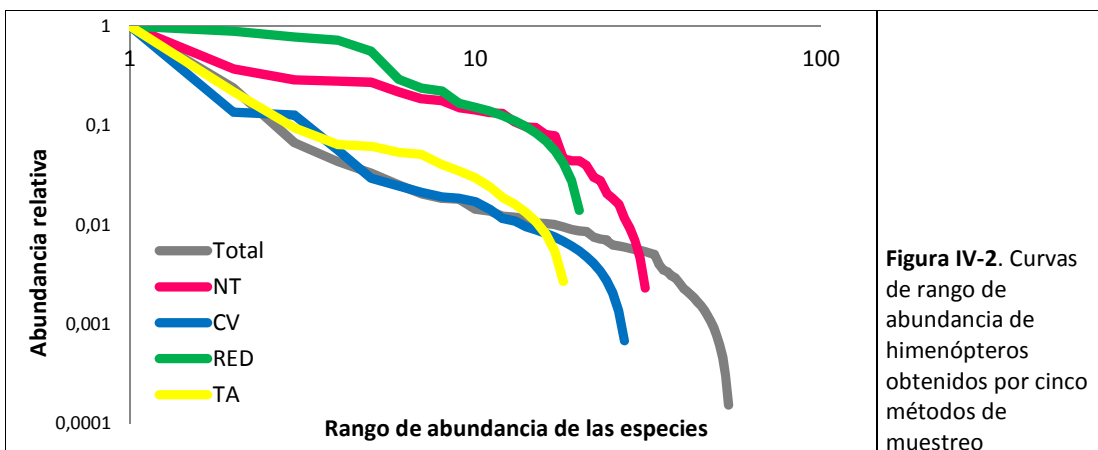
## Resultados

Se capturaron 7.806 ejemplares de himenópteros que representa un total de 586 morfoespecies en 40 familias y 113 géneros.

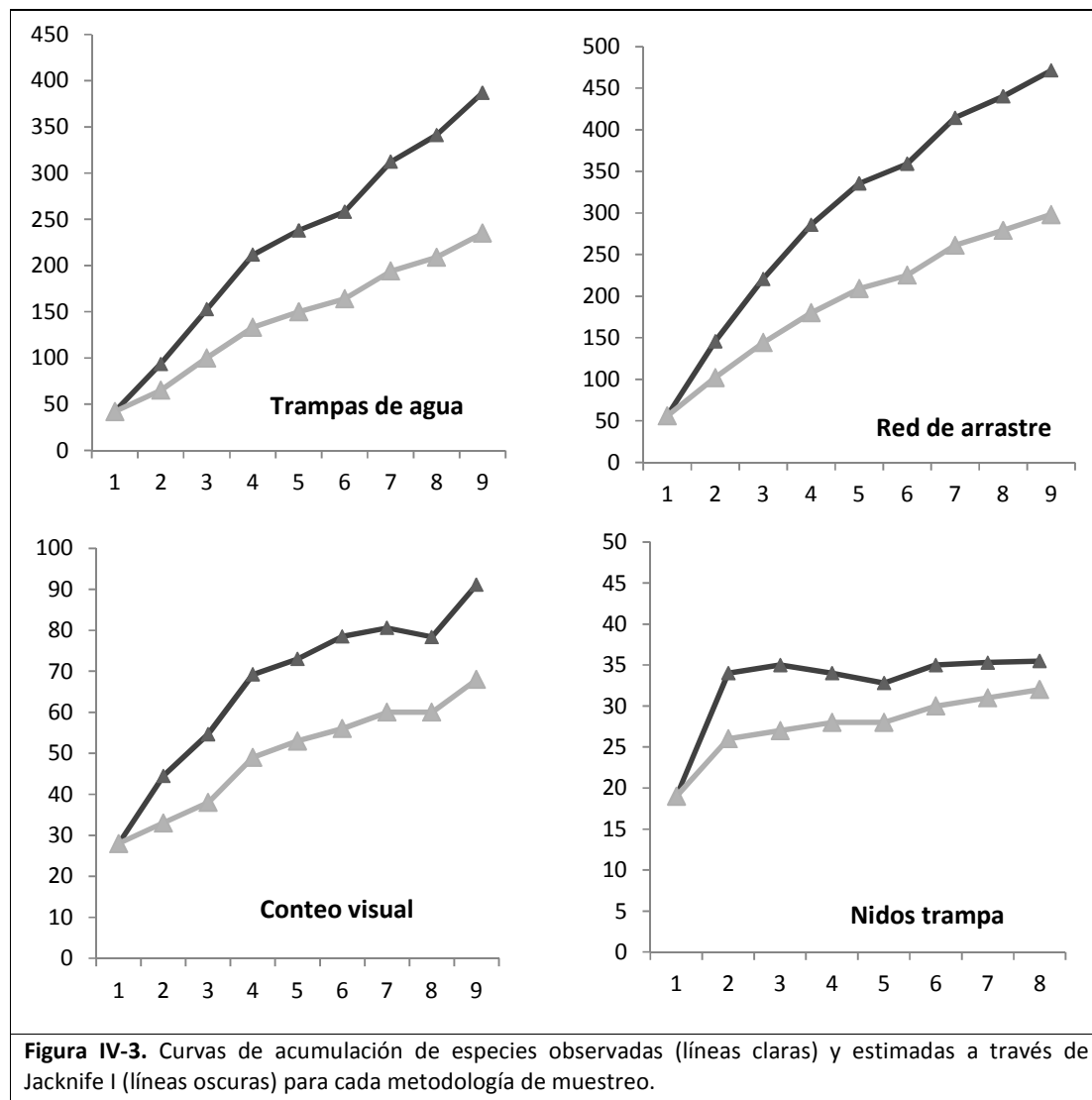
Con el nivel de esfuerzo de muestreo realizado en este estudio (Tabla 1), la red de arrastre fue el método que capturó el mayor número de especies (50% del número total de especies), seguido por las trampas de agua (39%), conteo visual (25%) y nidos trampa (6%), mientras que la metodología búsqueda de nidos aportó solo el 2% de las especies registradas (Figura 1).



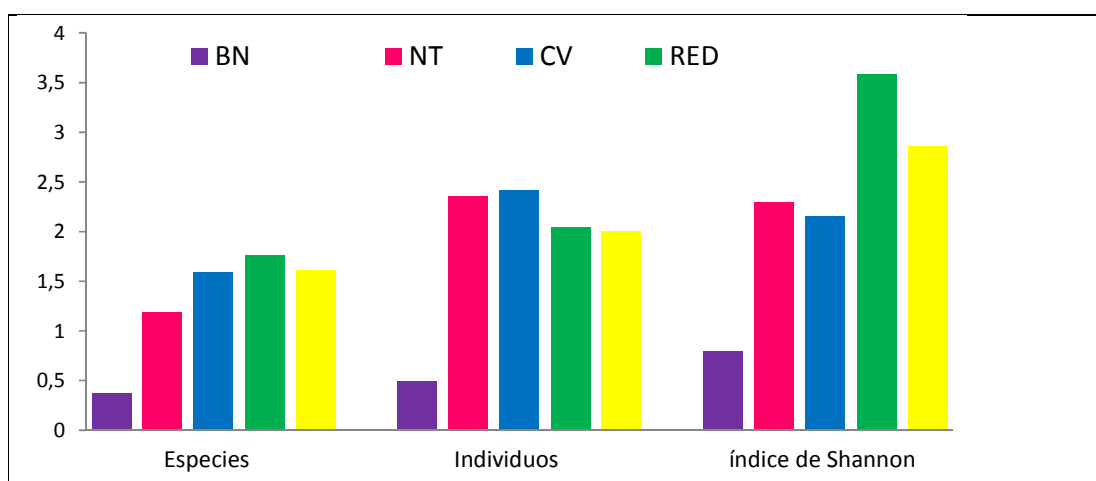
Los porcentajes de especies vagabundas o “singletones” (i. e. especies representadas por un único individuo), variaron entre el 9 y el 66%, siendo en general valores altos para las distintas metodologías utilizadas. Independientemente del número de individuos obtenidos por cada método de captura, el patrón de las curvas de rango de abundancia difirió entre métodos (Figura 2).



Las curvas de acumulación de especies en los sitios de muestreo y el correspondiente estimador Jackknife I difirieron para cada método utilizado (Figura 3). Las estimaciones de la riqueza de especies fueron entre un 10 y 40% mayores que las registradas con cada método. La estimación alcanzada con la metodología de los nidos trampa resultó ser la más ajustada. Las curvas de acumulación representan las estimaciones del número medio de especies que pueden esperarse para cada nivel de esfuerzo de muestreo. La curva obtenida con los datos provenientes de nidos trampa fue la única que alcanzó una asíntota (Figura 3). La curva obtenida con los datos de conteo visual se aproximó mucho a la meseta, mientras que el número de taxones obtenidos a través de las trampas de agua y la red de arrastre siguió aumentando con el esfuerzo de muestreo (Figura 3).



Al analizar mediante ANOVA las variables obtenidas por cada uno de los métodos de muestreo (riqueza de especies, número de individuos e índices de diversidad de Shannon) tomando a los sitios de muestreo como posible fuente de variación (factor en bloque), se encontró que la metodología de muestreo empleada tuvo un efecto significativo para todas las variables, sin efecto de sitio (Figura 4). La riqueza y el índice de diversidad de Shannon, fueron mayores cuando se utilizaron la red de arrastre o las trampas de agua. A través del uso de nidos trampa y conteo visual se obtuvo un mayor número de individuos. La falta de significancia del bloque (sitio donde fue obtenida la muestra) en todos los análisis, resalta el efecto del método de muestreo empleado en las variables estudiadas.



**Figura IV-4.** Valores de riqueza (observada y corregida por rarefacción), número de individuos e índices de diversidad de Shannon obtenidos con cada metodología de muestreo (n= 9 muestras, n= 8 para NT). Todas las variables estadísticamente diferentes según el ANOVA en bloques.

Composición de especies. Los métodos de muestreo fueron altamente complementarios entre sí: el 83% de las especies fueron obtenidos por un único método (especies exclusivas), el 12 por ciento por dos métodos, y cuatro por ciento de las especies fueron capturadas a través de tres técnicas diferentes de muestreo. Solamente una especie fue capturada por las cinco metodologías y dos, por las cuatro más eficientes (Figura1).

Los índices de Sorensen para las comunidades completas obtenidas con cada metodología presentaron valores menores al 21% para cada par de combinaciones, destacando la gran diferencia entre ellas. El valor más alto de similitud se observó entre las comunidades obtenidas por las trampas de agua y conteo visual, mientras que el más bajo se presentó entre los ensambles obtenidos por nidos trampa y red de arrastre (Tabla 2).

**Tabla IV-2.** Índices de similitud de Sorensen entre pares de metodologías

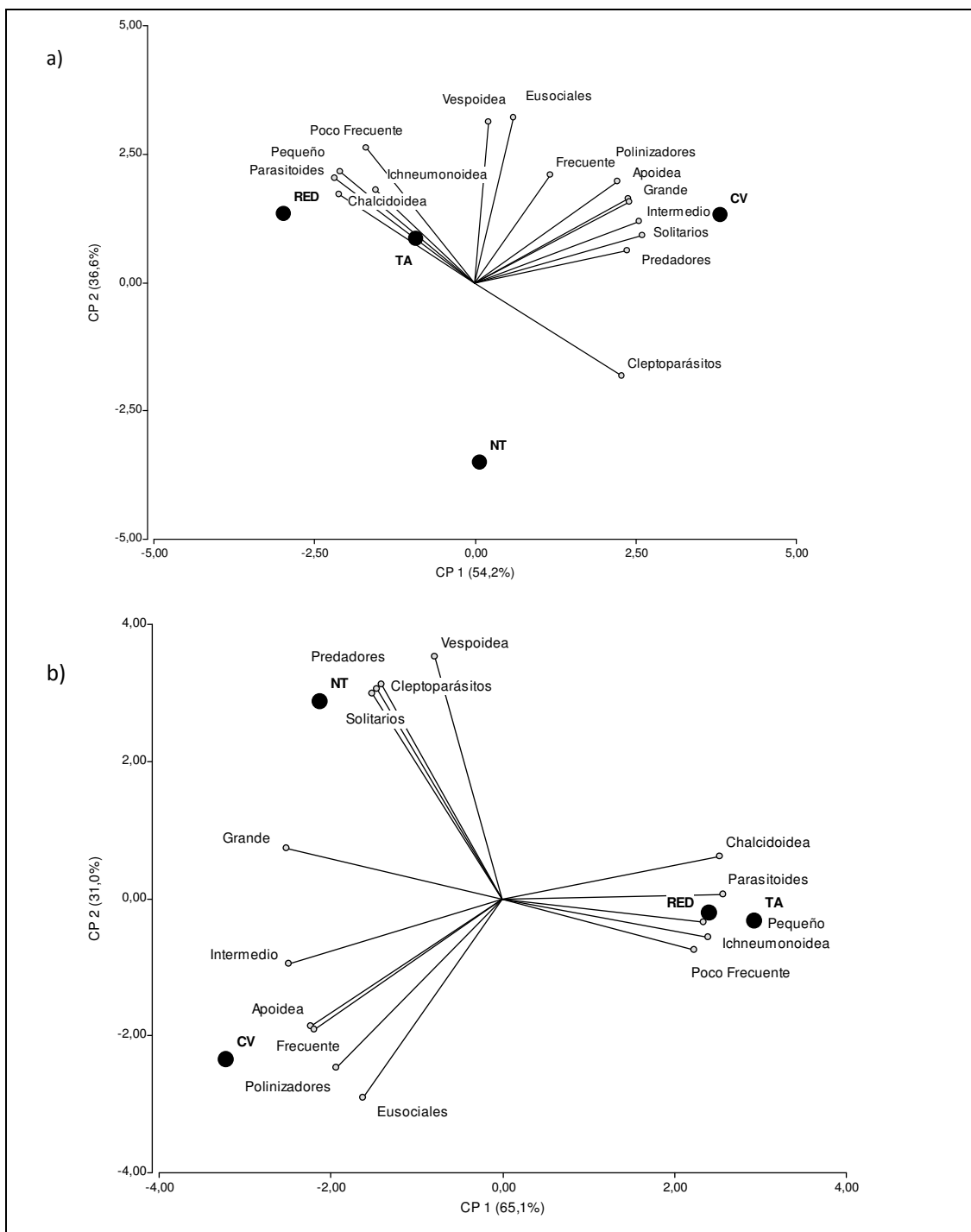
	<b>Conteo visual</b>	<b>Trampa de agua</b>	<b>Red de arrastre</b>	<b>Nido trampa</b>	<b>Búsqueda de nidos</b>
Conteo visual	1,00				
Trampa de agua	0,21	1,00			
Red de arrastre	0,17	0,18	1,00		
Nido trampa	0,17	0,05	0,02	1,00	
Búsqueda de nidos	0,09	0,03	0,03	0,04	1,00

Cuando las comunidades obtenidas en cada sitio por los diferentes métodos fueron analizadas por separado, el promedio más alto de similitud se observó para las comunidades obtenidas a través de nidos trampa y los valores más bajos para las resultantes de trampas amarillas.

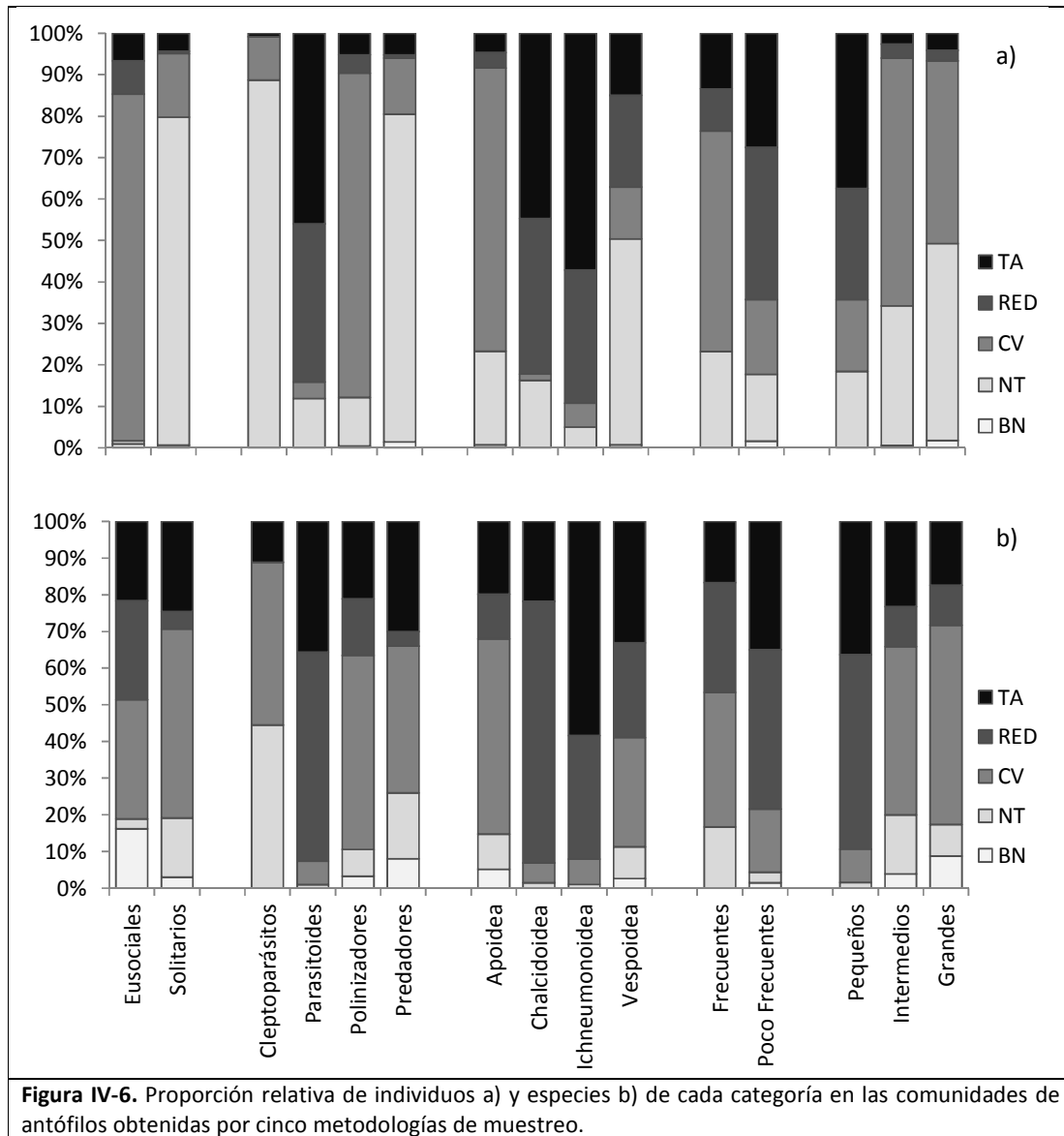
Se observó una variación notable en la composición cualitativa y cuantitativa de los diferentes grupos de especies en las comunidades de himenópteros obtenidas a través de los cuatro métodos de muestreo más eficientes (Figuras 5 a y b, y 6 a y b). Los dos primeros ejes de ordenación de los análisis de componentes principales realizados (para riqueza de especies y número de individuos), explicaron porcentajes muy altos (90,8% y 96,1% respectivamente) de la variación en los datos. Las comunidades (Figura 5 b) obtenidas a través de trampas de agua y red de arrastre estuvieron representadas principalmente por individuos de las categorías: Chalcidoidea, Ichneumonoidea, parasitoides, pequeñas y poco frecuentes. En el otro extremo del espacio de ordenación, la comunidad obtenida por conteo visual se define por las categorías, Apoidea, polinizadores, frecuentes, tamaño intermedio y eusociales. Los nidos trampa estuvieron fuertemente relacionados con el gremio de los predadores, cleptoparásitos y solitarios.

La ordenación basada en riqueza de especies de los diferentes grupos (Figura 5 a) también mostró que el conteo visual y la red de arrastre producen las comunidades más disimiles. Las comunidades obtenidas mediante red de arrastre y trampas de agua fueron definidas por los mismos grupos que las caracterizaron en el análisis de los individuos. La predominancia de especies en los grupos Apoidea, polinizadores, solitarios, grandes, intermedios y predadores definió a la comunidad registrada por conteo visual mientras que la resultante de nidos trampa mostró la mayor riqueza específica del grupo de los cleptoparásitos.





**Figura IV-5.** Análisis de componentes principales basado en a) riqueza de especies y b) número de individuos de las categorías estudiadas en las comunidades obtenidas por los cuatro métodos de muestreo más eficientes (NT, CV, RED y TA).



**Figura IV-6.** Proporción relativa de individuos a) y especies b) de cada categoría en las comunidades de antófilos obtenidas por cinco metodologías de muestreo.

## Discusión

En el marco de la crisis de diversidad y por ende de servicios ecosistémicos que enfrenta nuestro planeta, es que se planteó como uno de los objetivos de esta Tesis evaluar la eficacia de diferentes métodos para captar la riqueza y abundancia de himenópteros visitantes florales. De esta manera, se pretende aportar información útil para poder decidir cuál metodología de captura es la más eficaz de acuerdo al objetivo que haya sido planteado.

Según la definición más simple de complementariedad o de "distinción biológica" dada por Colwell y Coddington (1994), el resultado más evidente obtenido aquí es que los métodos estudiados son muy complementarios en cuanto a las especies que registran, todos ellos

contribuyen, en muy alto grado, para obtener una mejor imagen de la comunidad de Hymenoptera de un sitio dado. Esto queda en evidencia al observar el elevado número de especies exclusivas obtenidas por cada uno de los diferentes métodos y el bajo número de especies alcanzado por la combinación de dos o tres de ellos. Sólo dos especies fueron registradas por la combinación de los cuatro métodos de muestreo más eficientes y sólo una por las cinco metodologías empleadas.

El uso de la red de arrastre sobre la vegetación con flores abiertas resultó la forma más eficaz de registrar himenópteros antófilos, la mitad de las especies registradas en la región de estudio se capturaron con ésta metodología. Con la red de arrastre se obtuvo un número 25% mayor de especies que a través de la observación directa de plantas en flor (conteo visual), muy probablemente debido a que los golpes de red permiten la captura de las especies más pequeñas, difíciles de registrar por conteo visual. Entre las ventajas del uso de red de arrastre se destacan su bajo costo, un esfuerzo de muestreo moderado y se requiere de un mínimo entrenamiento para lograr el óptimo manejo de la red.

Las trampas de agua contribuyeron con casi el 40% de la lista de especies, aun cuando el tiempo de exposición fue bajo, apenas veinticinco horas por sitio (cinco horas por temporada por sitio). Este es un método pasivo, de muy fácil manejo y resulta muy eficaz para capturar Hymenoptera (Aizen & Feinsinger 1994b). El color de las trampas tienen un efecto sobre el número de individuos colectados, siendo las amarillas (como las aquí utilizadas), en términos generales, las más eficientes (Kirk 1984, Leong & Thorp 1995, Stephen & Rao 2005).

Las trampas de agua constituyen un método útil para la obtención de datos tanto cualitativos como cuantitativos y como ocurre con otros métodos pasivos, no requieren la manipulación por expertos y por lo tanto se minimizan los sesgos individuales, tópico de suma importancia en proyectos a gran escala tanto espacial como temporal (Dicks et al. 2002, Dafni et al. 2005). Por otra parte, son muy apropiadas para aumentar el tamaño de las muestras, sobre todo en estaciones en las que las plantas no están en flor (Roulston et al. 2007). Otro aspecto ventajoso de las trampas de agua radica en que capturan gran número de especies pequeñas, que son difíciles de registrar con otras metodologías (e.g. Westphal et al. 2008 y este trabajo); son además bastante económicas, seguras, fáciles de manipular y reutilizables. Entre sus desventajas podemos resaltar que no aportan información sobre interacciones planta-antófilo, capturan un elevado número de individuos de otros órdenes, y además requieren un considerable trabajo de laboratorio para la separación y acondicionamiento del material.

La combinación de trampas de agua y red de arrastre resultó la más eficaz para evaluar la riqueza de especies de himenópteros en la región de estudio, registrando el 89% del total de especies. La complementariedad de estas técnicas ya ha sido observada previamente en otras zonas geográficas (Roulston et al. 2007, Wilson et al. 2008).

El conteo visual fue la metodología que captó la mayor proporción de polinizadores, siendo los himenópteros de tamaños intermedios y grandes los mejor representados. La observación directa de plantas en flor es ideal para el registro de las interacciones planta-polinizador (Cane 2001, Cane & Tepedino 2001), ampliamente utilizadas en estudios de ecología de polinización (e.g. Galetto et al. 2007) o redes de interacción planta-polinizador (Memmott 1999, Kaiser-Bunbury et al. 2009, Vázquez et al. 2009, Chacoff et al. 2012). Entre sus desventajas se puede resaltar la necesidad de expertos en la manipulación de sistemas de captura o en la determinación a campo de los ejemplares, lo que es prácticamente imposible cuando existe alta diversidad genérica y específica. Además, es muy común que pasen desapercibidas las especies de tamaño pequeño al igual que en las metodologías de transectas de faja (Sutherland 1996, Cane et al. 2000).

En un estudio realizado por Vázquez y colaboradores (2008) las comunidades de abejas y avispas obtenidas por trampas de agua (azules, blancas y amarillas) y conteo visual compartieron el 46% de las especies registradas, en este trabajo se observa que sólo el 5% de las especies obtenidas por CV y TA se comparten, pero al considerar únicamente las especies de abejas y avispas, el porcentaje de especies compartidas aumenta al 24%. Estas diferencias se deban probablemente al mayor tiempo de exposición de las trampas en el trabajo antes mencionado y al uso de azul y blanco, además del amarillo.

Con la metodología de nidos trampa se obtuvieron valores bajos de riqueza de especies (máximo 15 especies por sitio) lo cual es esperable, ya que esta metodología está específicamente dirigida a detectar especies de abejas y avispas que utilizan orificios preexistentes para nidificar (Tscharrntke et al. 1998, Dafni et al. 2005) y a sus enemigos naturales. Sin embargo, este método fue capaz de detectar 16 especies que no fueron registradas por ningún otro método.

Una de las ventajas más interesantes de esta metodología es su capacidad para detectar interacciones parasitode-huesped y cleptoparásito-huesped, planta-polinizador (al recuperar y determinar específicamente el polen recolectado por las abejas) y predador-presa (al recuperar

las presas capturadas por las avispas). También son utilizados como fuentes de información para estudios en la biología de la nidificación (Tscharrntke et al. 1998, Potts et al. 2005, Tormos et al. 2005, Buschini 2006, Loyola & Martins 2006, Morato & Martins 2006, Tylianakis et al. 2006a, Tylianakis et al. 2006b, Asís et al. 2007, Musicante & Salvo 2010, Dorado et al. 2011 y esta Tesis Capítulo III). La comunidad que se obtiene mediante el uso de nidos trampa es pequeña, fácil de manejar y ha sido demostrado que es sensible a los cambios ambientales (Tscharrntke et al. 1998), por lo que es valiosa en estudios ecológicos que tienen como objetivo detectar cambios en el ambiente. En cuanto a número de individuos, los nidos trampa capturaron el 31% del total, sin embargo, hay que señalar que la estimación del número de individuos con este método se basa en el número de celdas de cría que construyó la hembra fundadora del nido, por lo tanto podría ser sobrestimado ya que la mortalidad de las crías durante el invierno no se considera (Westphal et al. 2008).

En proyectos de investigación que incluyen preguntas sobre fenología de las especies, es aconsejable reponer constantemente las cañas (o bloques de madera) una vez que la abeja o avispa ha completado su nido. En cuanto al tiempo de exposición, en este estudio, se siguió la metodología propuesta por Tscharrntke et al. (1998) que consiste en exponer los nidos trampa antes de comenzar la primavera y retirarlos a finales de la primavera del año siguiente. Es importante advertir que mediante esta última metodología, la primera generación de especies bivoltinas emerge en el campo, quedando como evidencia de su existencia los restos del material de construcción del nido.

Al igual que las trampas de agua y otros métodos pasivos, los nidos trampa no tienen sesgos que puedan atribuirse al colector y no necesitan mantenimiento una vez que se han colocado en el campo (Westrich 1996, Tscharrntke et al. 1998). Entre sus desventajas cabe mencionar, el tiempo requerido para su construcción y posterior acondicionamiento en el laboratorio.

La búsqueda de nidos resultó la metodología más costosa en términos de esfuerzo de muestreo (13,5 horas por sitio) y fue la que aportó la menor proporción de especies exclusivas (2%). Puede resultar interesante como forma de evaluar la gama de recursos que ofrece un sitio para la nidificación de los himenópteros y su potencial contribución para la conservación de algunas especies, pero no es recomendable como metodología de muestreo sistemático.

Independientemente del sitio de muestreo, las trampas de agua y red de arrastre detectaron un mayor número de especies que el conteo visual, los nidos trampa y la búsqueda de nidos; una tendencia equivalente se observó para la riqueza corregida por rarefacción, lo que indica que la misma es independiente del tamaño de las muestras. Las comunidades obtenidas por trampas de agua y red de arrastre resultaron ser más diversas que las obtenidas por conteo visual y nidos trampa, que presentaron los mayores números de individuos.

Como era de esperar, las especies raras fueron más difíciles de capturar que las comunes. La distribución de los individuos en especies fue muy diferente en las comunidades obtenidas por cada método, esto quedó evidenciado a través de las curvas de rango de abundancia. Las dos especies más abundantes capturadas con red de arrastre contribuyeron con sólo el 13% del total de individuos capturados, mientras que en el otro extremo, el 63% de los individuos obtenidos a través de conteo visual pertenecieron a las dos especies más abundantes.

Las curvas de acumulación de especies se recomiendan para evaluar la eficacia de un método de muestreo y para comparar la riqueza de especies entre comunidades, ya que el número de especies observadas se incrementa con el esfuerzo de muestreo (Gotelli & Colwell 2001, Buddle et al. 2005). Los valores de riqueza de especies obtenidos por tres de los métodos fueron en promedio 34% más bajos que los estimados con Jacknife I, mientras que el obtenido por nidos trampa resultó mucho más próximo al estimado (10% menor que el estimado por Jacknife I). Este resultado concuerda con la naturaleza restringida de la comunidad de himenópteros obtenida a través de los nidos trampa. Incluso a tamaños de muestra muy bajos, este método de muestreo ofrece una estimación muy precisa de la riqueza de especies que anidan en cavidades preexistentes de un sitio y, según algunos autores, también aporta una buena estimación de la diversidad de abejas en general (Tscharntke et al. 1998, Westphal et al. 2008).

Las curvas de acumulación con datos obtenidos de trampas de agua, red de arrastre y conteo visual no alcanzaron una asíntota. En un trabajo reciente en el que se compara la eficiencia de cinco métodos de muestreo para detectar abejas en diferentes ambientes y zonas geográficas, se encontró que las trampas de agua capturan el mayor porcentaje de abejas (71 - 94%), y es de destacar que en las curvas de rarefacción para esta metodología tampoco alcanzaron una asíntota (Westphal et al. 2008). En cambio, los datos que obtienen a través de parcelas de observación (método muy similar al conteo visual) y nidos trampa producen curvas que alcanzan una asíntota con un esfuerzo de muestreo comparativamente menor (Westphal et

al. 2008). En el presente trabajo, las metodologías utilizadas en forma individual no alcanzan a revelar más del 50% de las especies registradas en total (todos los sitios, todos los métodos de muestreo). El valor medio de los porcentajes de especies de la región alcanzados aquí con la metodología de trampas de agua fue menor al mencionado por Westphal et al. (2008) para abejas (30%). Muchos son los factores que pueden estar generando estas diferencias: en este estudio se trabaja con otros grupos de Hymenoptera además de los Apiformes, las trampas de agua utilizadas difieren; trampas blancas, azules y amarillas pintadas con pintura con brillo UV y elevadas sobre el nivel del suelo en el primero versus trampas sólo de color amarillo y colocadas a nivel del suelo en el presente; así como un mayor número de trampas y mantenidas en el lugar por más tiempo en el primero. Es evidente que con una mayor exposición se hubiesen obtenido mayor cantidad de especies y posiblemente un menor número de "singletons". Es muy importante seleccionar los colores y alturas a las que se van a colocar las trampas según los grupos que se intentan coleccionar.

Debido a que la polinización es uno de los servicios ecosistémicos que está sufriendo una severa crisis a nivel global (Jennersten 1988, Kearns et al. 1998, Cunningham 2000, Donaldson et al. 2002, Committee on the Status of Pollinators in North America 2007), se ha abierto un extenso debate sobre los métodos más eficientes para estimar la diversidad de abejas en una región. Los resultados de este trabajo sugieren que la metodología del conteo visual es la más apropiada para este grupo, sin embargo, esta metodología se ve muy influenciada por la experiencia y pericia del observador, por lo que se recomienda un diseño apropiado para disminuir esta fuente de error. Westphal et al. (2008) encuentran que el uso de trampas de agua con las características antes descritas, serían las mejores para registrar abejas.

Existen varios estudios que comparan la eficacia de métodos de muestreo para capturar abejas (e.g., Westphal et al. 2008) pero pocos estudios han comparado los diferentes métodos de muestreo para todos los Hymenoptera visitantes florales para poder analizar sus efectos en la estimación de la abundancia relativa y estructura de la comunidad (e.g. Garcia 2003). El presente estudio pone en evidencia el hecho de que las estimaciones de la abundancia y composición de especies de himenópteros que visitan flores pueden variar mucho con la metodología de muestreo, y que el elegir la más adecuada dependerá del grupo de especies de interés y también de las preguntas planteadas.





## **CONSIDERACIONES FINALES**

En esta Tesis se investigó la relación entre la fragmentación del Bosque Chaqueño Serrano en Córdoba y la estructura de las comunidades de Hymenoptera de diferentes gremios y niveles tróficos. Conocer la diversidad funcional de los organismos en una comunidad ayuda a comprender el rol que éstos cumplen así como las consecuencias que su extinción local o total causarían en los ecosistemas (Díaz & Cabido 2001, Naeem & Wright 2003). Particularmente los adultos de Hymenoptera presentan una gran diversidad de adaptaciones morfológicas (e. g. en sus piezas bucales, en sus patas, en la presencia y tipo de escopa, en sus ovipositores, entre otras), que les permite desplegar diferentes estrategias de alimentación, nidificación y oviposición, y ocupar gran variedad de nichos tróficos (Root 1973, Begon et al. 2006).

A fin de abarcar la mayor diversidad de especies de himenópteros que fuese posible, así como conocer los recursos florales de los que se alimentan, las presas que capturan, los sitios que utilizan para nidificar y sus enemigos naturales en fragmentos de Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba, se utilizaron cinco metodologías de muestreo que resultaron ser complementarias entre sí y que permitieron registrar un alto número de especies. El gremio de los parasitoides fue el más rico en especies y estuvo representado por especies de las dos series de Hymenoptera (Aculeata y Parasitica), mientras que el de polinizadores presentó el mayor número de individuos y de los cleptoparásitos fue el más pobremente representado. En total, se obtuvieron 7.806 himenópteros pertenecientes a 586 morfoespecies en 40 familias y 113 géneros de Hymenoptera que visitan flores. Para la región Neotropical, que incluye México, el Caribe, Mesoamérica y Sudamérica, con Chile y Argentina incluidas (según Fernández & Sharkey (2006)), se cuenta con la descripción y registro de 76 familias. Por lo que en este trabajo se ha logrado captar el 52% de las familias descriptas para la región. La utilización de diversos métodos de muestreo permitió ampliar el número de especies y familias registradas y además aportó información relevante para distinguir los gremios tróficos a los que pertenecieron las especies, logrando un volumen de información novedosa sobre diversos aspectos de este importante grupo de insectos en áreas naturales del Centro de Argentina.

El conteo visual, observación directa sobre plantas en flor, aportó un 25% de las especies registradas y fue el más eficiente para captar la riqueza y abundancia de abejas (Apoidea: Apiformes), de especies de tamaños corporales grandes, medianas y con organización eusocial. Además, permitió el registro de 116 especies de plantas y de 513 interacciones planta-antófilo. Los nidos trampa, posibilitaron el registro y construcción de las redes de interacción de

parasitoidismo (19 interacciones) y cleptoparasitismo (9 interacciones), además de permitir la determinación del recurso utilizado como alimento para las larvas. La mayor parte de los nidos obtenidos pertenecieron a predadores (aprovisionados en masa con varias arañas (27%), con una única araña (20%), con larvas de Lepidoptera (20%) y con Tettigoniidae (Orthoptera) (12%), mientras que el restante fue fundado por abejas, y aprovisionados con polen y néctar (21%). Esta metodología de muestreo, aportó el registro del 6% de las especies de la comunidad, especies principalmente solitarias, predatoras y cleptoparásitas. Las metodologías de red de arrastre y trampas de agua registraron en conjunto al 89% de las especies totales y fueron especialmente útiles para captar las especies de tamaño corporal pequeño y pertenecientes a la Serie Parasítica. La quinta metodología de muestreo, la búsqueda de nidos, permitió identificar algunas especies nidificando en los sitios, pero no aportó especies nuevas al inventario total.

Al analizar las relaciones especies-área, y en concordancia con la hipótesis de “rango trófico” (Holt et al. 1999), se observó que el gremio de cleptoparásitos es más vulnerable que el de polinizadores a la pérdida de bosque. Al analizar los resultados para las familias taxonómicas, se observó que los parasitoides de la familia Pteromalidae, fueron los más vulnerables seguidos por las abejas de la familia Megachilidae y parasitoides de la familia Chalcididae. También en concordancia con lo esperado, el daño por enemigos naturales sobre las avispa predatoras de arañas aumentó con el tamaño de los fragmentos, apoyando la idea de un mayor efecto de la reducción de un hábitat sobre especies que utilizan como hospedadores a predadores. Sin embargo, también se registraron patrones contrarios a los esperados, el gremio de predadores no se relacionó con el tamaño de los fragmentos de bosque y la riqueza de especies de parasitoides de la Superfamilia Ichneumonoidea aumentó a medida que disminuyó el tamaño de los sitios. La misma tendencia, no esperada a la luz de la evidencia disponible en la literatura, fue la observada para el parasitoidismo: mayor parasitoidismo en los fragmentos pequeños. Una posible explicación se relaciona con la capacidad de búsqueda de los parasitoides, que son localmente eficientes (Holt 1997, Hassell 2000b). Aunque los nidos trampa fueron colocados en cada fragmento a una misma distancia unos de otros, es razonable pensar que un parasitoide encuentre más fácilmente un mayor número de trampas en un espacio pequeño que en uno grande. El análisis a escala de paisaje aporta nuevas evidencias que permiten una mejor interpretación de estos resultados. El parasitoidismo y la mortalidad generada por enemigos naturales se relacionaron de manera directa con la cobertura de cultivo en el círculo de 250 metros. Este patrón indicaría que los enemigos naturales estarían presentes en estos ambientes. Los fragmentos pequeños, al estar rodeados de cultivos, podrían ser más fácilmente alcanzados

por los enemigos naturales. Estos últimos, una vez en el fragmento, encontrarían con facilidad a sus hospedadores.

En coincidencia con lo esperado y enunciado por la “teoría de biogeografía de islas”, la riqueza de especies de abejas de la Familia Megachilidae, de aquellas que nidifican en orificios preexistentes y las que lo hacen en madrigueras abandonadas, las abejas comunes y de rareza intermedia, y la riqueza de especies de parasitoides de la familia Pteromalidae, fueron afectadas negativamente por el aumento en el aislamiento. Por otra parte, el efecto negativo esperado sobre la riqueza de especies de tamaño corporal pequeño, con menor capacidad de vuelo, no fue registrada en este sistema (Roland & Taylor 1997, Doak 2000, van Nouhuys & Hanski 2002a, b, Elzinga et al. 2007). Sin embargo, se registró una disminución de la densidad poblacional de numerosos grupos: predadores, abejas de la familia Megachilidae, abejas solitarias, abejas que nidifican en orificios preexistentes, abejas de rareza intermedia y frecuencia media y las abejas de tamaño corporal pequeño. Cabe preguntarse si esta disminución en el número de individuos con el aumento del aislamiento esté anticipando la extinción local de especies.

Las variables a escala local fueron importantes para explicar la riqueza y abundancia de numeroso grupos. Como era de esperar, las variables indicadoras de disponibilidad de alimento, como la riqueza de plantas en flor y la densidad floral incidieron sobre la riqueza de abejas y de predadores. En concordancia con la hipótesis que predice que en un área determinada la mayor disponibilidad de alimentos (en este caso mayor densidad floral) permitirá una mayor diversidad de consumidores (Srivastava & Lawton 1998), se encontró que la densidad floral explicó la riqueza total de himenópteros de los niveles tróficos superiores (HANTS); mientras que la riqueza de plantas frecuentemente visitadas explicó la riqueza de abejas oligolécticas, solitarias, que nidifican en orificios preexistentes y las abejas poco frecuentes. Además, el incremento de la riqueza de plantas frecuentemente visitadas por himenópteros se relacionó de manera directa con la abundancia de abejas raras, poco frecuentes y de tamaño mediano cuando se excluyó del análisis a *Apis mellifera*. La disponibilidad de recursos florales es esencial para la supervivencia de los himenópteros ya que son la principal fuente de alimentos para los estados adultos y la más importante para los estados inmaduros de los Apoideos Apiformes, cuya principal fuente de proteínas se encuentra en el polen.

Como se esperaba, la disponibilidad de suelo descubierto fue una variable importante para predecir la abundancia de abejas que nidifican en el suelo. Una variable muy relacionada a la proporción de suelo descubierto, el impacto provocado por el ganado, explicó la abundancia de

abejas de la familia Anthophoridae, de HANTS y de predadores. Contrariamente a lo esperado, la mayor cobertura de plantas arbustivas y de árboles no favoreció la presencia de abejas que nidifican en orificios preexistentes, pero, un incremento en la cobertura del sustrato arbustivo aumentó la riqueza de parasitoides en general y de la superfamilia Proctotrupoidea. Por otra parte, un incremento en la cobertura arbórea afectó negativamente la abundancia de abejas de la familia Apidae y especialmente de *Apis mellifera*. Es posible pensar que esta cobertura afecta la capacidad de desplazamiento de estos grupos y su posibilidad de detectar plantas en flor.

Las herramientas que permiten la manipulación de imágenes satelitales y la cuantificación de la transformación de un paisaje a diferentes escalas fueron útiles para evaluar la escala a la cual los himenópteros perciben el espacio, detectando cuáles ambientes actúan en detrimento y cuáles a favor de la riqueza y abundancia de los gremios. Como era de esperar según la capacidad de vuelo y desplazamiento de los himenópteros, estos respondieron a escalas mayores que las de fragmento. La cobertura de bosque nativo que rodea a los fragmentos fue particularmente importante para explicar la riqueza de himenópteros de todos los niveles tróficos estudiados. A los 250 m explicó la riqueza de cleptoparásitos y predadores de arañas, mientras que los polinizadores y sus diferentes subgrupos respondieron a la cobertura de bosque a los 500 m, los parasitoides de la familia Chalcididae respondieron a esta cobertura a los 1000 m. La cobertura de cultivos a los 250 m provocó efectos positivos sobre el daño causado por enemigos naturales en general y sobre el parasitoidismo en particular. Este tipo de respuesta es esperable para especies generalistas que pueden aprovechar los recursos presentes en la matriz e introducirse en los fragmentos. Una relación similar se esperaba también para predadores de insectos, pero no fue así. Pese a que potencialmente la cobertura urbana puede proveer de sustratos de nidificación para las especies que nidifican en orificios preexistentes, no se observó una relación entre esta cobertura y la riqueza o abundancia de dichos himenópteros. Los ambientes dominados por pastizales con matorrales observados alrededor de los fragmentos, presentaron una relación directa con la abundancia de abejas que nidifican en madrigueras abandonadas, probablemente debido a que estos ambientes presentan mayores números de organismos que construyen madrigueras. La cobertura de bosque con dominancia de especies exóticas, aumentó la abundancia de abejas de la familia Megachilidae a los 500 m, y la de abejas que nidifican en madrigueras abandonadas a los 5000 m.

Los procesos de sojización y urbanización no cesan en Córdoba, el Bosque Chaqueño del centro del país continúa reduciendo su superficie a una tasa de 2.8% anual, superior al promedio global de 0.4% (Gavier & Bucher 2004). Ante este panorama poco alentador y considerando que la

población humana sigue en aumento, así como sus necesidades, surge el interrogante de si será posible mantener una comunidad de himenópteros rica en gremios y diversos grupos. En base a los resultados obtenidos en esta Tesis, se proponen como estrategias y acciones de conservación: i) mantener los pequeños remanentes y parches de vegetación nativa que aún se observan. Los fragmentos de media o una hectárea de bosque retuvieron una riqueza total de especies similar a la que presentaron bosques continuos (relación especies-área estadísticamente no significativa); ii) generar corredores o lugares de paso para los himenópteros. Se propone incorporar cercos vivos entre los cultivos o para delimitar propiedades, idealmente con especies floríferas nativas adaptadas a las condiciones climáticas y mantener las especies nativas en las banquinas y a lo largo de los alambrados y como ornamento en las viviendas; iii) convertir los grandes monocultivos en paisajes agrarios altamente diversos. La floración de los cultivos diversificados pueden proveer de grandes cantidades de alimento; iv) mantener niveles moderados de herbivoría, de manera de preservar zonas de bosque abiertas, como sendas y pequeñas abras. Otras acciones directas podrían incluir la provisión de sitios y materiales necesarios para la nidificación de abejas y avispas en las zonas urbanizadas, plazas y parques.

El tamaño, conectividad, calidad de los hábitats naturales y la matriz en la que están inmersos deben ser mejorados para prevenir futuras extinciones y extinciones demoradas (deudas de extinción) (Margules & Pressey 2000, Lindenmayer et al. 2008, Hahs et al. 2009). Un paisaje en mosaico con agroecosistemas próximos a fragmentos de hábitat naturales (heterogeneidad a escala de paisaje), así como el aumento de la heterogeneidad a escala de micrositio, son trascendentales para el mantenimiento de la biodiversidad de Hymenoptera (Huston 1999, Ricketts 2001, Ricketts et al. 2001, Perfecto & Vandermeer 2002, Steffan-Dewenter 2002, Steffan-Dewenter et al. 2002, Tschardt et al. 2002c, Tschardt et al. 2002b). En conjunto estas medidas, podrían proteger e incrementar la fauna de Hymenoptera y los múltiples servicios agro-ecosistémicos brindados por estos insectos (La Salle & Gauld 1993b, Tschardt et al. 2005, Klein et al. 2006).

*Finalmente, se mencionan a continuación algunos interrogantes que surgen a partir de esta Tesis y que han dado lugar a estudios ya realizados o en realización.*

- ¿Utilizan los himenópteros que nidifican en los fragmentos de bosque estudiados la matriz de cultivos que los rodea para alimentarse? Observaciones de flores de soja abiertas a tres distancias del bosque, y experimentos de clausura y exposición a los polinizadores confirmaron que algunos himenópteros generalistas, incluidas especies nativas, realizan visitas a las flores de soja, que la

frecuencia de visitas disminuye con la distancia al bosque y que la soja incrementa significativamente su éxito reproductivo cuando intervienen los visitantes florales (Monasterolo 2012).

-¿Cómo varía la presencia de himenópteros de los diferentes gremios según las condiciones microambientales de remanentes de bosque? Como se ha expuesto en este trabajo, la disponibilidad de suelo desnudo resulta ser un factor que incrementa la presencia de algunos grupos de himenópteros, mientras que una mayor cobertura arbórea resultó en detrimento de otros. En la actualidad se han comenzado estudios tendientes a analizar los cambios en la fauna de himenópteros en ubicaciones del bosque que presentan condiciones microambientales contrastantes (radiación solar, temperatura del suelo y del aire, intensidad y frecuencia de viento, humedad relativa).

- ¿Cómo varía la comunidad de himenópteros voladores con el cambio del uso de suelo? Las actividades humanas generan un paisaje en mosaico cuya incidencia en la composición de las comunidades de himenópteros y los efectos que tienen esos cambios en los servicios ecosistémicos derivados resulta muy interesante de evaluar. Actualmente se están analizando datos obtenidos en el norte de la Provincia de Córdoba y en la Provincia de la Rioja a fin de dar respuesta a esta pregunta.

- ¿Cómo varían los atributos de las redes de interacciones detectadas en este trabajo con la fragmentación del hábitat? Sin ser parte de los objetivos planteados para esta Tesis, los datos obtenidos permitirán la construcción las redes de interacción planta-antófilo, predador-presa, enemigo natural-hospedador de cada uno de los sitios estudiados, y responder así este interrogante.

- ¿Qué estructuras presentan los nidos fundados por los himenópteros que usan nidos trampa? ¿Cuáles son sus presas o aprovisionamientos preferidos? Otra importante línea de investigación que se inició con este trabajo, es el estudio de la biología de la nidificación de los himenópteros que utilizan nidos trampa (Musicante & Salvo 2010). También en relación a la biología de la nidificación, resultaría de gran interés explorar las posibles variaciones en la proporción de sexos de la progenie de himenópteros fundadores, y otras variables que puedan incidir en el éxito reproductivo de las especies, dependiendo del tamaño de los fragmentos de bosque.

Aunque falta mucho por estudiar para comprender más acabadamente los mecanismos que se esconden detrás de los patrones observados, se demuestran aquí profundos efectos de las

transformaciones que el hombre impone a los ambientes naturales sobre las comunidades de himenópteros en términos de riqueza de especies y número de individuos. Las modificaciones en el Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba y sus efectos en las comunidades estudiadas, aportan evidencias sobre estas dramáticas modificaciones y su potencial efecto en los servicios ecosistémicos que prestan los himenópteros. En este contexto, el presente trabajo aporta herramientas valiosas para investigadores científicos y todas aquellas personas que tienen injerencia para desarrollar programas de manejo y tomar decisiones relacionadas a la conservación de ambientes.





## BIBLIOGRAFÍA

- Aizen, M. A., L. Ashworth, & L. Galetto. 2002. Reproductive success in fragmented habitats: Do compatibility systems and pollination specialisation matter? *Journal of Vegetation Science* **13**:885-892.
- Aizen, M. A. & P. Feinsinger. 1994a. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* **75**:330-351.
- Aizen, M. A. & P. Feinsinger. 1994b. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and the feral honey bees in argentine "Chaco Serrano". *Ecological Applications* **4**:378-392.
- Aizen, M. A., L. A. Garibaldi, & M. Dondo. 2009. Expansión de la soja y diversidad de la agricultura argentina. *Ecología Austral* **19**:45-54.
- Aizen, M. A., C. L. Morales, & J. M. Morales. 2008. Invasive Mutualists Erode Native Pollination Webs. *PLoS Biology* **6**:396-403.
- Ashworth, L., R. Aguilar, L. Galetto, & M. A. Aizen. 2004. Why do pollination generalist and specialist plant species show similar reproductive susceptibility to habitat fragmentation? *Journal of Ecology* **92**:717-719.
- Asís, J. D., A. Benítez, J. Tormos, S. F. Gayubo, & M.-T. M. A. 2007. The significance of the Vestibular Cell in trap nesting wasps (Hymenoptera: Crabronidae): Does its presence reduce mortality? *Journal of Insect Behavior* **20**:289-305.
- Assis, J. M. F. & E. Camillo. 1997. Diversidade, sazonalidade e aspectos biológicos de vespas salitárias (Hymenoptera: Sphecidae: Vespidae) em minhos armadilhas na região de Ituitaba, MG. *An.Soc.Entomol.Brasil* **26**:335-347.
- Atmar, W. & B. D. Patterson. 1995. The nestedness temperature calculator: a visual basic program, including 294 presence-absence matrices. - AICS Research Incorporated and The Field Museum <http://aics-research.com/nestedness/tempcalc.html>.
- Banaszak, J. 1980. Studies on methods of censusing the numbers of bees (Hymenoptera, Apoidea). *Journal of Polish Ecological Studies* **6**:355-365.
- Barthélemy, M., A. Barrat, R. Pastor-Satorras, & A. Vespignani. 2004. Velocity and hierarchical spread of epidemic outbreaks in scale-free networks. *Physical Review Letters* **92**:1-4.
- Bascompte, J., P. Jordano, C. Melin, & J. Olesen. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *PNAS* **100**:9383-9387.
- Bascompte, J., P. Jordano, M. Pascual, & J. Dunne. 2007. The Structure of Plant-Animal Mutualistic Networks. Pages 143-159 *Ecological networks*. Oxford University Press, Oxford.
- Batagelj, V. & A. M. Pajek. 2004. Program for Analysis and Visualization of Large Networks, Reference Manual, V 1.0, 2004. *Networks*. <http://vlado.fmf.uni-lj.si/pub/networks/pajek/>.
- Bawa, K. S., W. J. Kress, N. M. Nadkarni, S. Lele, P. H. Raven, D. H. Janzen, A. E. Lugo, P. S. Ashton, & T. E. Lovejoy. 2004. Tropical ecosystems into the 21st century. *Science* **306**:227-228.
- Beekman, M. & F. L. W. Ratnieks. 2000. Long-range foraging by the honey-bee, *Apis mellifera* L. *Functional Ecology* **14**:490-496.
- Beekman, M., D. J. T. Sumpter, N. Seraphides, & F. L. W. Ratnieks. 2004. Comparing foraging behaviour of small and large honey-bee colonies by decoding waggle dances made by foragers. *Functional Ecology* **18**:829-835.
- Begon, M., J. L. Harper, & C. R. Townsend. 1986. *Ecology: Individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications.
- Begon, M., C. R. Townsend, & J. L. Harper. 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. 4th edition.
- Bersier, L.-F., C. Banašek-Richter, & M.-F. Cattin. 2002. Quantitative descriptors of foodweb matrices. *Ecology* **83**:2394-2407.
- Bhattacharya, M., R. B. Primack, & J. Gerwein. 2003. Are roads and railroads barriers to bumblebee movement in a temperate suburban conservation area? *Biological Conservation* **109**:37-45.

- Blandford, V. K. 1991. What are bees? Pages 11-172 in C. O'Tool and A. Raw, editors. Bees of the World. Sterling Publishing, New York.
- Bonsall, M. B., D. R. French, & M. P. Hassell. 2002. Metapopulation structures affect persistence of predator-prey interactions. *Journal of Animal Ecology* **71**:1075-1084.
- Bonsall, M. B. & A. Hastings. 2004. Demographic and environmental stochasticity in predator-prey metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* **73**:1043-1055.
- Boreux, V., S. Krishnan, K. G. Cheppudira, & J. Ghazoul. 2012. Impact of forest fragments on bee visits and fruit set in rain-fed and irrigated coffee agro-forests. *Agriculture, Ecosystems and Environment*:1-7.
- Bosch, J. & N. Vicens. 2006. Relationship between body size, provisioning rate, longevity and reproductive success in females of the solitary bee *Osmia cornuta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **60**:26-33.
- Brashares, J. S. 2003. Ecological, behavioural, and life-history correlates of mammal extinctions in West Africa. *Conservation Biology* **17**:733-743.
- Brewer, M. & N. Arguello. 1980. Guía Ilustrada de Insectos Comunes de la Argentina, Tucumán, Argentina.
- Briand, F. & J. E. Cohen. 1987. Environmental correlates of food chain length. *Science* **238**:957-959.
- Brose, U., E. L. Berlow, & N. D. Martinez. 2005. Scaling up keystone effects from simple to complex ecological networks. *Ecology Letters* **8**:1317-1325.
- Brosi, B. J., G. C. Dally, T. M. Shlh, F. Oviedo, & G. Durán. 2008. The effects of forest fragmentation on bee communities in tropical countryside. *Journal of Applied Ecology* **45**:773-783.
- Buddle, C. M., J. Beguin, E. Bolduc, A. Mercado, T. E. Sackett, R. D. Selby, H. Varady-Szabo, & R. M. Zeran. 2005. The importance and use of taxon sampling curves for comparative biodiversity research with forest arthropod assemblages. *Canadian Entomologist* **137**:120-127.
- Bullmore, E. & O. Sporns. 2009. Complex brain networks: graph theoretical analysis of structural and functional systems. *Nature Reviews - Neuroscience* **10**:186-198.
- Buschini, M. L. T. 2006. Species diversity and community structure in trap-nesting bees in Southern Brazil. *Apidologie* **37**:58-66.
- Buschini, M. L. T. & L. L. Wolff. 2006a. Nesting biology of *Centris* (Hemisiella) *tarsata* Smith insouthern brazil (Hymenoptera, apidae, Centridini). *Brazilian Journal of Biology* **66**:1091-1101.
- Buschini, M. L. T. & L. L. Wolff. 2006b. Notes on the biology of *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *opacum* Brèthes (Hymenoptera; Crabronidae) in southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* **66**:907-917.
- Butchart, S. H. M., M. Walpole, B. Collen, A. v. Strien, J. P. W. Scharlemann, R. E. A. Almond, J. E. M. Baillie, B. Bomhard, C. Brown, J. Bruno, K. E. Carpenter, Geneviève M. Carr, J. Chanson, A. M. Chenery, J. Csirke, N. C. Davidson, F. Dentener, M. Foster, A. Galli, J. N. Galloway, P. Genovesi, R. D. Gregory, M. Hockings, V. Kapos, J.-F. Lamarque, F. Leverington, J. Loh, M. A. McGeoch, L. McRae, A. Minasyan, M. H. Morcillo, T. E. E. Oldfield, D. Pauly, S. Quader, C. Revenga, J. R. Sauer, B. Skolnik, D. Spear, D. Stanwell-Smith, S. N. Stuart, A. Symes, M. Tierney, T. D. Tyrrell, J.-C. Vié, & R. Watson. 2010. Global Biodiversity: Indicators of recent declines. *Science* **328**:1164-1168.
- Cabido, M., M. L. Carranza, A. Acosta, & S. Páez. 1991. Contribución al conocimiento fitosociológico del Bosque Chaqueño Serrano en la provincia de Córdoba, Argentina. *Phytocoenologia* **19**:547-566.
- Cabrera, A. L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. ACME, Buenos Aires.
- Cagnolo, L. 2006. Tramas Tróficas de Insectos y Fragmentación del Bosque Serrano en el Centro de Argentina. Manuscrito presentado para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas Universidad Nacional de Córdoba. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba.

- Cagnolo, L., M. Cabido, & G. Valladares. 2006. Plant species richness in the Chaco Serrano Woodland from central Argentina: Ecological traits and habitat fragmentation effects. *Biological Conservation* **132**:510-519.
- Cagnolo, L., A. Salvo, & G. Valladares. 2011. Network topology: patterns and mechanisms in plantherbivore and host-parasitoid food webs. *Journal of Animal Ecology* **80**:342–351.
- Cagnolo, L. & G. Valladares. 2011. Fragmentación del hábitat y desensamblaje de redes tróficas. *Ecosistemas* **20**:68-78.
- Cagnolo, L., G. Valladares, A. Salvo, M. Cabido, & M. R. Zak. 2009. Habitat fragmentation and species loss across three interacting trophic levels: Effects of life-history and food- web traits. *Conservation Biology* **23**:1167-1175.
- Calabrese, J. M. & W. F. Fagan. 2004. A comparison-shopper's guide to connectivity metrics. *Frontiers in Ecology and the Environment* **2**:529-536.
- Camillo, E. & A. D. Brescovit. 1999. Aspectos biológicos de *Trypoxylon (Trypargilum) lactitarse* Saussure e *Trypoxylon (Trypargilum) roenhoferei* Kohl (Hymenoptera: Sphecidae) em ninhos-armadilhas, com especial referencia a suas presas. *An.Soc.Entomol.Brasil* **28**:251-262.
- Camillo, E., C. A. Garófalo, J. C. Serrano, & G. Muccillo. 1995. Diversidade e abundancia sazonal de abelhas e vespas solitárias em nidos armadilhas (Hymenoptera: Apocrita: Aculeata). *Revista Brasileira de Entomologia* **39**:459-470.
- Cane, J. H. 2001. Habitat fragmentation and native bees: a premature verdict? *Conservation Ecology* **5**:1-3.
- Cane, J. H., R. L. Minckley, & L. J. Kervin. 2000. Sampling Bees (Hymenoptera: Apiformes) for Pollinator Community Studies: Pitfalls of Pan-Trapping. *Journal of the Kansas Entomological Society* **73**:225-231.
- Cane, J. H., R. L. Minckley, L. J. Kervin, T. a. H. Roulston, & N. M. Williams. 2006. Complex responses within a desert bee guild (Hymenoptera: Apiformes) to urban habitat fragmentation. *Ecological Applications* **16**:632–644.
- Cane, J. H. & V. J. Tepedino. 2001. Causes and extent of declines among native north american invertebrate pollinators: detection, evidence and consequences. *Conservation Ecology* **5**:1-11.
- Cano, P., O. Celma, M. Koppenberger, & J. M. Buldú. 2006. The topology of music recommendation networks. *Chaos* **16**:1-15.
- Cardillo, M., G. M. Mace, K. E. Jones, J. Bielby, O. R. P. Bininda-Emonds, W. Sechrest, C. D. L. Orme, & A. Purvis. 2005. Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science* **309**:1239–1241.
- Carpenter, J. M. & B. R. Garcete-Barrett. 2002. A key to the Neotropical genera of Eumenidae (Hymenoptera: Vespidae). *Boletín del Museo de Historia Natural de Paraguay* **14**:52-73.
- Clark, T. W., R. M. Warneke, & G. G. George. 1990. Management and conservation of small populations. Pages 1-18 in T. W. Clark and J. H. Seebeck, editors. *The management and conservation of small populations*. Chicago Zoological Society, Brookfield, Illinois.
- Cohen, J. E. 1978. *Food Webs and Niche Space*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Cohen, J. E. & S. A. Levin. 1989. Food webs and community structure. Pages 181-202 in J. Roughgarden, R. M. May, and S. A. Levin, editors. *Perspectives in Ecological Theory*. Princeton University Press, Princeton.
- Colwell, R. K. & J. A. Coddington. 1994. Estimating Terrestrial Biodiversity through Extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*. **345**:101-118.
- Collinge, S. K., K. L. Prudic, & J. C. Oliver. 2003. Effects of local habitat characteristics and landscape context on grassland butterfly diversity. *Conservation Biology* **17**:178-187.
- Collins, C. D., R. D. Holt, & B. L. Foster. 2009. Patch size effects on plant species decline in an experimentally fragmented landscape. *Ecology* **90**:2577-2588.
- Committee on the Status of Pollinators in North America, editor. 2007. *Status of pollinators in North America*. The National Academies Press, Washington, D.C., USA.

- Connor, E. F. & E. D. McCoy. 1979. The statistics of the species-area relationship. *American Naturalist* **113**:791-833.
- Connor, E. F. & E. D. McCoy. 2001. Species-area relationships. *Encyclopedia of Biodiversity* **5**:297-411.
- Cook, R. M. & S. F. Hubbard. 1997. Adaptive Searching Strategies in Insect Parasites. *The Journal of Animal Ecology* **46**:115-125.
- Cook, W., K. Lane, B. Foster, & R. D. Holt. 2002. Island theory, matrix effects and species richness patterns in habitat fragments. *Ecology Letters* **5**:619-623.
- Corbet, S. A. 1987. More bees make better crops. *New Scientist*.
- Cousins, S. H. 1991. Species diversity measurement: choosing the right index. *Trends in Ecology & Evolution* **6**:190-192.
- Coville, R. E. 1982. Wasps of the genus *Trypoxylon* subgenus *Trypargilum* in north america (Hymenoptera: Sphecidae). *University of California Publications in Entomology* **97**:1-147.
- Cronin, J. T. 2004. Host-parasitoid extinction and colonization in a fragmented prairie landscape. *Oecologia* **139**:503-514.
- Cunningham, S. A. 2000. Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. *Proceedings of the Royal Society, B* **267**:1149-1152.
- Chacoff, N. P. & M. A. Aizen. 2006. Edge effects on flower-visiting insects in grapefruit plantations bordering premontane subtropical forest. *Journal of Applied Ecology* **43**:18-27.
- Chacoff, N. P., D. P. Vázquez, S. B. Lomáscolo, E. L. Stevani, J. Dorado, & B. Padrón. 2012. Evaluating sampling completeness in a desert plant-pollinator network. *Journal of Animal Ecology* **81**:190-200.
- Dafni, A., P. G. Kevan, & B. C. Husband, editors. 2005. *Practical pollination ecology*. Enviroquest, Cambridge, Ontario, Canada.
- Dale, V. H. 1997. The relationship between land-use change and climate change. *Ecological Applications* **7**:753-769.
- Darling, D. C. & L. Packer. 1988. Effectiveness of Malaise traps in collecting hymenoptera: the influence of trap design, mesh size, and location. *Canadian Entomologist* **120**:787-796.
- Davies, K., C. Margules, & J. Lawrance. 2000. Which traits of species predict population declines in experimental forest fragments? *Ecology* **81**:1450-1461.
- Di Giulio, M., P. J. Edwards, & E. Meister. 2001. Enhancing insect diversity in agricultural grasslands: the roles of management and landscape structure. *Journal of Applied Ecology* **38**:310-319.
- Díaz, S. & M. Cabido. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* **16**:646-655.
- Díaz, S., J. Fargione, F. S. Chapin, III, & D. Tilman. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology* **4**:1300-1305.
- Dicks, L. V., S. A. Corbet, & R. F. Pywell. 2002. Compartmentalization in plant-insect flower visitor webs. *Journal of Animal Ecology* **71**:32-43.
- Didham, R. K., J. Ghazouli, N. E. Stork, & A. J. Davis. 1996. Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology & Evolution* **11**:255-260.
- Doak, P. 2000. The effects of plant dispersion and prey density on parasitism rates in a naturally patchy habitat. *Oecologia* **122**:556-567.
- Donaldson, J., I. Nänni, C. Zachariades, & J. Kemper. 2002. Effects of habitat fragmentation on pollinator diversity and plant reproductive success in renosterveld shrublands of South Africa. *Conservation Biology* **16**:1267-1276.
- Dorado, J., D. Vazques, E. L. Stevani, & N. P. Chacoff. 2011. Rareness and specialization in plant-pollinator networks. *Ecology* **92**:19-25.
- Dramstad, W. E., G. L. A. Fry, & M. J. Schaffer. 2003. Bumblebee foraging- is closer really better? *Agriculture, Ecosystems and Environment* **95**:349-357.

- Dunne, J. A. 2005. The network structure of food webs. Pages 27-86 in M. Pascual and J. A. Dunne, editors. *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in food webs*. Oxford University Press, Oxford.
- Dunne, J. A., U. Brose, R. J. Williams, & N. D. Martinez. 2005. Modeling food-web dynamics: complexity-stability implications. Pages 117-129+236-238 in A. Belgrano, U. M. Scharler, J. A. Dunne, and R. E. Ulanowicz, editors. *Aquatic Food Webs - An Ecosystem Approach*. Oxford University Press.
- Dunning, J. B., B. J. Danielson, & H. R. Polliam. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* **65**:169-175.
- Durrer, S. & P. Schmid-Hempel. 1995. Parasites and the regional distribution of bumblebee species. *Ecography* **18**:114-122.
- Ebeling, A., A.-M. Klein, W. Weisser, & T. Tschardt. 2012. Multitrophic effects of experimental changes in plant diversity on cavity-nesting bees, wasps, and their parasitoids. *Oecologia* **169**:453-465.
- Elton, C. S. 1927. *Animal ecology*. Sidgwick and Jackson.
- Elzinga, J. A., H. Turin, J. M. M. van Damme, & A. Biere. 2005. Plant population size and isolation affect herbivory of *Silene latifolia* by the specialist herbivore *Hadena bicruris* and parasitism of the herbivore by parasitoids. *Oecologia* **144**:416-426.
- Elzinga, J. A., S. van Nouhuys, D.-J. van Leeuwen, & A. Biere. 2007. Distribution and colonization ability of three parasitoids and their herbivorous host in a fragmented landscape. *Basic and Applied Ecology* **8**:75-88.
- Fahrig, L. 2001. How much habitat is enough? *Biological Conservation* **100**:65-74.
- Fahrig, L. & G. Merriam. 1994. Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* **8**:50-59.
- Fattorini, S. 2005. A simple method to fit geometric series and broken stick models in community ecology and island biogeography. *Acta Oecologica* **28**:199-205.
- Fernández, F. C. 2002. Filogenia y sistemática de los himenópteros con aguijón en la Región Neotropical (Hymenoptera: Vespomorpha). *Monografía Tercer Milenio* **2**:101-138.
- Fernández, F. C. & M. J. Sharkey, editors. 2006. *Introducción a los Hymenoptera de la región Neotropical*. Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C., Colombia.
- Fischer, J., D. B. Lindenmayer, & A. D. Manning. 2006. Biodiversity, ecosystem function, and resilience: ten guiding principles for commodity production landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment* **4**:80-86.
- Fonseca, C. R. & G. Ganade. 1996. Asymmetries, compartments and null interactions in an Amazonian ant-plant community. *Journal of Animal Ecology* **65**:339-347.
- Fox, B. J. 1983. Mammal species diversity in Australian heath-lands: the importance of pyric succession and habitat diversity. Pages 473-489 in F. J. Kruger, D. T. Mitchell, and J. U. M. Jarvis, editors. *Mediterranean-type ecosystems: the role of nutrients*. Springer-Verlag, Berlin.
- Frankie, G. W., R. W. Thorp, L. E. Newstrom-Lloyd, M. A. Rizzardi, J. F. Barthell, T. L. Griswold, J. Kin, & S. Kappagoda. 1998. Monitoring solitary bees in modified wildland habitats: implications for bee ecology and conservation. *Environmental Entomology* **27**:1137-1148.
- Frankie, G. W., S. B. Vinson, R. W. Thorp, M. A. Rizzardi, M. Tomkins, & N.-L. L.E. 2002. Monitoring: an essential tool in bee ecology and conservation. Pages 187-198 in P. Kevan and I. V. L. Fonseca, editors. *Pollinating Bees-The conservation link between agriculture and nature*. Ministry of Environment, Brasilia.
- Galetto, L., R. Aguilar, M. L. Musicante, J. Astegiano, A. Ferreras, M. Jausoro, C. Torres, L. Ashworth, & C. Eynard. 2007. Fragmentación de hábitat, riqueza de polinizadores, polinización y reproducción de plantas nativas en el Bosque Chaqueño de Córdoba, Argentina. *Ecología Austral* **17**:67-80.

- García, J. L. 2003. Comparación de la captura de Hymenoptera (Insecta) mediante cuatro métodos de muestreo, en los cerros Yaví y Yutajé del Pantepui venezolano. *Entomotropica* **18**:27-35.
- Garófalo, C. A., E. Camillo, J. C. Serrano, & J. M. M. Rebêlo. 1993. Utilization of trap nests by euglossini species (Hymenoptera: Apidae). *Revista Brasileira de Entomologia* **53**:177-187.
- Gaston, K. J. 1994. *Rarity*. Chapman & Hall, London.
- Gaston, K. J. & T. M. Blackburn. 2000. *Macroecology*. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Gathmann, A. & T. Tscharrntke. 2002. Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology* **71**:757-764.
- Gauld, I. & B. Bolton. 1988. *The Hymenoptera*. British Natural History Museum, Oxford University Press, Oxford.
- Gavier, G. I. 2002. Deforestación y fragmentación del bosque en las Sierras Chicas de Córdoba, Argentina. Universidad Nacional de Córdoba, Centro de Zoología Aplicada, Córdoba.
- Gavier, G. I. & E. H. Bucher. 2004. Deforestación de las Sierras Chicas de Córdoba (Argentina) en el período 1970-1997. *Miscelánea de la Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, Argentina* **101**:3-27.
- Gehlhausen, S. M., N. W. Schwartz, & C. K. Augspurger. 2000. Vegetation and microclimate edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecology* **147**:21-35.
- Genaro, J. A. 1996a. Estructura del nido y capullo de *Trypoxylon (Trypargilum) subimpressum* (Hymenoptera: Sphecidae). *Caribbean Journal of Science* **32**:243-244.
- Genaro, J. A. 1996b. Sobre la nidificación de *Sceliphron caementarium* y primer registro de *Trypoxylon texense* para Puerto Rico (Hymenoptera: Sphecidae). *Caribbean Journal of Science* **32**:234-244.
- Genaro, J. A. & N. J. Sanders. 1990. Notas sobre la conducta de nidificación de *Ammophila apicalis* Guérin-Méneville (Hymenoptera: Sphecidae). *Poeyana, La Habana* **406**:1-6.
- Gering, J. C., T. O. Crist, & J. A. Veech. 2003. Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: implications for regional conservation of biodiversity. *Conservation Biology* **17**:488-499.
- Ghazoul, J. 2005. Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. *Trends in Ecology and Evolution* **20**:367-373.
- Gibb, H. & D. F. Hochuli. 2002. Habitat fragmentation in an urban environment: large and small fragments support different arthropod assemblages. *Biological Conservation* **106**:91-100.
- Gotelli, N. J. & R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*. **4**:379-391.
- Gotelli, N. J. & K. Rhode. 2002. Co-occurrence of ectoparasites of marine fishes: a null model analysis. *Ecology Letters* **5**:86-94.
- Goulet, H. & J. T. Huber. 1993. *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Center for Land and Biological Resources Research, Ottawa, Ontario.
- Goulson, D., G. C. Lye, & B. Darvill. 2008. Decline and conservation of bumble bees. *Annual Review of Entomology* **35**:191-208.
- Goverde, M., K. Schweizer, B. Baur, & A. Erhardt. 2002. Small-scale habitat fragmentation effects on pollinator behaviour: experimental evidence from bumblebee *Bombus veteranus* on calcareous grasslands. *Biological Conservation* **104**:293-299.
- Greenleaf, S. S., N. M. Williams, R. Winfree, & C. Kremen. 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* **153**:589-596.
- Grixti, J. C. & L. Packer. 2006. Changes in the bee fauna (Hymenoptera: Apoidea) of an old field site in southern Ontario, revisited after 34 years. *Canadian Entomologist* **138**:147-164.
- Guimerà, R., M. Sales-Pardo, & L. Nunes Amaral. 2007. Module identification in bipartite and directed networks. *Physical Review* **76**:1-8.
- Hadley, A. S. & M. G. Betts. 2011. The effects of landscape fragmentation on pollination dynamics: absence of evidence not evidence of absence. *Biological Reviews*:1-19.

- Hahs, A. K., M. J. McDonnell, M. A. McCarthy, P. A. Vesk, R. T. Corlett, B. A. Norton, S. E. Clemants, R. P. Duncan, K. Thompson, M. W. Schwartz, & N. S. G. Williams. 2009. A global synthesis of plant extinction rates in urban areas. *Ecology Letters* **12**:1165–1173.
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, New York.
- Hanski, I. & O. E. Gaggiotti. 2004. *Ecology, genetics and evolution of metapopulations*. Elsevier Academic Press, London, UK.
- Harner, R. F. & K. T. Harper. 1976. The role of area, heterogeneity, and favorability in plant species diversity of Pinyon–Juniper ecosystems. *Ecology* **57**:1254–1263.
- Harris, A. C. 1994. *Ancistrocerus gazella* (Hymenoptera: Vespoidea: Eumenidae): a potentially useful biological control agent for leafrollers *Plantortix octo*, *P. excessana*, *Ctenopseustis obliqua*, *C. herana*, and *Epiphyas posvittana* (Lepidoptera: Tortricidae) in New Zealand. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science* **22**:235-238.
- Harris, L. D. 1984. *The fragmented forest: island biogeography theory and the preservation of biotic diversity*. University of Chicago Press, Chicago.
- Harrison, S. 1999. Local and regional diversity in a patchy landscape: Native, alien, and endemic herbs on serpentine. *Ecology* **80**:70-80.
- Harrison, S. & E. Bruna. 1999. Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure? *Ecography* **22**:225-232.
- Hassell, M. P. 2000a. Host-parasitoid population dynamics. *Journal of Animal Ecology* **69**:543-566.
- Hassell, M. P. 2000b. *The spatial and temporal dynamics of host-parasitoid interaction*. Oxford University Press, New York.
- Hill, J. L. & P. J. Curran. 2001. Species composition in fragmented forests: conservation implications of changing forest area. *Applied Geography* **21**:157-174.
- Hill, J. L. & P. J. Curran. 2003. Area, shape and isolation of tropical forest fragments: effects on tree species diversity and implications for conservation. *Journal of Biogeography* **30**:1391-1403.
- Hillebrand, H. & B. J. Cardinale. 2004. Consumer effects decline with prey diversity. *Ecology Letters* **7**:192–201.
- Hobbs, R. J. & C. J. Yates. 2003. Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: generalising the idiosyncratic. *Australian Journal of Botany* **51**:471-488.
- Holt, R. D. 1992. A neglected facet of island biogeography: the role of internal spatial dynamics in area effects. *Theoretical Population Biology* **41**:354-371.
- Holt, R. D. 1997. From metapopulation dynamics to community structure—some consequences of spatial heterogeneity. Pages 149-164 *in* I. Hanski and M. E. Gilpin, editors. *Metapopulation Biology*. Academic Press, San Diego.
- Holt, R. D., J. H. Lawton, Polis, G.A., & N. D. Martinez. 1999. Trophic rank and the species area relationship. *Ecology* **80**:1495-1504.
- Holzschuh, A., C. F. Dormann, T. Tschardt, & I. Steffan-Dewenter. 2011. Expansion of mass-flowering crops leads to transient pollinator dilution and reduced wild plant pollination. *Proceedings of the Royal Society, B* **278**:3444–3451.
- Holzschuh, A., I. Steffan-Dewenter, & T. Tschardt. 2009. Grass strip corridors in agricultural landscapes enhance nest-site colonization by solitary wasps. *Ecological Applications* **19**:123–132.
- Huston, M. A. 1999. Local Processes and Regional Patterns: Appropriate Scales for Understanding Variation in the Diversity of Plants and Animals. *Oikos* **86**:393-401.
- Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* **93**:145-159.
- Ings, T. C., J. M. Montoya, J. Bascompte, N. Blüthgen, L. Brown, C. F. Dormann, F. Edwards, D. Figueroa, U. Jacob, J. I. Jones, R. B. Lauridsen, M. E. Ledger, H. M. Lewis, J. M. Olesen, F. J. F. van Veen, P. H. Warren, & G. Woodward. 2009. Ecological networks – beyond food webs. *Journal of Animal Ecology* **78**:253–269.

- Janzen, D. H. 1973. Host plants as islands. II. Competition in evolutionary and contemporary time. *American Naturalist* **107**:786-790.
- Jennersten, O. 1988. Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology* **2**:359-366.
- Johns, A. D. & J. P. Skorupa. 1987. Responses of rain-forest primates to habitat disturbance — a review. *International Journal of Primatology* **8**:157-191.
- Johnson, M. P., N. J. Frost, M. W. J. Mosley, M. F. Roberts, & S. J. Hawkins. 2003. The area-independent effects of habitat complexity on biodiversity vary between regions. *Ecology Letters* **6**:126-132.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* **129**:657-677.
- Jordano, P., J. Bascompte, & J. Olesen. 2006. The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. Pages 173-199 in N. M. Waser and J. Ollerton, editors. *Specialization and generalization in plant-pollinator interactions*. University of Chicago Press, Chicago.
- Jules, E. S. & P. Shahani. 2003. A broader ecological context to habitat fragmentation: why matrix habitat is more important than we thought. *Journal of Vegetation Science* **14**:459-464.
- Kaiser-Bunbury, C. N., J. Memmott, & C. B. Müller. 2009. Community structure of pollination webs of Mauritian heathland habitats. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **11**:241-254.
- Kareiva, P. 1987. Habitat fragmentation and the stability of predator-prey interactions. *Nature* **326**:388-390.
- Kareiva, P., A. Mullen, & R. Southwood. 1990. Population Dynamics in Spatially Complex Environments: Theory and Data [and Discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* **330**:175-190.
- Kearns, C. A. & D. W. Inouye. 1993. *Techniques for Pollination Biologists*. University Press of Colorado.
- Kearns, C. A. & D. W. Inouye. 1997. Pollinators, flowering plants, and conservation biology. *BioScience* **47**:297-307.
- Kearns, C. A., D. W. Inouye, & N. M. Waser. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* **29**:83-112.
- Keller, L. F. & D. M. Waller. 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology & Evolution* **17**:230-241.
- Kevan, P. G. 1999. Pollinators as bioindicators of the state of the environment: species, activity and diversity. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **74**:373-393.
- Kirk, W. D. J. 1984. Ecologically selective coloured traps. *Ecological Entomology* **9**:35-41.
- Klein, A.-M. 2009. Nearby rainforest promotes coffee pollination by increasing spatio-temporal stability in bee species richness. *Forest Ecology and Management* **258**:1838-1845.
- Klein, A.-M., I. Steffan-Dewenter, D. Buchori, & T. Tschardtke. 2002. Effects of land-use intensity in tropical agroforestry systems on coffee flower-visiting and trap-nesting bees and wasps. *Conservation Biology* **16**:1003-1014.
- Klein, A.-M., I. Steffan-Dewenter, & T. Tschardtke. 2003. Pollination of *Coffea canephora* in relation to local and regional agroforestry management. *Journal of Applied Ecology* **40**:837-845.
- Klein, A.-M., I. Steffan-Dewenter, & T. Tschardtke. 2006. Rain forest promotes trophic interactions and diversity of trap-nesting Hymenoptera in adjacent agroforestry. *Journal of Animal Ecology* **75**:315-323.
- Koh, L. P., R. R. Dunn, N. S. Sodhi, R. K. Colwel, H. C. Proctor, & V. S. Smith. 2004a. Species coextinctions and the biodiversity crisis. *Science* **305**:1632-1634.
- Koh, L. P., N. S. Sodhi, & B. W. Brook. 2004b. Ecological correlates of extinction proneness in tropical butterflies. *Conservation Biology* **18**:1571-1578.



- Kotiaho, J. S., V. Kaitala, A. Kolmonen, & J. Paivinen. 2005. Predicting the risk of extinction from shared ecological characteristics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS)* **102**:1963–1967.
- Krasnov, R., I. Shenbrot, I. Khokhlova, & R. Poulin. 2005. Nested pattern in flea assemblages across the host's geographic range. *Ecography* **28**:475-484.
- Krause, A. E., K. A. Frank, D. M. Mason, R. E. Ulanowicz, & W. W. Taylor. 2003. Compartments revealed in food-web structure. *Nature* **426**:282-285.
- Krauss, J., T. Alfert, & I. Steffan-Dewenter. 2009. Habitat area but not habitat age determines wild bee richness in limestone quarries. *Journal of Applied Ecology* **46**:194-202.
- Krauss, J., I. Steffan-Dewenter, & T. Tscharrntke. 2003. How does landscape context contribute to effects of habitat fragmentation on diversity and population density of butterflies? *Journal of Biogeography* **30**:889-900.
- Krebs, C. J. 1972. *Ecology: the Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Harper & Row.
- Kremen, C. & R. S. Ostfeld. 2005. A call to ecologists: measuring, analyzing, and managing ecosystem services. *Frontiers in Ecology and the Environment* **3**:540 -548.
- Kremen, C., N. M. Williams, & R. W. Thorp. 2002. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *PNAS* **99**:16812-16816.
- Kremen, C., N. M. Williams, R. L. Bugg, J. P. Fay, & R. W. Thorp. 2004. The area requirements of an ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California. *Ecology Letters* **7**:1109–1119.
- Krombein, K. V. 1967. *Trap-nesting wasps and bees: life histories, nests, and associates*. Smithsonian Press, Washington D. C.
- Kruess, A. & T. Tscharrntke. 1994. Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science* **264**:1581-1584.
- Kruess, A. & T. Tscharrntke. 2000. Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiments and field studies with insects in *Vicia sepium*. *Oecologia* **122**:129-137.
- La Salle, J. & I. D. Gauld. 1993a. *Hymenoptera and Biodiversity*. CAB International, Wallingford, UK.
- La Salle, J. & I. D. Gauld. 1993b. Hymenoptera: Their diversity, and their impact on the diversity of other organisms. Pages 1-25 *in* J. La Salle and I. D. Gauld, editors. *Hymenoptera and Biodiversity*. CAB International, Wallingford, UK.
- Laliberté, E. & J. M. Tylianakis. 2010. Deforestation homogenizes tropical parasitoid–host networks. *Ecology* **91**:1740–1747.
- Laroca, S., J. R. Cure, & C. Bortoli. 1982. A associação de abelhas silvestres (Hymenoptera, Apoidea) de uma área restita no interior da cidade de Curitiba (Brasil): uma abordagem biocenótica. *Dusenía* **17**:93-117.
- Leong, J. M. & R. W. Thorp. 1995. Pan traps and oligolectic bees: An alternative sampling method using the color preferences of specialist bee pollinators. Pages Abstracts of Papers and Posters, p. 17 *in* International Society of Hymenopterists, Third Annual Conference, UC Davis.
- Lessells, C. M. 1985. Parasitoid foraging: should parasitism be density dependent? *Journal of Animal Ecology* **54**:27-41.
- Lewinsohn, T. M., P. I. Prado, P. Jordano, J. Bascompte, & J. Olesen. 2006. Structure in plant-animal interaction assemblages. *Oikos* **113**:174-184.
- Lindenmayer, D., R. J. Hobbs, R. Montague-Drake, J. Alexandra, A. Bennett, M. Burgman, P. Cale, A. Calhoun, V. Cramer, P. Cullen, D. Driscoll, L. Fahrig, J. Fischer, J. Franklin, Y. Haila, M. Hunter, P. Gibbons, S. Lake, G. Luck, C. MacGregor, S. McIntyre, R. M. Nally, A. Manning, J. Miller, H. Mooney, R. Noss, H. Possingham, D. Saunders, F. Schmiegelow, M. Scott, D. Simberloff, T. Sisk, G. Tabor, B. Walker, J. Wiens, J. Woinarski, & E. Zavaleta. 2008. A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecology Letters* **11**:78–91.

- Lomolino, M. V. 2000. A call for a new paradigm of island biogeography. *Global Ecology & Biogeography* **9**:1-6.
- Loyola, R. D. & R. P. Martins. 2006. Trap-Nest Occupation by Solitary Wasps and Bees (Hymenoptera: Aculeata) in a Forest Urban Remnant. *Neotropical Entomology* **35**:41-48.
- Luti, R. 1982. Centro. Conservación de la vegetación natural en la República Argentina. *in* XVIII Jornadas Argentinas de Botánica, Tucumán, Argentina.
- Luti, R., M. Bertrán, M. Galera, N. Muller, M. Berzal, M. Nores, M. Herrera, & J. C. Barrera. 1979. Vegetación. Pages 297-268 *in* J. B. Vázquez, R. A. Miatello, and M. E. Roqué, editors. *Geografía Física de la Provincia de Córdoba*. Editorial Boldt, Buenos Aires.
- MacArthur, R. H. & E. O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Malden, USA.
- Margules, C. R. & R. L. Pressey. 2000. Systematic conservation planning. *Nature* **405**:243-253.
- Martinez, N. D. 1992. Constant connectance in community food webs. *American Naturalist* **139**:1208-1218.
- Masner, L. 1976. Revisionary notes and keys to world genera of Scelionidae (Hymenoptera: Proctotrupoidea). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* **97**:1-87.
- Masner, L. & H. Goulet. 1981. A new model of flight-interception trap for some Hymenopterous insects. *Entomolgy News* **92**:199-202.
- Mason, W. R. M., J. T. Huber, & F. Fernández. 2006. El orden Hymenoptera. Page +894 *in* F. Fernández and M. J. Sharkey, editors. *Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical*. Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C.
- Matthews, R. W., J. M. Gonzáles, J. R. Matthews, & L. D. Deyrup. 2009. Biology of the parasitoid *Melittobia* (Hymenoptera: Eulophidae). *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **54**:251-266.
- Matthies, D., I. Bräuer, W. Maibom, & T. Tschardt. 2004. Population size and the risk of extinction: empirical evidence from rare plants. *Oikos* **105**:481-488.
- Mattila, N., V. Kaitala, A. Komonen, J. Kotiaho, & J. P. Iivinen. 2006. Ecological determinants of distribution decline and risk of extinction in moths. *Conservation Biology* **20**:1161-1168.
- May, R. 1994. Conceptual aspects of the quantification of the extent of biological diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **8**:13-20.
- May, R. M. 1975. Patterns of species abundance and diversity. Pages 81-120 *in* M. L. Cody and J. M. Diamond, editors. *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- May, R. M. 1978. The dynamics and diversity of insect faunas. Pages 188-204 *in* L. A. Mound and N. Waloff, editors. *Diversity of Insect Faunas*. Blackwell, Oxford.
- McIntyre, S. & R. J. Hobbs. 1999. A framework for conceptualizing human effects on landscapes and its relevance to management and research models. *Conservation Biology* **13**:1282-1292.
- Melián, C. & J. Bascompte. 2004. Food web cohesion. *Ecology* **85**:352-358.
- Melo, A. S., R. A. S. Pereira, A. J. Santos, G. J. Shepherd, G. Machado, H. F. Medeiros, & R. Sawaya. 2003. Comparing species richness among assemblages using sample units: why not use extrapolation methods to standardize different sample sizes? *Oikos* **101**:398-410.
- Memmott, J. 1999. The structure of a plant-pollinator food web. *Ecology Letters* **2**:276-280.
- Memmott, J. & H. J. C. Godfray. 1993. Parasitoid webs. Pages 217-234 *in* J. Lasalle and I. D. Gauld, editors. *Hymenoptera and Biodiversity*. CAB International, Wallingford, England.
- Memmott, J., H. J. C. Godfray, J. La Salle, & I. D. Gauld. 1992. Parasitoid webs Pages 217-234 *Hymenoptera and Biodiversity*. CAB International, Wallingford, England.

- Menke, A. S. & F. C. Fernández. 1996. Claves ilustradas para las subfamilias, tribus y géneros de esfécidos neotropicales (Apoidea: Sphecidae). *Revista de Biología Tropical* **44**:1-68.
- Michener, C. D. 1974. *The Social Behavior of the Bees*. Harvard University Press, Cambridge.
- Michener, C. D. 1979. Biogeography of the bees. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **66**:277-347.
- Michener, C. D. 2007. *The Bees of the World*. John Hopkins University Press, Baltimore.
- Michener, C. D., R. J. McGinley, B. N. Danforth, & R. Sheffield. 1994. *The bee genera of North and Central America (Hymenoptera: Apoidea)*. Smithsonian Institution Press, Washinton, D. C. and London.
- Mikkelsen, G. M. 1993. How do food webs fall apart? A study of changes in trophic structure during relaxation on habitat fragments. *Oikos* **67**:539-547.
- Moglia, G. & A. M. Giménez. 1998. Rasgos anatómicos característicos del hidrosistema de las principales especies arbóreas de la región chaqueña argentina. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* **7**:53-71.
- Monasterolo, M. 2012. Himenópteros antófilos en Bosque Chaqueño Serrano fragmentado: un análisis del intercambio entre las áreas naturales y la matriz de soja. Tesina para optar por el título de Biólogo. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba.
- Montoya, J. M., S. L. Pimm, & R. V. Solé. 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature* **442**:259-264.
- Morales, L. C. & L. Galetto. 2003. Influence of compatibility system and life form on plant reproductive success. *Plant Biology* **5**:1-7.
- Morato, E. F. 2001. Efeitos da fragmentação florestal sobre vespas e abelhas solitárias na Amazônia Central. II. Estratificação vertical. *Revista Brasileira de Zoologia* **18**:737-747.
- Morato, E. F. & L. A. de O. Campos. 2000. Efeitos da fragmentação florestal sobre vespas e abelhas solitárias em una área de Amazonia Central. *Revista Brasileira de Zoologia* **17**:429-444.
- Morato, E. F. & R. P. Martins. 2006. An overview of proximate factors affecting the nesting behavior of solitary wasps and bees (Hymenoptera: Aculeata) in preexisting cavities in wood. *Neotropical Entomology* **35**:285-298.
- Mouillot, D., R. Krasnov, I. Shenbrot, K. J. Gaston, & R. Poulin. 2006. Conservatism of host specificity in parasites. *Ecography* **29**:596-602.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* **10**:58-62.
- Murcia, C. 1996. Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. Pages 19-36 *in* J. Schelhas and R. Greenberg, editors. *Forest patches in tropical landscapes*. Island Press, Washington, D.C.
- Murphy, D. D., K. E. Freas, & S. B. Weiss. 1990. An environment-metapopulation approach to population viability analysis for a threatened invertebrate. *Conservation Biology* **4**:41-51.
- Murphy, H. T. & J. Lovett-Doust. 2004. Context and connectivity in plant metapopulations and landscape mosaics: does the matrix matter? *Oikos* **105**:3-14.
- Musicante, M. L. & A. Salvo. 2010. Nesting biology of four species of *Trypoxylon* (*Trypargilum*) (Hymenoptera: Crabronidae) in Chaco Serrano woodland, Central Argentina. *Revista de Biología Tropical* **58**:1177-1188.
- Naeem, S. & J. P. Wright. 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters* **6**:567-579.
- Novacek, M. J. & E. E. Cleland. 2001. The current biodiversity extinction event: Scenarios for mitigation and recovery. *PNAS* **98**:5466-5470.
- Novotny, V. & Y. Basset. 2000. Ecological characteristics of rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. *Oikos* **89**:564-572.
- Noyes, J. S. 1989. A study of five methods of sampling Hymenoptera (Insecta) in a tropical rainforest, with special reference to the Parasitica. *Journal of Natural History* **23**:285-298.

- O'Grady, J., D. Reed, B. Brook, & R. Frankham. 2004. What are the best correlates of predicted extinction risk? *Biological Conservation* **118**:513-520.
- Olesen, J. M., J. Bascompte, Y. L. Dupont, H. Elberling, C. Rasmussen, & P. Jordano. 2011. Missing and forbidden links in mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society, Biological sciences* **278**:725–732.
- Olesen, J. M. & S. K. Jain. 1994. Fragmented plant populations and their lost interactions. Pages 417-426 *in* V. Loeschcke, J. Tomiuk, and S. K. Jain, editors. *Conservation Genetics*. Birkhäuser, Basel.
- Ortiz-Pelaez, A., D. U. Pfeiffer, R. J. Soares-Magalhães, & F. J. Guitian. 2006. Use of social network analysis to characterize the pattern of animal movements in the initial phases of the 2001 foot and mouth disease (FMD) epidemic in the UK. *Preventive Veterinary Medicine* **76**:40-55.
- Parra-Tabla, V., C. F. Vargas, S. Magaña-Rueda, & J. Navarro. 2000. Female and male pollination success of *Oncidium ascendens* Lindey (Orchidaceae) in two contrasting habitat patches: Forest vs. agricultural field. *Biological Conservation* **94**:335-340.
- Patenaude, A. M. 2007. Diversity, composition and seasonality of wild bees (Hymenoptera: Apoidea) in a northern mixed-grass prairie preserve. A thesis submitted to the Faculty of Graduate Studies in partial fulfilment of the requirements for the degree of Master of Science. University of Manitoba.
- Patiny, S., P. Rasmont, & D. Michez. 2009. A survey and review of the status of wild bees in the West-Palaeartic region. *Apidologie* **40**:313–331.
- Perfecto, I., R. A. Rice, R. Greenberg, & M. E. Van der Voort. 1996. Shade coffee: a disappearing refuge for biodiversity. *BioScience* **46**:598–608.
- Perfecto, I. & J. Vandermeer. 2002. Quality of agroecological matrix in tropical montane landscape: Ants in coffee plantations in Southern Mexico. *Conservation Biology* **16**:147-182.
- Petanidou, T., A. S. Kallimanis, J. Tzanopoulos, S. P. Sgardelis, & 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.
- Philippi, T. E., S. M. Scheiner, & J. Gurevitch. 1993. Multiple regression: herbivory. Pages 183-210 *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman and Hall, New York.
- Pimm, S. L. 1982. *Food Webs*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Pimm, S. L. & J. H. Lawton. 1980. Are food webs divided into compartments? *Journal of Animal Ecology* **49**:879-898.
- Pimm, S. L., J. H. Lawton, & J. E. Cohen. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature* **350**:669-674.
- Polis, G. A. 1991. Complex trophic interactions in deserts: An empirical critique of food-web theory. *American Naturalist* **138**:123-155.
- Potts, S. G., J. C. Biesmeijer, C. Kremen, P. Neumann, O. Schweiger, & W. E. Kunin. 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution* **25**:345–353.
- Potts, S. G., B. Vulliamy, S. Roberts, C. O'Tool, A. Dafni, G. Ne'Eman, & P. Willmer. 2005. Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a Mediterranean landscape. *Ecological Entomology* **30**:78-85.
- Powel, A. H. & G. V. N. Powel. 1987. Population dynamics of male euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica* **19**:176-179.
- Prado, P. I. & T. M. Lewinsohn. 2004. Compartments in insect-plant associations and their consequences for community structure. *Journal of Animal Ecology* **73**:1168-1178.
- Price, P. W. 1986. Ecological aspects of host plant resistance and biological control. Interactions among three trophic levels. Pages 11-30 *in* D. J. Boethel and R. D. Eikenberry, editors.

- Interactions of plant resistance and parasitoids and predators of insects. Ellis Horwood, Chichester, UK.
- Price, P. W. 2002. Resource-driven terrestrial interaction webs. *Ecological Research* **17**:241-247.
- Price, P. W., R. F. Denno, M. D. Eubanks, D. L. Finke, & I. Kaplan. 2011. *Insect Ecology: Behavior, Populations and Communities*. Cambridge University Press, UK.
- Primack, R., R. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo, & F. Massardo. 2001. *Fundamentos de conservación biológica: Perspectivas latinoamericanas*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Prugh, L. R., K. E. Hodges, A. R. E. Sinclair, & J. S. Brashares. 2008. Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations. *PNAS* **105**:20770-20775.
- Purvis, A., J. L. Gittleman, G. Cowlishaw, & G. M. Mace. 2000. Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society of London B* **267**:1947-1952.
- Purvis, A. & A. Hector. 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature* **405**:212-219.
- Raffel, T. R., L. B. Martin, & J. R. Rohr. 2008. Parasites as predators: unifying natural enemy ecology. *Trends in Ecology and Evolution* **23**:610-618.
- Rathcke, B. J. & E. S. Jules. 1993. Habitat fragmentation and plan-pollinator interactions. *Current Science* **63**:273-277.
- Rauch, G. & W. W. Weisser. 2007. Local and spatial dynamics of a host-parasitoid system in a field experiment. *Basic and Applied Ecology* **8**:89-95.
- Rezende, E. L., P. Jordano, & J. Bascompte. 2007. Effects of phenotypic complementary and phylogeny on the nested structure of mutualistic networks. *Oikos* **116**:1919-1929.
- Ricketts, T. H. 2001. The matrix matters: Effective isolation in fragmented landscapes. *American Naturalist* **158**:88-99.
- Ricketts, T. H., G. Daily, P. Ehrlich, & J. P. Fay. 2001. Countryside biogeography of moths in a fragmented landscape: Biodiversity in native and agricultural habitats. *Conservation Biology* **15**:378-388.
- Roland, J. & P. D. Taylor. 1997. Insect parasitoid species respond to forest structure at different spatial scales. *Nature* **386**:710-713.
- Ronald, J. & P. D. Taylor. 1997. Insect parasitoid species respond to forest structure at different spatial scales. *Nature* **386**:710-713.
- Rooney, N., K. McCann, G. Gellner, & J. C. Moore. 2006. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature* **442**:265-269.
- Root, R. B. 1973. Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs* **43**:95-124.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ross, H. 1973. *Introducción a la Entomología General y Aplicada*. Omega, Barcelona.
- Roubik, D. W. 1989. *Ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge University Press.
- Roughgarden, J. 1975. A simple model for population dynamics in stochastic environments. *American Naturalist* **109**:713-736.
- Roulston, T. H., S. A. Smith, & A. L. Brewster. 2007. A comparison of pan trap and intensive net sampling techniques for documenting a bee (Hymenoptera: Apiformes) fauna. *Journal of the Kansas Entomological Society* **80**:179-181.
- Sala, O., F. S. Chapin, III, J. J. Armesto, E. L. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, S. Huber-Sanwald, L. F. Huenneke, R. B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D. L. Lodge, H. A. Mooney, M. Oesterheld, N. L. Poff, M. T. Sykes, B. H. Walker, M. Walker, & D. H. Wall. 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* **287**:1770-1774.
- Salvo, A. 1996. *Diversidad y estructura en comunidades de parasitoides (Hymenoptera: Parasitica) de minadores de hojas (Diptera: Agromyzidae)*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- Salvo, A., M. S. Fenoglio, & M. Videla. 2005. Parasitism of a leafminer in managed versus natural habitats. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **109**:213-220.

- Salvo, A. & G. Valladares. 1998. Taxonomic composition of hymenopteran parasitoid assemblages from agromyzid leafminers sampled in central Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **33**:116-123.
- Salvo, A. & G. Valladares. 1999. Parasitoid assemblage size and host ranges in a parasitoid (Hymenoptera) - agromyzid (Diptera) system from central Argentina. *Bulletin of Entomological Research* **89**:193-197.
- Salvo, A. & G. Valladares. 2004. Looks are important: parasitic assemblages of agromyzid leafminers (Diptera) in relation to mine shape and contrast. *Journal of Animal Ecology* **73**:505.
- Salvo, A., G. Valladares, & L. Cagnolo. 2011. A comparative analysis of parasitoid assemblages of dipteran, lepidopteran and coleopteran leafminers in natural habitats of Central Argentina. *Studies of Neotropical Fauna & Environment* **46**:11-22.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs, & C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology* **5**:18-32.
- Scheiner, S. M. 2003. Six types of species-area curves. *Global Ecology & Biogeography* **12**:441-447.
- Schenone, M. A. 1999. Estudio de las interacciones planta-polinizador en una comunidad de Bosque Chaqueño Serrano. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- Schoenly, K., R. Beaver, & T. Heumier. 1991. On the trophic relations of insects: a food web approach. *American Naturalist* **137**:597-638.
- Schüepp, C., J. D. Herrmann, F. Herzog, & M. H. Schmidt-Entling. 2011. Differential effects of habitat isolation and landscape composition on wasps, bees, and their enemies. *Oecologia* **165**:713-721.
- Schweiger, O., J. C. Biesmeijer, R. Bommarco, T. Hickler, P. E. Hulme, S. Klotz, I. Kühn, M. Moora, A. Nielsen, R. Ohlemüller, T. Petanidou, S. G. Potts, P. Pysek, J. C. Stout, M. T. Sykes, T. Tscheulin, M. Vilà, G.-R. Walther, C. Westphal, M. Winter, M. Zobel, & J. Settele. 2010. Multiple stressors on biotic interactions: how climate change and alien species interact to affect pollination. *Biological Reviews* **85**:777-795.
- Sharkey, M. J. 2007. Phylogeny and classification of Hymenoptera. *Zootaxa* **1668**:521-548.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf. 1995. *Biometry*. 2nd edition. Freeman, New York.
- Sosa, C. A. 2006. Abejas (Hymenoptera: Apiformes) y la polinización de la flora nativa y de cultivos hortícolas en Córdoba (Argentina). Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- Southwood, T. R. E. 1984. The sampling programme and the measurement and description of dispersion. *Ecological methods with particular reference to study of insect populations*. Chapman and Hall, New York, NY.
- Srivastava, D. & J. H. Lawton. 1998. Why more productive sites have more species: An experimental test of theory using tree-hole communities. *American Naturalist* **152**:510-529.
- Steffan-Dewenter, I. 2002. Landscape context affects trap-nesting bees, wasps, and their natural enemies. *Ecological Entomology* **27**:631-637.
- Steffan-Dewenter, I. 2003. Importance of Habitat Area and Landscape Context for Species Richness of Bees and Wasps in Fragmented Orchard Meadows. *Conservation Biology* **17**:1036-1044.
- Steffan-Dewenter, I., A.-M. Klein, V. Gaebele, T. Alfert, & T. Tschardt. 2006. Bee diversity and plant-pollinator interactions in fragmented landscapes. Pages 387-410 in N. M. Waser and J. Ollerton, editors. *Specialization and Generalization in Plant-Pollinator Interactions*. University of Chicago Press, Chicago.
- Steffan-Dewenter, I. & A. Kuhn. 2003. Honeybee foraging in differentially structured landscapes. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **270**:569-575.
- Steffan-Dewenter, I., U. Münzemberg, C. Bürger, C. Thies, & T. Tschardt. 2002. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* **83**:1421-1432.

- Steffan-Dewenter, I. & S. Schiele. 2008. Do resources or natural enemies drive bee population dynamics in fragmented habitats? *Ecology* **89**:1375-1387.
- Steffan-Dewenter, I. & T. Tscharntke. 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* **121**:432-440.
- Steffan-Dewenter, I. & T. Tscharntke. 2000. Butterfly community structure in fragmented habitats. *Ecology Letters* **3**:449-456.
- Steffan-Dewenter, I. & T. Tscharntke. 2002. Insect communities and biotic interactions on fragmented calcareous grasslands-a mini review. *Biological Conservation* **104**:275-284.
- Stephen, W. P. & S. Rao. 2005. Unscented color traps for non-*Apis* bees (Hymenoptera: Apiformes). *Journal of the Kansas Entomological Society* **78**:373-380.
- Stiling, P. 1987. The frequency of density dependence in insect host-parasitoid systems. *Ecology* **68**:844-856.
- Stoner, K. J. L. & A. Joern. 2004. Landscape vs. local habitat scale influences to insect communities from tallgrass prairie remnants. *Ecological Applications* **14**:1306-1320.
- Strong, D. R., J. H. Lawton, & T. R. E. Southwood. 1984. *Insects on plants*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Sugihara, G. 1980. Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns. *American Naturalist* **116**:770-787.
- Summerville, K. S. & T. O. Crist. 2004. Contrasting effects of habitat quantity and quality on moth communities in fragmented landscapes. *Ecography* **27**:3-12.
- Sutherland, W. J. 1996. *From individual behaviour to population ecology*. Oxford University Press, Oxford (USA).
- Suttle, K. B. 2003. Pollinators as mediators of top-down effects on plants. *Ecology Letters* **6**:688-694.
- Taki, H., P. G. Kevan, B. F. Viana, F. O. Silva, & M. Buck. 2007. Artificial covering on trap nests improves the colonization of trap-nesting wasps. *Journal of Applied Ecology* **132**:225-229.
- Taylor, P. D., L. Fahrig, K. Henein, & G. Merriam. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* **68**:571-573.
- Terás, I. 1983. Estimation of bumblebees densities (*Bombus*: Hymenoptera, Apidae). *Acta Zoologica Fennica* **42**:103-113.
- Thies, C., I. Steffan-Dewenter, & T. Tscharntke. 2003. Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos* **101**:18-25.
- Thomas, C. D. 2000. Dispersal and extinction in fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **267**:139-145.
- Tormos, J., J. D. Asís, S. F. Gayubo, J. Calvo, & M. A. Martijn. 2005. Ecology of crabronid wasps found in trap nests from Spain (Hymenoptera: Spheciformes). *Florida Entomologist* **88**:278-284.
- Triplehorn, C. A. & N. F. Johnson. 2005. *Borror and DeLong's Introduction to the Study of Insects*. 7th edition edition. Thomson-Brooks/Cole, Belmont, CA.
- Tscharntke, T. & R. Brandl. 2004. Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annual Review of Entomology* **49**:405-430.
- Tscharntke, T., A. Gathmann, & I. Steffan-Dewenter. 1998. Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions. *Journal of Applied Ecology* **35**:708-719.
- Tscharntke, T., B. A. Hawkins, T. Tscharntke, & B. A. Hawkins. 2002a. *Multitrophic level interactions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tscharntke, T., A. M. Klein, A. Kruess, I. Steffan-Dewenter, & C. Thies. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecology Letters* **8**:857-874.
- Tscharntke, T., A. Kruess, B. A. Hawkins, & H. V. Cornell. 1999. Habitat fragmentation and biological control. Pages 190-205 *Theoretical Approaches to Biological Control*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- Tscharntke, T., I. Steffan-Dewenter, A. Kruess, & C. Thies. 2002b. Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecological Applications* **12**:354-363.
- Tscharntke, T., I. Steffan-Dewenter, A. Kruess, & C. Thies. 2002c. Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. *Ecological Research* **17**:229-239.
- Tylianakis, J. M., A. M. Klein, T. Lozada, & T. Tscharntke. 2006a. Spatial scale of observation affects  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$  diversity of cavity-nesting bees and wasps across a tropical land-use gradient. *Journal of Biogeography* **33**:1295-1304.
- Tylianakis, J. M., A. M. Klein, & T. Tscharntke. 2005. Spatio-temporal variation in the diversity of Hymenoptera across a tropical habitat gradient. *Ecology* **86**:3296-3302.
- Tylianakis, J. M., T. Tscharntke, & A. M. Klein. 2006b. Diversity, ecosystem function, and stability of parasitoid-host interactions across a tropical habitat gradient. *Ecology* **87**:3047-3057.
- Valladares, G., A. Salvo, & L. Cagnolo. 2006. Habitat Fragmentation Effects on Trophic Processes of Insect-Plant Food Webs. *Conservation Biology* **20**:212-217.
- Valladares, G., A. Salvo, & H. J. C. Godfray. 2001. Quantitative food webs of dipteran leafminers and their parasitoids in Argentina. *Ecological Research* **16**:925-939.
- van de Koppel, J., R. D. Bardgett, J. Bengtsson, C. Rodriguez-Barrueco, M. Rietkerk, M. J. Wassen, & V. Wolters. 2005. The effects of spatial scale on trophic interactions. *Ecosystems* **8**:801-807.
- van Nouhuys, S. & I. Hanski. 2002a. Colonization rates and distances of a host butterfly and two specific parasitoids in a fragmented landscape. *Journal of Animal Ecology* **71**:639-650.
- van Nouhuys, S. & I. Hanski. 2002b. Multitrophic interactions in space: metacommunities dynamics in fragmented landscapes. Pages 124-147 in T. Tscharntke and B. A. Hawkins, editors. *Multitrophic level interactions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Vázquez, D. P., V. Aschero, & E. L. Stevani. 2008. Livestock grazing, habitat protection and diversity of bees and wasps in the Central Monte desert. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* **67**:3-4.
- Vázquez, D. P., N. P. Chacoff, & L. Cagnolo. 2009. Evaluating multiple determinants of the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology* **90**:2039-2046.
- Vázquez, D. P., R. Poulin, R. Krasnov, & I. Shenbrot. 2005. Species abundance and the distribution of specialization in host-parasite interaction networks. *Journal of Animal Ecology* **74**:946-955.
- Veddeler, D., J. Tylianakis, T. Tscharntke, & A.-M. Klein. 2010. Natural enemy diversity reduces temporal variability in wasp but not bee parasitism. *Oecologia* **162**:755-762.
- Vervoorst, F. 1982. Noroeste. Conservación de la vegetación natural en la República Argentina. in XVIII Jornadas Argentinas de Botánica, Tucumán, Argentina.
- Walde, S. J. & W. W. Murdoch. 1988. Spatial density dependence in parasitoids. *Annual Review of Entomology* **33**:441-466.
- Waser, N. M., L. Chittka, M. V. Price, N. M. Williams, & J. Ollerton. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* **77**:1043-1060.
- Wcislo, W. T. & J. H. Cane. 1996. Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. *Annual Review of Entomology* **41**:257-286.
- Wearing, C. H. & A. C. Harris. 1999. Evaluation of the Predatory Wasp, *Ancistrocerus gazella*, for Biological Control of Leafrollers in Otago Fruit Crops: 1. Prey Composition, Nest Structure and Wasp Productivity from Artificial Nests. *Biocontrol Science and Technology* **9**:315-325.
- Weins, J. A. 1994. Habitat fragmentation: island v landscape perspectives on bird conservation. *Ibis* **137**:97-104.
- Weisser, W. W. 2000. Metapopulation dynamics in an aphid-parasitoid system. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **97**:83-92.
- Westphal, C., R. Bommarco, G. Carré, E. Lamborn, N. Morison, T. Petanidou, S. G. Potts, S. P. M. Roberts, H. Szentgyörgyi, T. Tscheulin, B. E. Vaissière, M. Woyciechowski, J. C. Biesmeijer,



- W. E. Kunin, J. Settele, & I. Steffan-Dewenter. 2008. Measuring bee diversity in different European habitats and biogeographical regions. *Ecological Monographs* **78**:653–671.
- Westphal, C., I. Steffan-Dewenter, & T. Tschardt. 2006. Bumblebees experience landscapes at different spatial scales: possible implications for coexistence. *Oecologia* **149**:289–300.
- Westrich, P. 1996. Habitat requirements of central European bees and the problems of partial habitats. Pages 1-6 in A. Matheson, S. L. Buchmann, C. O'Toole, P. Westrich, and I. H. Williams, editors. *The conservation of bees*. Academic Press London
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon* **21**:213-251.
- Wiens, J. A., R. L. Schooley, & R. D. J. Weeks. 1997. Patchy Landscapes and Animal Movements: Do Beetles Percolate? *Oikos* **78**:257-264.
- Wilcock, C. & R. Neiland. 2002. Pollination failure in plants: why it happens and when it matters. *Trends in Plant Science* **7**:270-277.
- Wilson, J. S., T. Griswold, & O. J. Messinger. 2008. Sampling Bee Communities (Hymenoptera: Apiformes) in a Desert Landscape: Are Pan Traps Sufficient? *Journal of the Kansas Entomological Society* **81**:288-300.
- Willink, A. 1951. Los véspidos sociales argentinos. *Acta Zoologica Lilloana* **10**:108-141.
- Willink, A. 1953. Especies Argentinas de *Mischocyttarus* de Saussure. *Acta Zoologica Lilloana* **14**:320-323.
- Winfree, R., R. Aguilar, D. P. Vázquez, G. LeBuhn, & M. A. Aizen. 2009. A meta-analysis of bees' response to anthropogenic disturbance. *Ecology* **90**:2068-2076.
- Winfree, R., B. J. Gross, & C. Kremen. 2011. Valuing pollination services to agriculture. *Ecological Economics* **71**:80–88.
- With, K. A. & A. A. King. 1999. Extinction thresholds for species in fractal landscapes. *Conservation Biology* **13**:314-326.
- With, K. A., D. M. Pavuk, J. L. Worchuck, R. K. Oates, & J. Fischer. 2002. Threshold effects of landscape structure on biological control in agroecosystems. *Ecological Applications* **12**:52-65.
- Wittmann, D. & M. Hoffman. 1990. Bees of Rio Grande do Sul, Southern Brazil (Insecta, Hymenoptera, Apoidea). *Iheringia, Sér.Zool.* **70**:17-43.
- Woodward, G., B. Ebenman, M. Emmerson, J. M. Montoya, J. Olesen, A. Valido, & P. H. Warren. 2005. Body size in ecological networks. *Trends in Ecology & Evolution* **20**:402-409.
- Zabel, J. & T. Tschardt. 1998. Does fragmentation of *Urtica* habitats affect phytophagous and predatory insects differentially? *Oecologia* **116**:419-425.
- Zak, M. R., M. Cabido, & J. G. Hodgson. 2004. Do subtropical seasonal forests in the Gran Chaco, Argentina, have a future? *Biological Conservation* **120**:589-598.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey.
- Zschokke, S., C. Dolt, H.-P. R. , P. Oggier, B. Braschler, G. H. Thommen, E. Lüdin, A. Erhardt, & B. Baur. 2000. Short-term responses of plants and invertebrates to experimental small-scale grassland fragmentation. *Oecologia* **125**:559-572.



**ANEXO I.** Lista de especies y morfoespecies y su clasificación según Serie y Familia taxonómica, Gremio, organización social, tamaño, nidificación. Se muestra el número de individuos registrado por cada metodología de captura en 9 fragmentos de Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba. BN: búsqueda de nidos; NT: nidos trampa; CV: conteo visual; RED: red de arrastre; TA: trampa de agua.

Serie	Familia	Especie - morfoespecie	Gremio	Org. Social	Tamaño	Nidificación	Metodología de captura					
							BN	NT	CV	RED	TA	
Aculeata	Andrenidae	<i>Calliopsis</i> Smith sp1.	Polinizadores	Solitario	Intermedio	Excavado			2		2	
		<i>Calliopsis</i> Smith sp2.	Polinizadores	Solitario	Intermedio	Excavado					1	
		cf <i>Heterosarus</i> Robertson sp1.	Polinizadores	Solitario	Pequeño	Excavado			3			
		Panurginae sp1.	Polinizadores	Desconocida	Pequeño	Desconocida					1	
		<i>Protandrena</i> Cockerell sp1.	Polinizadores	Solitario	Intermedio	Excavado			1			
		Apidae	<i>Anthophora</i> Latreille sp1.	Polinizadores	Solitario	Intermedio	Excavado			3		
			<i>Apis mellifera</i> L.	Polinizadores	Eu-social	Intermedio	Variable	5		1468	72	1
			Apoideo sp1.	Polinizadores	Desconocida	Sin datos	Desconocida				1	
			Apoideo sp2.	Polinizadores	Solitario	Grande	Desconocida			3		
			<i>Bombus bellicosus</i> Smith	Polinizadores	Eu-social	Grande	Madrigueras	1		25		
	<i>Bombus morio</i> Swederus		Polinizadores	Eu-social	Grande	Madrigueras	6		199	12		
	<i>Bombus opifex</i> Smith		Polinizadores	Eu-social	Grande	Madrigueras	1		43	3		
	<i>Centris tricolor</i> Friese		Polinizadores	Solitario	Intermedio	Excavado			7			
	<i>Ceratina</i> Latreille sp1.		Polinizadores	Solitario	Pequeño	O. pre existentes			9			
	<i>Ceratina</i> Latreille sp2.		Polinizadores	Solitario	Pequeño	O. pre existentes			4		1	
	<i>Ceratina</i> Latreille sp3.		Polinizadores	Solitario	Pequeño	O. pre existentes			6			
	<i>Ceratina</i> Latreille sp4.		Polinizadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes					6	
	<i>Diadasia</i> Patton s.str. sp1.		Polinizadores	Solitario	Intermedio	Excavado			9			
	<i>Diadasia</i> Patton s.str. sp2.		Polinizadores	Solitario	Intermedio	Excavado			3			
	<i>Diadasia</i> Patton s.str. sp3.		Polinizadores	Solitario	Intermedio	Excavado			1			
	<i>Diadasia</i> Patton s.str. sp4.		Polinizadores	Solitario	Intermedio	Excavado					1	
	<i>Eufriesea</i> Cockerell sp1.		Polinizadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes			4			
	Exomalopsini sp.		Polinizadores	Comunal	Intermedio	Excavado					1	
	<i>Exomalopsis</i> Spinola sp1.		Polinizadores	Comunal	Pequeño	Excavado			27	3	3	

Musicante M. L.

Serie	Familia	Especie - morfoespecie	Gremio	Org. Social	Tamaño	Nidificación	BN	NT	CV	RED	TA
		<i>Exomalopsis</i> Spinola sp2.	Polinizadores	Comunal	Pequeño	Excavado			1		
		<i>Leiopodus</i> Smith sp1.	Polinizadores	Desconocida	Intermedio	Desconocida					2
		<i>Melissoptila bonaerensis</i> Holmberg	Polinizadores	Comunal	Intermedio	Excavado			83	3	4
		<i>Melissoptila dama</i> (Vachal)	Polinizadores	Comunal	Intermedio	Excavado			9		1
		<i>Melissoptila</i> sp. cf <i>unicornis</i> (Ducke)	Polinizadores	Comunal	Intermedio	Excavado			8	2	1
		<i>Melissoptila</i> Holmberg sp2.	Polinizadores	Comunal	Intermedio	Excavado			13	1	
		<i>Melissoptila</i> Holmberg sp3.	Polinizadores	Comunal	Intermedio	Excavado			4	1	
		<i>Melissoptila</i> Holmberg sp4.	Polinizadores	Comunal	Intermedio	Excavado			6		
		<i>Melissoptila</i> Holmberg sp5.	Polinizadores	Comunal	Intermedio	Excavado			8	1	1
		<i>Nomada</i> Scopoli sp1.	Cleptoparásitos	Solitario	Intermedio	sin nido			7		
		<i>Odyneropsis</i> Schrottky sp.	Cleptoparásitos	Solitario	Intermedio	sin nido			2		
		<i>Ptilothrix</i> Smith sp1.	Polinizadores	Solitario	Intermedio	Variable			3		
		<i>Svastra</i> Holmberg sp.	Polinizadores	Comunal	Intermedio	Excavado			1		
		<i>Tetrapedia</i> Klug sp.	Polinizadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes			1		
		<i>Thygater</i> Holmberg sp1.	Polinizadores	Comunal	Intermedio	Excavado			6		
		<i>Xilocopaordinaria</i> Smith	Polinizadores	Solitario	Grande	Taladra madera				1	
		<i>Xilocopa</i> Latreille, sp	Polinizadores	Solitario	Grande	Taladra madera			1		
		<i>Xilocopa splendidula</i> Lepeletier	Polinizadores	Solitario	Grande	Taladra madera			3		
	Bethylidae	Bethylidae sp1.	Parasitoides	Solitario	Pequeño	sin nido					3
		<i>Chilicola</i> Spinola sp1.	Polinizadores	Solitario	Pequeño	O. pre existentes			10	1	
		<i>Chilicola</i> Spinola sp2.	Polinizadores	Solitario	Pequeño	O. pre existentes			2		
		<i>Colletes</i> Latreille sp.	Polinizadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes		9	1		
		Colletidae sp1.	Polinizadores	Solitario	Intermedio	Desconocida				1	
		Colletidae sp2.	Polinizadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes			3		
		<i>Eulonchopria</i> Brèthes sp1.	Polinizadores	Solitario	Pequeño	Excavado			3		
	Crabronidae	<i>Cerceris</i> Latreille sp1.	Predadores	Solitario	Intermedio	Excavado	1				
		<i>Solierella</i> Spinola sp.	Predadores	Solitario	Pequeño	Desconocida					1
		<i>Trypoxylon (Trypargilum) lactitarse</i> Saussure	Predadores	Solitario	Grande	O. pre existentes		77			1

Serie	Familia	Especie - morfoespecie	Gremio	Org. Social	Tamaño	Nidificación	BN	NT	CV	RED	TA
		<i>Trypoxylon (Trypargilum) aff. nitidum aztecum</i> (Saussure)	Predadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes		47			
		<i>Trypoxylon (Trypargilum) afftenocitlan</i> sp1.	Predadores	Solitario	Grande	O. pre existentes		118			
		<i>Trypoxylon (Trypargilum) aff. tenocitlan</i> sp2.	Predadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes		65	1		
	Eumenidae	<i>Ancistroceroides</i> Saussure sp1.	Predadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes			2		2
		<i>Euodynerus</i> Dalla Torre sp1.	Predadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes		1	3		
		<i>Gastrodynerus</i> Bohart sp1.	Predadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes		41			
		<i>Hypalastroides</i> Saussure sp1.	Predadores	Solitario	Intermedio	Variable		13	11	1	1
		<i>Hypalastroides</i> Saussure sp2.	Predadores	Solitario	Intermedio	Variable		20	2		
		<i>Hypalastroides</i> Saussure sp3.	Predadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes		57			
		<i>Hypalastroides</i> Saussure sp6.	Predadores	Solitario	Intermedio	Variable			1		
		<i>Hypancistrocerus</i> Saussure sp1.	Predadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes			1		
		<i>Ichodynerus</i> Willink sp1.	Predadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes		3	6		
		<i>Pachodyneurus</i> Saussure sp1.	Predadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes		62	6		
		<i>Pachymenes</i> Saussure sp1.	Predadores	Solitario	Intermedio	Alfarera			5		
		<i>Pachyminixi</i> Giordani Soika sp1.	Predadores	Solitario	Intermedio	Alfarera			5		1
		<i>Parancistrocerus</i> Bequaert sp1.	Predadores	Solitario	Intermedio	Alfarera			2		1
		<i>Parazumia</i> Saussure sp1.	Predadores	Solitario	Intermedio	Alfarera			6		
		<i>Sphaeromenes</i> Giordani Soika sp1.	Predadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes			3		2
		<i>Stenodynerus</i> Saussure sp1.	Predadores	Solitario	Intermedio	Alfarera			4		1
		<i>Stenonartonia</i> Giordani Soika sp1.	Predadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes		1			
		<i>Zethus</i> Fabricius sp1.	Predadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes		42	4		
	Formicidae	<i>Camponotusmus</i> (Roger)	Hormigas	Eu-social	Sin datos	Variable			3	21	35
		Formicidae sp1.	Hormigas	Eu-social	Sin datos	Variable			4	56	15
		Formicidae sp2.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida				5	
		Formicidae sp3.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida			1	64	2
		Formicidae sp4.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida				1	

Musicante M. L.

Serie	Familia	Especie - morfoespecie	Gremio	Org. Social	Tamaño	Nidificación	BN	NT	CV	RED	TA
		Formicidae sp5.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida				40	1
		Formicidae sp6.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida				52	4
		Formicidae sp7.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida			2	17	20
		Formicidae sp8.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida			4	1	1
		Formicidae sp9.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida			3	4	
		Formicidae sp10.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida			1	2	
		Formicidae sp11.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida				7	19
		Formicidae sp12.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida				10	5
		Formicidae sp13.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida				2	2
		Formicidae sp14.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida				1	13
		Formicidae sp15.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida				1	7
		Formicidae sp16.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida				2	1
		Formicidae sp17.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida				9	2
		Formicidae sp18.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida				1	2
		Formicidae sp19.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida				2	1
		Formicidae sp20.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida				2	
		Formicidae sp21.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida				1	
		Formicidae sp22.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida				1	
		Formicidae sp23.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida				1	
		Formicidae sp24.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida			1		
		Formicidae sp25.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida					11
		<i>Pseudomyrmex</i> Lund sp1.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida			2	12	3
		<i>Pseudomyrmex</i> Lund sp2.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida			4	6	
		<i>Pseudomyrmex</i> Lund sp3.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida			2	1	
		<i>Pseudomyrmex</i> Lund sp4.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida			3	1	
		<i>Pseudomyrmex</i> Lund sp5.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida			2	1	1
		<i>Pseudomyrmex</i> Lund sp6.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida				12	1
		<i>Pseudomyrmex</i> Lund sp7.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida				1	6

Serie	Familia	Especie - morfoespecie	Gremio	Org. Social	Tamaño	Nidificación	BN	NT	CV	RED	TA	
	Halictidae	<i>Pseudomyrmex</i> Lund sp8.	Hormigas	Desconocida	Sin datos	Desconocida				1		
		<i>Agapostemon</i> Guérin-Ménéville sp1.	Polinizadores	Solitario	Pequeño	Excavado			5			
		<i>Augochlora nausicaa</i> (Schrottky)	Polinizadores	Eu-social	Pequeño	O. pre existentes			21		13	
		<i>Augochlora phoemonoe</i> (Schrottky)	Polinizadores	Eu-social	Intermedio	O. pre existentes			36	7	6	
		<i>Augochlorella</i> Sandhouse sp1.	Polinizadores	Eu-social	Pequeño	Excavado			31	3	11	
		<i>Augochloropsis</i> Cockerell sp1.	Polinizadores	Social	Intermedio	Excavado			17	2	1	
		<i>Augochloropsis</i> Cockerell sp2.	Polinizadores	Social	Intermedio	Excavado			5			
		<i>Augochloropsis cupreola</i> Cockerell	Polinizadores	Social	Intermedio	Excavado			10		1	
		Halictini sp1.	Polinizadores	Desconocida	Intermedio	Desconocida			1			
		<i>Lasioglossum (Dialictus)</i> Robertson sp1.	Polinizadores	Desconocida	Pequeño	Desconocida						7
		<i>Lasioglossum (Dialictus)</i> Robertson sp2.	Polinizadores	Eu-social	Pequeño	Excavado			186	16	81	
		<i>Lasioglossum (Evylaeus)</i> Robertson sp1.	Polinizadores	Desconocida	Pequeño	Desconocida						1
		<i>Lasioglossum (Habralictellus)</i> Moure and Hurd sp1.	Polinizadores	Solitario	Pequeño	Excavado			1			
		<i>Lasioglossum (Lasioglossum)</i> Curtis s.str. sp1.	Polinizadores	Solitario	Pequeño	Excavado			1		4	
		Megachilidae	<i>Sphecodes</i> Latreille sp1.	Cleptoparásitos	Solitario	Pequeño	Desconocida					1
	<i>Temnosoma metallicum</i> Smith		Cleptoparásitos	Solitario	Intermedio	sin nido			1			
	<i>Anthodioctes</i> Holmberg sp2.		Polinizadores	Solitario	Pequeño	O. pre existentes			5			
	<i>Anthodioctes</i> Holmberg sp3.		Polinizadores	Solitario	Pequeño	O. pre existentes			1		1	
	<i>Anthodioctes</i> Holmberg sp4.		Polinizadores	Solitario	Pequeño	O. pre existentes		8	1			
	<i>Anthodioctes</i> Holmberg sp5.		Polinizadores	Solitario	Pequeño	O. pre existentes		160	4		1	
	<i>Anthodioctes</i> Holmberg sp6.		Polinizadores	Solitario	Pequeño	O. pre existentes		42	4			
	<i>Coelioxys</i> Latreille sp1.		Cleptoparásitos	Solitario	Intermedio	sin nido		17	2			
	<i>Lithurge</i> Latreille sp1.		Polinizadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes			6			
	<i>Lithurge</i> Latreille sp2.		Polinizadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes			2		1	
	<i>Megachile Chalicodoma</i> Lepeletier sp1.	Polinizadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes			5				

Musicante M. L.

Serie	Familia	Especie - morfoespecie	Gremio	Org. Social	Tamaño	Nidificación	BN	NT	CV	RED	TA
		<i>Megachile</i> Latreille sp1.	Polinizadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes		35			
		<i>Megachile</i> Latreille sp2.	Polinizadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes		58	4		
		<i>Megachile</i> Latreille sp3.	Polinizadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes			1		
		<i>Megachile</i> Latreille sp4.	Polinizadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes			2		
		<i>Megachile</i> Latreille sp6.	Polinizadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes			1		
		<i>Megachile</i> Latreille sp7.	Polinizadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes			1		
		<i>Megachile</i> Latreille sp9.	Polinizadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes		12			
		<i>Megachile</i> Latreille sp10.	Polinizadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes			1		
		<i>Megachile</i> Latreille sp11.	Polinizadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes		19			
		<i>Megachile</i> Latreille sp12.	Polinizadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes			1		
		<i>Megachile</i> Latreille sp13.	Polinizadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes			1		
	Mutilidae	<i>Photomorphus</i> Viereck sp1.	Predadores	Solitario	Pequeño	Desconocida					1
		Sphaerophthiminae sp1.	Predadores	Desconocida	Intermedio	Excavado	1				
	Pompilidae	<i>Agenioideus</i> Ashmead sp1.	Predadores	Solitario	Intermedio	Desconocida					1
		<i>Anoplius</i> Dufour sp1.	Predadores	Solitario	Grande	Desconocida			3		4
		<i>Anoplius</i> Dufour sp2.	Predadores	Solitario	Grande	Desconocida			2		1
		<i>Aplochares</i> Banks sp1.	Predadores	Solitario	Grande	Desconocida					2
		<i>Aporinellus</i> Banks sp1.	Predadores	Solitario	Intermedio	Desconocida					2
		<i>Arachnospila</i> Kincaid sp1.	Predadores	Solitario	Grande	O. pre existentes		94			
		<i>Aridestus</i> Banks sp1.	Predadores	Solitario	Intermedio	Desconocida					1
		<i>Auplopus</i> Spinola sp1.	Predadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes		433			4
		<i>Auplopus</i> Spinola sp2.	Predadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes		7			
		<i>Austrochares</i> Banks sp1.	Predadores	Solitario	Grande	O. pre existentes			1		1
		<i>Austrochares</i> Banks sp2.	Predadores	Solitario	Intermedio	Desconocida					1
		<i>Austrochares</i> Banks sp3.	Predadores	Solitario	Pequeño	Desconocida					3
		cf <i>Priocnessus</i> Banks sp1	Predadores	Solitario	Grande	Desconocida			1		
		<i>Irenangelus</i> Schulz sp1.	Predadores	Solitario	Pequeño	Desconocida					2
		<i>Paracyphononyx</i> Ashmead sp1.	Predadores	Solitario	Intermedio	Desconocida					11



Efectos de la fragmentación del hábitat sobre himenópteros

Serie	Familia	Especie - morfoespecie	Gremio	Org. Social	Tamaño	Nidificación	BN	NT	CV	RED	TA
		<i>Paracyphononyx</i> Ashmead sp2.	Predadores	Solitario	Intermedio	Desconocida					1
		<i>Poecilopompilus</i> Howard sp1.	Predadores	Solitario	Sin datos	Desconocida					1
		Pompilidae sp1.	Predadores	Solitario	Sin datos	Excavado	1				
		Pompilidae sp2.	Predadores	Solitario	Grande	Desconocida			1		
		Pompilidae sp3.	Predadores	Solitario	Grande	Desconocida			1		
	Scoliidae	<i>Campsomeris</i> Guerin sp1.	Parasitoides	Solitario	Grande	sin nido			1	1	
		<i>Campsomeris</i> Guerin sp2.	Parasitoides	Solitario	Grande	sin nido			4		
		<i>Campsomeris</i> Guerin sp3.	Parasitoides	Solitario	Grande	sin nido			6		
	Sphecidae	<i>Ammophila</i> Kirby sp1.	Predadores	Solitario	Grande	Excavado	7		28		2
		<i>Cerceris</i> Latreille sp1.	Predadores	Solitario	Grande	Excavado			13		
		<i>Cerceris</i> Latreille sp2.	Predadores	Solitario	Intermedio	Excavado			2		
		<i>Cerceris</i> Latreille sp3.	Predadores	Solitario	Intermedio	Excavado			1		
		<i>Cerceris</i> Latreille sp4.	Predadores	Solitario	Intermedio	Excavado			1		1
		<i>Cerceris</i> Latreille sp5.	Predadores	Solitario	Intermedio	Excavado			3		
		cf <i>Neoplisus</i> Bohat sp1.	Predadores	Solitario	Intermedio	Desconocida			1		
		<i>Chlorion</i> Latreille sp1.	Predadores	Solitario	Grande	Desconocida			3		
		<i>Crabro</i> Fabricius sp1.	Predadores	Solitario	Intermedio	O. pre existentes			1		
		<i>Isodontia</i> Patton sp1.	Predadores	Solitario	Grande	O. pre existentes		124	10		
		<i>Larra</i> Fabricius sp1.	Predadores	Solitario	Pequeño	Desconocida					2
		<i>Liris</i> Fabricius sp1.	Predadores	Desconocida	Intermedio	Desconocida					3
		Sphecidae sp1.	Predadores	Solitario	Grande	Desconocida			3		
		Sphecidae sp3.	Predadores	Solitario	Sin datos	Excavado	2				
		Sphecidae sp4.	Predadores	Solitario	Intermedio	Alfarera	1				
		<i>Tachytes</i> Panzer sp1.	Predadores	Solitario	Grande	Excavado			1		
		<i>Tachytes</i> Panzer sp2.	Predadores	Solitario	Intermedio	Excavado			2		
	Tiphiidae	<i>Anthosila</i> Genise sp1.	Parasitoides	Solitario	Intermedio	sin nido			2		1
		<i>Krombeinia</i> Pate sp1.	Parasitoides	Solitario	Intermedio	sin nido					3
		cf <i>Megathipia</i> Kims sp1.	Parasitoides	Solitario	Intermedio	sin nido				2	

Musicante M. L.

Serie	Familia	Especie - morfoespecie	Gremio	Org. Social	Tamaño	Nidificación	BN	NT	CV	RED	TA
		<i>Megathipia</i> Kims sp2.	Parasitoides	Solitario	Intermedio	sin nido					5
		<i>Megathipia</i> Kims sp3.	Parasitoides	Solitario	Intermedio	sin nido					5
		<i>Myzinum</i> Latreille sp1.	Parasitoides	Solitario	Intermedio	sin nido			14	2	1
		<i>Myzinum</i> Latreille sp2.	Parasitoides	Solitario	Grande	sin nido			1		
	Vespidae	<i>Brachygastra lecheguana</i> Latreille	Predadores	Eu-social	Intermedio	Libre	5		31	2	
		cf <i>Epipona</i> Latreille sp1.	Predadores	Social	Intermedio	Desconocida			1		
		<i>Mischocyttarus (Kappa)</i> lules Willink	Predadores	Desconocida	Grande	Desconocida					1
		<i>Myschocyttarus rotundicollis</i> (Cam.)	Predadores	Social	Grande	Libre			16		24
		<i>Polybia ignobilis</i> (Hal.).	Predadores	Social	Grande	O. pre existentes			12		
		<i>Polybia ruficeps</i> Schrottky	Predadores	Eu-social	Intermedio	Variable	4	19	10	5	3
		<i>Trimeria</i> Saussure sp1.	Predadores	Desconocida	Pequeño	Desconocida				2	
Parasitica	Aphelinidae	Aphelinidae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
	Bethylidae	Bethylidae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
	Braconidae	Agathidinae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido			1		
		Alysiniae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	1
		<i>Apanteles</i> Foertser sp1.	Parasitoides	Desconocida	Intermedio	sin nido		7	1		
		<i>Aphaereta</i> Foerster sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	2
		cf <i>Aphaereta</i> Foerster sp. 2	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Aphidiinae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				3	
		<i>Lysaphidius</i> Smith sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		<i>Bracon</i> Fabricius sp1.	Parasitoides	Desconocida	Grande	sin nido			2	5	
		<i>Bracon</i> Fabricius sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		<i>Bracon</i> Fabricius sp3.	Parasitoides	Desconocida	Sin datos	sin nido				1	
		<i>Bracon</i> Fabricius sp4.	Parasitoides	Desconocida	Sin datos	sin nido				1	
		cf <i>Bracon</i> Fabricius sp5.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Braconidae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Braconidae sp2.	Parasitoides	Desconocida	Sin datos	sin nido				1	
		Braconidae sp3.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1

Efectos de la fragmentación del hábitat sobre himenópteros

Serie	Familia	Especie - morfoespecie	Gremio	Org. Social	Tamaño	Nidificación	BN	NT	CV	RED	TA
		Braconidae sp4.	Parasitoides	Desconocida	Sin datos	sin nido					1
		<i>Bucculatriplex</i> Viereck sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		<i>Bucculatriplex</i> Viereck sp2.	Parasitoides	Desconocida	Sin datos	sin nido				1	
		cf <i>Aspilota</i> Foerster sp1.	Parasitoides	Desconocida	Sin datos	sin nido					1
		cf <i>Dolichogenidea</i> Viereck sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		cf <i>Hypomicrogaster</i> Ashmead sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		cf <i>Iphiaulax</i> Foerster sp1.	Parasitoides	Desconocida	Intermedio	sin nido				1	
		cf <i>Monitoriella</i> Hedqvist sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		cf <i>Opius</i> Wesmael sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		near <i>Opius</i> Wesmael sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Cheloninae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Doryctinae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Euphorinae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		<i>Heterospilus</i> Haliday sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Micogastrinae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Micogastrinae sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					3
		Micogastrinae sp3.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Micogastrinae sp4.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		<i>Microchelonus</i> Szepliget sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Miracinae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		<i>Mirax</i> Haliday sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Miscogasterinae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					2
		near <i>Orthostigma</i> Ratzeburg sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					3
		Opiinae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Opiinae sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Opiinae sp3.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					2
		<i>Phaedrotoma</i> Foerster sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				3	
	Ceraphronidae	Ceraphronidae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	1

Serie	Familia	Especie - morfoespecie	Gremio	Org. Social	Tamaño	Nidificación	BN	NT	CV	RED	TA
		Ceraphronidae sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Ceraphronidae sp3.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Ceraphronidae sp4.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Ceraphronidae sp5.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					9
	Chalcididae	<i>Brachymeria</i> Westwood sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido		34		1	1
		cf Chalcididae sp.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Chalcididae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido			1	7	
		Chalcidinae sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					3
		Chalcidinae sp3.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		<i>Conura</i> Spinola sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido			1		
		<i>Conura</i> Spinola sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido			1	4	
		<i>Hockeria</i> Walker sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido			1		
		<i>Spilochalcis</i> Thomson sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
	Chrysididae	<i>Neochrysis</i> Linsenmaier sp1.	Cleptoparásitos	Desconocida	Intermedio	sin nido		80			
		<i>Neochrysis</i> Linsenmaier sp2.	Cleptoparásitos	Desconocida	Intermedio	sin nido		2			
		<i>Pleurochrysis</i> Bohart sp1.	Cleptoparásitos	Desconocida	Intermedio	sin nido		1			
	Diapriidae	<i>Belytinae</i> sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					3
		Diapriidae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
	Drynidae	Drynidae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
	Elasmidae	Elasmidae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
	Encyrtidae	cf <i>Copidosoma</i> Ashmead sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		<i>Copidosoma</i> Ashmead sp.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				64	373
		<i>Copidosoma</i> Ashmead sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	1
		<i>Copidosoma</i> Ashmead sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	2
		<i>Copidosoma</i> Ashmead sp3.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				3	
		<i>Copidosoma</i> Ashmead sp4	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Encyrtidae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Encyrtidae sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	

*Efectos de la fragmentación del hábitat sobre himenópteros*

Serie	Familia	Especie - morfoespecie	Gremio	Org. Social	Tamaño	Nidificación	BN	NT	CV	RED	TA
		Encyrtidae sp3.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Encyrtidae sp4.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Encyrtidae sp5.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Encyrtidae sp6.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				4	
		Encyrtidae sp7.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido		2			
		Encyrtidae sp8.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Encyrtidae sp9.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				3	1
		Encyrtidae sp10.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				7	
		Encyrtidae sp11.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Encyrtidae sp12.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				4	
		Encyrtidae sp13.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Encyrtidae sp14.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Encyrtidae sp15.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				5	
		Encyrtidae sp16.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Encyrtidae sp17.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Encyrtidae sp18.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Encyrtidae sp19.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Encyrtidae sp20.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					2
		Encyrtidae sp21.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				6	
		Encyrtidae sp22.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Encyrtidae sp23.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Encyrtidae sp24.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Encyrtidae sp25.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Encyrtidae sp26.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Encyrtidae sp27.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Encyrtidae sp28.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Encyrtidae sp29.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Encyrtidae sp30.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1

Serie	Familia	Especie - morfoespecie	Gremio	Org. Social	Tamaño	Nidificación	BN	NT	CV	RED	TA
		Encyrtidae sp31.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					5
		Encyrtidae sp32.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					2
		Encyrtidae sp33.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Encyrtidae sp34.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Encyrtidae sp35.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Encyrtidae sp36.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Encyrtidae sp37.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		cf Encyrtidae sp.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				5	
	Eulophidae	<i>Galeopsomyia</i> Girault sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		cf <i>Cirrospilus</i> Westwood sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	1
		cf <i>Cirrospilus</i> Westwood sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		<i>Cirrospilus</i> Westwood sp3.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido			1	9	
		cf Eulophidae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		cf Eulophidae sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		cf Eulophidae sp3.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		cf Eulophidae sp4.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		cf Eulophidae sp5.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		cf <i>Horismenus</i> Walker sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		<i>Chrysocharis</i> Foerster sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Elachertinae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		<i>Elachertus</i> Spinola sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	1
		<i>Elachertus</i> spinola sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Entedontinae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Entedontinae sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				3	
		Entedontinae sp3.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				4	
		Entedontinae sp4.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Eulophidae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					4
		Eulophidae sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	

Efectos de la fragmentación del hábitat sobre himenópteros

Serie	Familia	Especie - morfoespecie	Gremio	Org. Social	Tamaño	Nidificación	BN	NT	CV	RED	TA
		Eulophidae sp3.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Eulophidae sp4.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Eulophidae sp5.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Eulophidae sp6.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Eulophidae sp7.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				6	
		Eulophidae sp8.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				3	
		Eulophidae sp9.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Eulophidae sp10.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Eulophidae sp11.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Eulophidae sp12.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Eulophidae sp13.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Eulophidae sp14.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				3	
		Eulophidae sp15.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Eulophidae sp16.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Eulophidae sp17.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Eulophidae sp18.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Eulophidae sp19.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Eulophidae sp20.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Eulophidae sp21.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		<i>Galeopsomyia</i> Girault sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				6	
		<i>Horismenus</i> Walker sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				7	1
		<i>Melittobia</i> Westwood sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido		121			
		Tetrastichinae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Tetrastichinae sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				6	
		Tetrastichinae sp3.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Tetrastichinae sp4.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Tetrastichinae sp5.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				4	
		Tetrastichinae sp6.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	

Musicante M. L.

Serie	Familia	Especie - morfoespecie	Gremio	Org. Social	Tamaño	Nidificación	BN	NT	CV	RED	TA
		Tetrastichinae sp7.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Tetrastichinae sp8.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Tetrastichinae sp9.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				3	
		Tetrastichinae sp10.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	1
		Tetrastichinae sp11.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Tetrastichinae sp12.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Tetrastichinae sp13.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Tetrastichinae sp14.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Tetrastichinae sp15.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Tetrastichinae sp16.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Tetrastichinae sp17.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Tetrastichinae sp18.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Tetrastichinae sp19.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					2
		Tetrastichinae sp20.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Tetrastichinae sp21.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
	Eupelmidae	Eupelmidae sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido			1		
	Eurytomidae	<i>Eurytoma</i> Illiger sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Eurytomidae sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Eurytomidae sp3.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido			2	9	
		Eurytomidae sp4.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Eurytomidae sp5.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				3	
		Eurytomidae sp6.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Eurytomidae sp7.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido			3		
		<i>Sycophila</i> Walker sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				4	
	Evaniidae	Evaniidae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
	Figitidae	<i>Aegeseucoela</i> Buffington sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	

Anexo I. Lista de especies y morfoespecies - p 140



Serie	Familia	Especie - morfoespecie	Gremio	Org. Social	Tamaño	Nidificación	BN	NT	CV	RED	TA
		Eucoilinae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido			1		
		Eucoilinae sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Eucoilinae sp3.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Eucoilinae sp4.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				3	
		Figitidae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Figitidae sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Figitidae sp3.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Figitidae sp4.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					11
		Figitidae sp5.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
	Ichneumonidae	Ichneumonidae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Ichneumonidae sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido			1		
		Ichneumonidae sp3.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido			1		
		Ichneumonidae sp4.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Ichneumonidae sp5.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp6.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					9
		Ichneumonidae sp7.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp8.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Ichneumonidae sp9.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Ichneumonidae sp10.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Ichneumonidae sp11.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Ichneumonidae sp12.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido			1		
		Ichneumonidae sp13.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp14.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp15.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp16.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp17.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					2
		Ichneumonidae sp18.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp19.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1

*Musicante M. L.*

Serie	Familia	Especie - morfoespecie	Gremio	Org. Social	Tamaño	Nidificación	BN	NT	CV	RED	TA
		Ichneumonidae sp20.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp21.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp22.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp23.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp23.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp24.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp25.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp26.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp27.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp28.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					2
		Ichneumonidae sp29.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					2
		Ichneumonidae sp30.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp31.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp32.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp33.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp34.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp35.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp36.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp37.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp38.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp39.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp40.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp41.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp42.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp43.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp44.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp45.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp46.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1

*Anexo I. Lista de especies y morfoespecies - p 142*

*Efectos de la fragmentación del hábitat sobre himenópteros*

Serie	Familia	Especie - morfoespecie	Gremio	Org. Social	Tamaño	Nidificación	BN	NT	CV	RED	TA
		Ichneumonidae sp47.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp48.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp49.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp50.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					3
		Ichneumonidae sp51.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp52.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonidae sp53.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Ichneumonoidea sp54.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido			1		
	Mymaridae	Mymaridae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Mymaridae sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Mymaridae sp3.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Mymaridae sp4.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Mymaridae sp5.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				3	
		Mymaridae sp6.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				4	3
		Mymaridae sp7.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Mymaridae sp8.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Mymaridae sp9.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				4	
		Mymaridae sp10.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Mymaridae sp11.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				5	
		Mymaridae sp13.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Mymaridae sp14.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Mymaridae sp15.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Mymaridae sp16.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					2
		Mymaridae sp17.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Mymaridae sp18.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Mymaridae sp19.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Mymaridae sp20.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Mymaridae sp21.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1

Musicante M. L.

Serie	Familia	Especie - morfoespecie	Gremio	Org. Social	Tamaño	Nidificación	BN	NT	CV	RED	TA
		Mymaridae sp22.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Mymaridae sp23.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
	Perilampidae	Perilampidae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
	Perilampidae	Perilampidae sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
	Platygasteridae	<i>Inostemma</i> Haliday sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				3	
		Platygasteridae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				6	
		Platygasteridae sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Platygasteridae sp3.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Platygasteridae sp4.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				11	
		Platygasteridae sp5.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				4	
		Platygasteridae sp6.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Platygasteridae sp7.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				4	
		Platygasteridae sp8.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Platygasteridae sp9.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Platygasteridae sp10.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Platygasteridae sp11.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					23
		Platygasteridae sp12.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					2
		Platygasteridae sp13.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Platygasteridae sp14.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Platygasteridae sp15.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Platygasteridae sp16.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Platygasteridae sp17.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Platygasteridae sp18.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Platygasteridae sp19.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Platygasteridae sp20.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Platygasteridae sp21.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Platygasteridae sp22.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					2
		Platygasteridae sp23.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1

Efectos de la fragmentación del hábitat sobre himenópteros

Serie	Familia	Especie - morfoespecie	Gremio	Org. Social	Tamaño	Nidificación	BN	NT	CV	RED	TA
		<i>Synopeas</i> Foerster sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					4
	Pteromalidae	cf <i>Heteroschema</i> Gahan sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		cf Pteromalidae sp.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		<i>Heteroschema</i> Gahan sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				4	
		Pteromalidae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				3	
		Pteromalidae sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Pteromalidae sp3.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido			2	2	
		Pteromalidae sp4.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Pteromalidae sp5.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido			1		
		Pteromalidae sp6.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Pteromalidae sp8.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Pteromalidae sp9.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Pteromalidae sp10.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Pteromalidae sp11.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				4	
		Pteromalidae sp12.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				3	
		Pteromalidae sp13.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido			1		
		Pteromalidae sp14.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				3	
		Pteromalidae sp15.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Pteromalidae sp16.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Pteromalidae sp17.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Pteromalidae sp18.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Pteromalidae sp19.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				4	
		Pteromalidae sp20.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				9	
		Pteromalidae sp21.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				3	
		Pteromalidae sp22.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Pteromalidae sp23.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Pteromalidae sp24.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Pteromalidae sp25.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					2

Musicante M. L.

Serie	Familia	Especie - morfoespecie	Gremio	Org. Social	Tamaño	Nidificación	BN	NT	CV	RED	TA
	Scelionidae	Pteromalidae sp26.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		cf <i>Macroteleia</i> Westwood sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		cf <i>Telenomus</i> Haliday sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Scelionidae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Scelionidae sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Scelionidae sp3.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Scelionidae sp4.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				12	
		Scelionidae sp5.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Scelionidae sp6.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				8	
		Scelionidae sp7.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Scelionidae sp8.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Scelionidae sp9.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Scelionidae sp10.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Scelionidae sp11.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Scelionidae sp12.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Scelionidae sp13.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Scelionidae sp14.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Scelionidae sp15.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Scelionidae sp16.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Scelionidae sp17.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Scelionidae sp18.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Scelionidae sp19.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Scelionidae sp20.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Scelionidae sp21.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Scelionidae sp22.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
	Scelionidae sp23.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1	
	Scelionidae sp24.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1	
	Scelionidae sp25.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1	

Efectos de la fragmentación del hábitat sobre himenópteros

Serie	Familia	Especie - morfoespecie	Gremio	Org. Social	Tamaño	Nidificación	BN	NT	CV	RED	TA
		Scelionidae sp26.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	1
		Scelionidae sp27.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Scelionidae sp28.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		<i>Teleas</i> Latreille sp.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					2
		Teleasinae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Teleasinae sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Teleasinae sp3.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					2
		<i>Telenomus</i> Haliday sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					15
		<i>Telenomus</i> Haliday sp3.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		<i>Trissolcus</i> Ashmead sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
	Torymidae	Torymidae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Torymidae sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Torymidae sp3.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Torymidae sp4.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
	Trichogrammatidae	Trichogrammatidae sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Trichogrammatidae sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Trichogrammatidae sp3.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				2	
		Trichogrammatidae sp4.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
	Sin datos	Proctotrupoidea sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Proctotrupoidea sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Parasitica sp1.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Parasitica sp2.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Parasitica sp3.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Parasitica sp4.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Parasitica sp5.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Parasitica sp6.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Parasitica sp7.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Parasitica sp8.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1

*Musicante M. L.*

<b>Serie</b>	<b>Familia</b>	<b>Especie - morfoespecie</b>	<b>Gremio</b>	<b>Org. Social</b>	<b>Tamaño</b>	<b>Nidificación</b>	<b>BN</b>	<b>NT</b>	<b>CV</b>	<b>RED</b>	<b>TA</b>
		Parasitica sp9.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Parasitica sp10.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido					1
		Parasitica sp11.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Parasitica sp12.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido				1	
		Parasitica sp13.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido			1		
		Parasitica sp14.	Parasitoides	Desconocida	Pequeño	sin nido			2		
Symphya	Argidae	Argidae sp1.	Polinizadores	Desconocida	Intermedio	sin nido					1
	Tenthredinidae	Tenthredinidae sp1.	Polinizadores	Desconocida	Intermedio	sin nido					2



**ANEXO II.** Lista de especies de himenópteros obtenidos por nidos trampa mostrando su clasificación según familia y gremio trófico, número de nidos fundados, celdas de cría construidas, y número y porcentaje de celdas atacadas por enemigos naturales, obtenidos en ocho sitios de Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba.

Especie	Familia	Gremio	Nº Nidos Fundados	Nº Celdas construidas	Nº Celdas atacadas	% celdas dañadas
<i>Anthodioctes</i> Holmberg sp1.	Megachilidae	Fundador	23	60		23,33
<i>Anthodioctes</i> Holmberg sp4.	Megachilidae	Fundador	5	8		
<i>Anthodioctes</i> Holmberg sp5.	Megachilidae	Fundador	55	198		18,69
<i>Anthodioctes</i> Holmberg sp6.	Megachilidae	Fundador	9	50		
<i>Apanteles</i> Foerster sp1.	Braconidae	Parasitoide			7	
<i>Arachnosphila</i> Kincaid sp1.	Pompilidae	Fundador	33	94		
<i>Auplopus</i> Spinola sp1.	Pompilidae	Fundador	95	477		9,43
<i>Auplopus</i> Spinola sp2.	Pompilidae	Fundador	2	7		
<i>Brachymeria</i> Westwood sp1.	Chalcididae	Parasitoide			34	
Braconidae sp1.	Braconidae	Parasitoide			2	
<i>Coelioxys</i> Latreille sp1.	Megachilidae	Cleptoparásito			17	
<i>Colletes</i> Latreille sp1.	Colletidae	Fundador	2	10		10
Encyrtidae sp7.	Encyrtidae	Parasitoide			2	
Eumenidae sp.	Eumenidae	Fundador	65	268		7,46
<i>Euodynerus</i> Dalla Torre sp1.	Eumenidae	Fundador	1	2		50
<i>Gastrodynerus</i> Bohart sp1.	Eumenidae	Fundador	9	46		10,83
<i>Hypalastroides</i> Saussure sp1.	Eumenidae	Fundador	3	13		
<i>Hypalastroides</i> Saussure sp2.	Eumenidae	Fundador	3	20		
<i>Hypalastroides</i> Saussure sp3.	Eumenidae	Fundador	17	84		32,14
<i>Icnodynerus</i> Willink sp1.	Eumenidae	Fundador	1	3		
<i>Isodontia</i> Patton sp1.	Sphecidae	Fundador	79	135		8,89
<i>Megachile</i> ( <i>Chalicodoma</i> ) sp1.	Megachilidae	Fundador	2	5		
<i>Megachile</i> Latreille sp.	Megachilidae	Fundador	8	21		4,76
<i>Megachile</i> Latreille sp1.	Megachilidae	Fundador	5	35		
<i>Megachile</i> Latreille sp11.	Megachilidae	Fundador	5	19		
<i>Megachile</i> Latreille sp2.	Megachilidae	Fundador	17	52		3,33
<i>Megachile</i> Latreille sp9.	Megachilidae	Fundador	6	17		29,41
<i>Melittobia</i> Latreille sp1.	Eulophidae	Parasitoide			119	
<i>Neochrysis</i> Linsenmaier sp1.	Chrysididae	Cleptoparásito			4	
<i>Pachodynerus</i> Saussure sp1.	Eumenidae	Fundador	12	62		
<i>Polybia ruficeps</i> Schrottky	Vespidae	Fundador	6	19		
<i>Pleurochrysis</i> Bohart sp1.	Chrysididae	Cleptoparásito			1	
<i>Stenonartonia</i> Giordani Soika sp1.	Eumenidae	Fundador	1	1		
<i>T.aff. nitidum aztecum</i> Saussure	Crabronidae	Fundador	11	48		2,08
<i>Trypoxylon lactitarse</i> Saussure	Crabronidae	Fundador	26	93		17,2
<i>Trypoxylon</i> Latreille sp.	Crabronidae	Fundador	102	307		23,45
<i>T. Latreille</i> sp1 aff. <i>tenocitlan</i>	Crabronidae	Fundador	25	119		2,52
<i>T. Latreille</i> sp2 aff. <i>tenocitlan</i>	Crabronidae	Fundador	18	69		7,25
<i>Zethus</i> Fabricius sp1.	Eumenidae	Fundador	11	48		12,5



**ANEXO III. Lista de especies de plantas visitadas por himenópteros registradas por conteo visual en nueve fragmentos de Bosque Chaqueño Serrano.**

<b>Familia</b>	<b>Especie - morfoespecie</b>
Lamiaceae	<i>Hyptis mutabilis</i> (Rich.) Briq. <i>Leonurus japonicus</i> Houtt. <i>Lepechinia floribunda</i> (Benth.) Epling <i>Minthostachys mollis</i> Griseb. <i>Hyptis mutabilis</i> (Rich.) Briq.
Lythraceae	<i>Heimia salicifolia</i> (Kunth) Link
Malvaceae	<i>Abutilon grandifolium</i> (Willd.) Sweet Abutilon sp1. Malvaceae sp. Malvaceae sp1. Malvaceae sp3. Malvaceae sp5. Malvaceae sp12. Malvaceae sp19. Malvaceae sp21. Malvaceae sp25. Malvaceae sp27. Malvaceae sp31. Malvaceae sp38. <i>Malvastrum coromandelianum</i> (L.) Garcke <i>Malvastrum interruptum</i> K. Schum. <i>Modiolastrum malvifolium</i> (Griseb.) K. Schum. <i>Pseudabutilon</i> sp1. <i>Pseudabutilon virgatum</i> (Cav.) Fryxell <i>Sida dictyocarpa</i> Griseb. ex K. Schum. <i>Sida rhombifolia</i> L. <i>Sida spinosa</i> L.
Oxalidaceae	<i>Oxalis</i> sp.
Passifloraceae	<i>Passiflora morifolia</i> Mast.
Phytolaccaceae	<i>Rivina humilis</i> L.
Poaceae	<i>Axonopus</i> sp
Portulacaceae	<i>Talinum paniculatum</i> (Jacq.) Gaertn.
Ranunculaceae	<i>Clematis montevidensis</i> Spreng.
Rubiaceae	<i>Borreria densiflora</i> DC.
Solanaceae	<i>Cestrum parqui</i> L'Hér. <i>Lycium cestroides</i> Schtdl. <i>Nierembergia linariaefolia</i> Graham <i>Salpichroa organifolia</i> (Lam.) Baill. <i>Solanum argentinum</i> Bitter & Lillo <i>Solanum cf torvum</i> <i>Solanum argentinum</i> Bitter & Lillo <i>Solanum cf torvum</i>

<b>Familia</b>	<b>Especie - morfoespecie</b>
	<i>Solanum chacoense</i> Bitter
	<i>Solanum chenopodioides</i> Lam.
	<i>Solanum pygmaeum</i> Cav.
Solanaceae	<i>Solanum</i> sp1.
	<i>Solanum</i> sp3.
	<i>Solanum</i> sp7.
	<i>Solanum</i> sp8.
Verbenaceae	<i>Aloysia gratissima</i> (Gillies & Hook. ex Hook.)
	<i>Glandularia laciniata</i> (L.) Schnack & Covas
	<i>Glandularia peruviana</i> (L.) Small
	<i>Lantana camara</i> L.
	<i>Lantana grisebachii</i> Seckt
	<i>Lippia turbinata</i> Griseb.
	<i>Verbena litoralis</i> Kunth
Zygophyllaceae	<i>Porlieria microphylla</i> (Baill.) Descole, O'Donell & Lourteig





Obra: "No a la Guerra" de Beatriz Aurora